

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

**Национальный исследовательский Нижегородский государственный
университет им. Н.И. Лобачевского**

**Д.Б. Гелашвили
Е.Б. Романова
И.С. Макеев**

ЭКОЛОГИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

(учебные вопросы, конспекты ответов, оценочные средства)

Учебно-методическое пособие

Рекомендовано методической комиссией Института биологии и биомедицины
для студентов ННГУ, обучающихся по направлению подготовки
06.03.01 «Биология»

Нижний Новгород

2017

УДК 574 (075)
ББК 20.1 я73
Г-31

Рецензент: д.б.н., профессор **А.И. Дмитриев**

Г-31 Гелашвили Д.Б., Романова Е.Б., Макеев И.С. ЭКОЛОГИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ (УЧЕБНЫЕ ВОПРОСЫ, КОНСПЕКТЫ ОТВЕТОВ, ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА): Учебно-методическое пособие. – Нижний Новгород: Нижегородский университет, 2017. – 306 с.

В соответствии с рабочей программой и тематическим планом изучения дисциплины «Экология и рациональное природопользование» в пособии изложены учебные вопросы, краткие тематические конспекты ответов и оценочные средства, предназначенные для контроля, оценки образовательных достижений и подготовки студентов к семинарским занятиям. В пособии размещен примерный перечень экзаменационных вопросов, список литературы и интернет - ресурсы по дисциплине для аудиторной и самостоятельной работы студентов.

Учебно-методическое пособие предназначено для студентов 4 курса Института биологии и биомедицины ННГУ им. Н.И. Лобачевского, обучающихся по направлению 06.03.01 «Биология» и может быть полезным магистрантам и аспирантам, выполняющим научные исследования в области экологии и природоохранной деятельности, а также студентам других вузов.

Ответственный за выпуск:
председатель методической комиссии ИББМ ННГУ
к.б.н., доцент **Е.Л. Воденеева**

УДК 574 (075)
ББК 20.1 я73

© Гелашвили Д.Б., Романова Е.Б., Макеев И.С., 2017
© Нижегородский государственный
университет им. Н.И. Лобачевского, 2017

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Методические рекомендации	5
1. Предмет, задачи и методы экологии	10
Часть I. ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ	18
2. Экологические факторы и закономерности их воздействия на живые организмы	18
3. Температура как экологический фактор	30
4. Вода как экологический фактор	43
5. Свет как экологический фактор	50
6. Особенности атмосферы как среды обитания	56
7. Особенности воды как среды обитания	71
8. Особенности почвы как среды обитания	80
Часть II. ДЕМЭКОЛОГИЯ	87
9. Состав и структура популяций	87
10. Динамические показатели популяций	94
11. Механизмы регуляции численности и экологические стратегии популяций	107
12. Внутрипопуляционные и межпопуляционные взаимодействия	117
13. Экологическая ниша	138
Часть III. СИНЭКОЛОГИЯ	149
14. Биотические сообщества	149
15. Пространственная структура биоценозов	160
16. Трофическая структура биоценозов	170
17. Биологическая продуктивность и энергетика экосистем	179
18. Экологические сукцессии экосистем	188
19. Зональные типы экосистем	196
Часть IV. БИОСФЕРОЛОГИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ	203
20. Биосфера – глобальная экосистема Земли	203
21. Устойчивое развитие природы и общества	220
22. Основы рационального природопользования	229
23. Рациональное использование и охрана водных ресурсов	238
24. Рациональное использование и охрана земельных ресурсов	249
25. Рациональное использование и охрана минеральных ресурсов	263
26. Рациональное использование и охрана биологических ресурсов	280
Информационное обеспечение Интернет - ресурсы	297
Примерные экзаменационные вопросы по дисциплине	300
ЛИТЕРАТУРА	303

ВВЕДЕНИЕ

Согласно стратегии развития Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского (ННГУ) до 2020 года, подготовка кадров высокой квалификации, должна осуществляться на базе систематически обновляемых образовательных программ и методик образования. Академическая репутация Университета, его позиции в отраслевых международных рейтингах высших учебных заведений предполагают развитие как традиционных для ННГУ направлений деятельности, так и перспективных новых востребованных направлений, составляющих платформы развития, в том числе научную платформу: молекулярно-биологические, физические, химические, биомедицинские и экологические основы живых систем.

В ННГУ отмечается интенсивное развитие биомедицинского направления, созданы новые кафедры; лицензированы новые специальности: медицинская физика, медицинская биохимия и медицинская кибернетика. Институт биологии и биомедицины ведет работу на переднем крае науки, используя самое современное оборудование, привлекая ученых с мировым именем, и уделяя серьезное внимание экологическим глобальным проблемам быстрого изменения климата, ухудшению состояния окружающей среды и нарастающей тенденции неустойчивости Природы. Экология в настоящее время приобретает особое значение как наука, помогающая найти пути выхода из возникающего кризиса.

Настоящее учебно-методическое пособие ориентировано в первую очередь на студентов-биологов (бакалавров), но может быть полезным магистрам и аспирантам, выполняющим свои научные исследования в области экологии и природоохранной деятельности. Авторы ставят целью облегчение усвоения учебного материала, оптимизацию самостоятельной работы студентов и подготовку специалистов высочайшей квалификации с широким университетским кругозором и навыками практической деятельности. Пособие состоит из четырех частей, включает 26 тематических семинарских занятия с перечнем основных учебных вопросов, список литературы, Интернет - ресурсы и примерные экзаменационные вопросы. Оно не заменяет материала лекций и учебника, его можно рассматривать, как один из вариантов систематизации экологических знаний. Авторы надеются, что системное изложение материала в виде кратких конспектов ответов, иллюстраций и схем, раскрывающих основные понятия и принципиальные научные положения дисциплины, поможет студентам при подготовке к сдаче экзаменов и формировании общепрофессиональных компетенций.

Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность нашим коллегам – сотрудникам Института биологии и биомедицины и преподавателям кафедры экологии за конструктивное сотрудничество, направленное на улучшение содержания и оформления настоящего пособия.

Авторы

Методические рекомендации

Дисциплина «Экология и рациональное природопользование» относится к базовой части цикла Б.1 Дисциплины (модули) Основной образовательной программы высшего профессионального образования по направлению подготовки 06.03.01 «Биология». Дисциплина обязательна для освоения в 8 семестре.

К моменту освоения дисциплины, студенты должны быть ознакомлены с основными теоретическими понятиями и прикладными знаниями, полученными в рамках изучения дисциплин: зоология, ботаника, биология размножения и развития, почвоведение и охрана окружающей среды.

Целями освоения дисциплины «Экология и рациональное природопользование» является:

– формирование у студентов системных базисных знаний основных экологических законов, определяющих существование и взаимодействие биологических систем разных уровней (организмов, популяций, биоценозов и экосистем),

– овладение студентами системным и комплексным подходами к анализу проблем современного природопользования с позиций идеологии устойчивого развития биосферы.

Таблица М-1

Общепрофессиональные компетенции, формируемые в ходе освоения дисциплины «Экология и рациональное природопользование»

Формируемые компетенции (код компетенции, уровень освоения – при наличии в карте компетенции)	Планируемые результаты обучения по дисциплине (модулю), характеризующие этапы формирования компетенций
Общепрофессиональные компетенции (ОПК): ОПК-2: способность использовать экологическую грамотность и базовые знания в области физики, химии, наук о Земле и биологии в жизненных ситуациях; прогнозировать последствия своей профессиональной деятельности, нести ответственность за свои решения (завершающий этап)	<i>З1 (ОПК-2): Знать</i> основные свойства, законы и принципы функционирования экологических систем; существующие научные представления о пределах устойчивости биосферы и глобальных экологических изменениях; роль и последствия антропогенного воздействия на живую природу и окружающую человека среду; <i>У1 (ОПК-2): Уметь</i> применять полученные теоретические знания в практике биологических исследований; прогнозировать последствия антропогенного воздействия на живую природу и окружающую человека среду; <i>В1 (ОПК-2): Владеть</i> методами обработки и синтеза полевой и лабораторной экологической информации
ОПК-3: способность понимать базовые представления о разнообразии биологических объектов, значение биоразнообразия	<i>З2 (ОПК-3): Знать</i> прикладные аспекты экологии, экологической безопасности, экологического риска и устойчивого развития; базовые и прикладные экологические

для устойчивости биосферы, способность использовать методы наблюдения, описания, идентификации, классификации, культивирования биологических объектов (завершающий этап)	закономерности структурной организации животного мира, определяющие существование и взаимодействие биологических систем разных уровней (организмов, популяций, биоценозов и экосистем). У2 (ОПК-3): <i>Уметь</i> понимать, излагать и критически анализировать информацию в области природопользования; применять теоретические знания для анализа проблем современного природопользования на глобальном, региональном и локальном уровнях. В2 (ОПК-3): <i>Владеть</i> широким спектром экологических методов исследования деятельности по изучению и охране живой природы, базовыми теоретическими знаниями для анализа региональных и глобальных проблем природопользования.
ОПК-14: способность и готовностью вести дискуссию по социально-значимым проблемам биологии и экологии (базовый этап)	ЗЗ (ОПК-14): <i>Знать</i> теоретические основы ведения дискуссий в области природопользования, прикладных аспектов экологии, экологической безопасности, экологического риска и устойчивого развития; УЗ (ОПК-14): <i>Уметь</i> использовать теоретические основы экологии и природопользования для ведения разных форм дискуссий; ВЗ (ОПК-14): <i>Владеть</i> теоретическими экологическими знаниями для анализа региональных и глобальных проблем природопользования при ведении дискуссии по социально-значимым проблемам экологии.

Окончательное завершение формирования компетенций, предусмотренных в рамках данной дисциплины, происходит при прохождении производственной практики и подготовки выпускной квалификационной работы.

Образовательные технологии. В процессе преподавания дисциплины применяются образовательные технологии лекционно-семинарско-зачетной системы обучения. При чтении курса применяются такие виды лекций, как вводная, обзорная, лекция-презентация. На лекциях раскрываются следующие основные темы изучаемого курса, которые входят в рабочую программу: предмет экологии и ее место в системе наук; методы экологических исследований; экологический мониторинг: виды, цели, задачи; понятие об экологическом кризисе, его проявление на современном этапе, пути выхода из кризиса; понятие о природных ресурсах и их эколого-экономическая классификация; роль природных ресурсов в экономическом развитии; понятие о природных ресурсах и их эколого-экономическая классификация; роль природных ресурсов в экономическом развитии; общие закономерности

действия факторов среды на организмы; механизмы адаптации организмов к воздействию среды; экология популяций; межвидовые популяционные взаимодействия; биологическое разнообразие и методы его оценки; биоценозы, структура биоценозов; понятия экосистемы и биогеоценоза; функциональные блоки экосистем; особенности экосистем на пионерных и поздне-сукцессионных стадиях; походы к выделению климаксных сообществ; рациональное использование и охрана природных ресурсов.

Практические (семинарские) занятия проводятся в виде компьютерных презентаций (модели популяционной динамики, конкурентного исключения и т.п.), с использованием активных и интерактивных форм (диспуты, разбор конкретных ситуаций) в сочетании с внеаудиторной работой с целью формирования и развития профессиональных навыков обучающихся.

Освоение содержания дисциплины предполагает проведение промежуточного и итогового контроля (экзамен) знаний. Промежуточный контроль осуществляется при помощи оценки выполнения контрольных работ, включающих контрольные вопросы, тесты, подготовки докладов с презентациями. Итоговая оценка формируется в балльной системе, состоящей из баллов, полученных студентами за промежуточные устные ответы и контрольную работу, тесты и текущую работу в семестре, и оценки, полученной на экзамене.

Самостоятельная работа студентов направлена на самостоятельное изучение отдельных тем рабочей программы. Таких, как: экология популяций; межвидовые популяционные взаимодействия; особенности сред обитания; основные адаптации организмов к обитанию на суше; рациональное использование и охрана природных ресурсов.

Цель самостоятельной работы. Подготовка современного компетентного специалиста и формирование способностей и навыков к непрерывному самообразованию и профессиональному совершенствованию.

Самостоятельная работа является наиболее деятельным и творческим процессом, который выполняет ряд дидактических функций: способствует формированию диалектического мышления, вырабатывает высокую культуру умственного труда, совершенствует способы организации познавательной деятельности, воспитывает ответственность, целеустремленность, систематичность и последовательность в работе студентов, развивает у них бережное отношение к своему времени, способность доводить до конца начатое дело.

Изучение понятийного аппарата дисциплины. Вся система индивидуальной самостоятельной работы должна быть подчинена усвоению понятийного аппарата, поскольку одной из важнейших задач подготовки современного грамотного специалиста является овладение и грамотное применение профессиональной терминологии. Лучшему усвоению и пониманию дисциплины различные экологические энциклопедии, словари, справочники и другие материалы, указанные в списке литературы.

Изучение тем самостоятельной подготовки по учебно-тематическому плану. Особое место отводится самостоятельной проработке студентами отдельных разделов и тем по изучаемой дисциплине. Такой подход вырабатывает у студентов инициативу, стремление к увеличению объема знаний, выработке умений и навыков всестороннего овладения способами и приемами профессиональной деятельности.

Изучение вопросов очередной темы требует глубокого усвоения теоретических основ, раскрытия сущности основных категорий экологического знания, проблемных аспектов состояния окружающей среды на современном этапе развития биосферы и анализа фактического материала.

Работа над основной и дополнительной литературой. Изучение рекомендованной литературы следует начинать с учебников и учебных пособий, затем переходить к нормативно-правовым актам, научным монографиям и материалам периодических изданий. Конспектирование – одна из основных форм самостоятельного труда, требующая от студента активно работать с учебной литературой и не ограничиваться конспектом лекций.

Студент должен уметь самостоятельно подбирать необходимую для учебной и научной работы литературу. При этом следует обращаться к предметным каталогам и библиографическим справочникам, которые имеются в библиотеках.

Для аккумуляции информации по изучаемым темам рекомендуется формировать личный архив, а также каталог используемых источников. При этом если уже на первых курсах обучения студент определяет для себя наиболее интересные сферы для изучения, то подобная работа будет весьма продуктивной с точки зрения формирования библиографии для последующего написания дипломного проекта на выпускном курсе.

Самоподготовка студента к семинарским занятиям. При подготовке к практическому (семинарскому) занятию необходимо помнить, что данная дисциплина тесно связана с параллельно изучаемыми на предыдущих курсах дисциплинами: охраной окружающей среды, почвоведением, ботаникой, зоологией.

На практические занятия студент должен приходить подготовленным, во время устного опроса последовательно излагать, и аргументировано отстаивать свои мысли.

Для достижения этой цели необходимо:

1. Ознакомиться с соответствующей темой программы изучаемой дисциплины.
2. Осмыслить круг изучаемых вопросов и логику их рассмотрения.
3. Изучить рекомендованную учебно-методическим комплексом литературу по данной теме.
4. Тщательно проанализировать лекционный материал.
5. Ознакомиться с вопросами очередного семинарского занятия.

Изучение вопросов очередной темы требует глубокого усвоения теоретических основ дисциплины, раскрытия сущности основных положений, проблемных аспектов темы и анализа фактического материала.

При презентации материала на практическом занятии можно воспользоваться следующим алгоритмом изложения темы: определение и характеристика основных экологических терминов, основных экологических законов, определяющих существование и взаимодействие биологических систем разных уровней (организмов, популяций, биоценозов и экосистем), комплексный подход к анализу проблемы. Весьма презентабельным вариантом выступления следует считать подготовку в среде *Power Point* краткого сообщения по теме практического занятия, что существенно повышает степень визуализации, а, следовательно, доступности, понятности материала.

Самостоятельная работа студента при подготовке к экзамену. Контроль выступает формой обратной связи и предусматривает оценку успеваемости студентов и разработку мер по дальнейшему повышению качества подготовки биологов-исследователей.

Итоговой формой контроля успеваемости студентов по учебной дисциплине «Экология и рациональное природопользование» является экзамен.

В начале семестра рекомендуется внимательно изучить перечень вопросов к экзамену по данной дисциплине, а также использовать в процессе обучения программу, другие методические материалы, разработанные преподавателем по данной дисциплине. Это позволит в процессе изучения тем сформировать более правильное и обобщенное видение студентом существа того или иного вопроса за счет:

- а) уточняющих вопросов преподавателю;
- б) подготовки рефератов-презентаций по отдельным темам, наиболее заинтересовавшим студента;
- в) самостоятельного уточнения вопросов на смежных дисциплинах;
- г) углубленного изучения вопросов темы по учебнику и учебным пособиям.

Интернет-ресурсы являются одним из альтернативных источников быстрого поиска требуемой информации. Их использование возможно для получения основных и дополнительных сведений по изучаемым темам дисциплины. После изучения соответствующей тематики рекомендуется проверить наличие и формулировки вопроса по этой теме в перечне вопросов к экзамену, а также попытаться изложить ответ на этот вопрос. Если возникают сложности при раскрытии материала, следует вновь обратиться к лекционному материалу, материалам практических занятий, уточнить терминологический аппарат темы, а также проконсультироваться с преподавателем.

1. ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ЭКОЛОГИИ

Учебные вопросы

- 1.1. Характеристика современной экологии как междисциплинарной науки. Области и задачи современной экологии. Биоцентризм и антропоцентризм в экологии.
- 1.2. Периодизация истории экологии (Розенберг и др., 1999, 2013).
- 1.3. Эмерджентность. Соотношение экосистемного и популяционного подходов в экологии.
- 1.4. Методы современной экологии (полевые наблюдения, экспериментальные исследования, моделирование).
- 1.5. Экологический мониторинг: определение, цель, уровни, принципы и методы проведения. Экологический прогноз.

Тематические конспекты ответов

1.1. Характеристика современной экологии как междисциплинарной науки. Области и задачи современной экологии. Биоцентризм и антропоцентризм в экологии

Термин «экология» (от греч. «экос» – дом, «логос» – учение) был предложен в 1866 году немецким зоологом и философом Э. Геккелем (1834-1919) в качестве науки «об экономии, образе жизни и жизненных отношениях организмов друг с другом». Э. Геккель определил предмет экологии как «физиологию взаимоотношений» и «экономия природы». Современная экология является междисциплинарной наукой, объединяющей естественные, социальные, инженерную и сельскохозяйственную науки. Экология – наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей их средой.

Общая экология изучает организацию и функционирование биологических и биокосных систем надорганизменных уровней организации жизни: организмов отдельных видов (аутоэкология) с окружающей средой, популяций (демэкология), сообществ и биоценозов (синэкология), экосистем (биогеоценология, ландшафтная экология) и биосферы (глобальная экология, биосферология).

Отдельно изучается экология разных групп организмов: животных, растений, грибов, микроорганизмов и т.п. Также выделяют раздел эволюционной экологии, изучающей экологические аспекты эволюционных процессов (коэволюцию видов, филогенез).

Самостоятельными науками являются:

Геоэкология – изучает биосферные оболочки Земли, геологическую основу биосферы и происходящие в них изменения под влиянием природных и техногенных процессов.

Экология человека – изучает взаимодействие человека как биологического индивидуума (биоэкология человека) и социальной личности с окружающей его природной и социально–культурной средами.

Прикладная экология – изучает причины и механизмы антропогенных изменений природных экосистем, способы защиты от загрязнения окружающей среды и разрабатывает принципы рационального природопользования без деградации окружающей среды.

Социальная экология – изучает взаимодействие и взаимосвязи человеческого общества с природной средой, наука об интересах социальных групп в сфере природопользования.

Инженерная экология – изучает законы формирования техносферы и способы инженерной защиты природной среды.

Экологический менеджмент – изучает управление взаимодействием общества и природы на основе использования экономических, административных, социальных, технологических и информационных факторов с целью достижения планируемого качества окружающей среды.

Методологическую основу экологии составляет сочетание системного подхода, натурных наблюдений, экспериментов и моделирования.

В 2013 г. на научной конференции, посвященной 100–летию Британского экологического общества, ведущие мировые ученые-экологи выделили 100 фундаментальных вопросов общей, прикладной и эволюционной экологии (Sutherland et al., 2013), требующих своего решения на современном этапе развития науки.

Основные задачи экологической науки состоят в следующем:

- ✓ разработка теории и методов оценки устойчивости экологических систем на всех уровнях, включая биосферный;
- ✓ исследование проблем популяционной экологии, экологии биотических сообществ, сохранения биоразнообразия в природе, регулирующего воздействия биоты на окружающую среду;
- ✓ изучение и прогнозирование изменений биосферы под влиянием природных и антропогенных факторов и оценка экологических последствий этих изменений;
- ✓ оценка состояния и динамики природных ресурсов и экологических последствий их потребления;
- ✓ разработка и совершенствование методов управления качеством окружающей среды;
- ✓ формирование биосферного мышления и экологического сознания у людей, выработка норм экологической этики и морали;
- ✓ оптимизация экономических, социальных и иных решений для обеспечения экологически безопасного устойчивого развития общества, государства и мирового сообщества.

Биоцентрический подход основан на представлении о человеке как части живой природы. Первоочередной задачей является изучение и сохранение

биологического разнообразия, природных популяций, сообществ и экосистем вне зависимости от их хозяйственного значения.

Антропоцентрический подход основан на выделении из природы человечества и рассмотрении живой и неживой природы с точки зрения окружающей его среды. Природные компоненты рассматриваются с точки зрения условий и ресурсов для обеспечения жизнедеятельности человека.

1.2. Периодизация истории экологии (Розенберг и др., 1999, 2013)

ПЕРВЫЙ ПЕРИОД – «наивной экологии», с древности до 1866 г. Это подготовительный период, когда экология не выделялась как самостоятельная наука, а её методы и подходы развивались биологией, географией и др. науками. Характерная черта этого периода – отсутствие собственного понятийного аппарата.

ВТОРОЙ ПЕРИОД – с 1866 г. (определение «экологии» и оформление ее в качестве самостоятельной науки) по 1935 г. (концепция «экосистемы»). Развитие факториальной аутоэкологии, формирование син– и демэкологии, вскрытие закономерностей реагирования видов животных или растений на воздействия абиотических факторов. А.М. Гиляров называет этот период «аутоэкологическим редукционизмом».

ТРЕТИЙ ПЕРИОД – с 1936 г. до начала 70-х годов (выход в свет учебника Ю. Одума «Основы экологии»). Это период экосистемных исследований, когда на передний план вышло изучение взаимоотношений популяций в биоценозах и функциональных процессов в экосистемах. Происходит оформление теоретической экологии как фундаментальной науки. Основой методологии становится системный подход (развитие аналитических и имитационных моделей сообществ и экосистем).

Основу этого периода составляли пять положений:

- ✓ представление о преимущественном нахождении экосистем в равновесии;
- ✓ детерминистские представления о структуре и динамике экосистем;
- ✓ представление о дискретности сообществ и экосистем, стремление к их классификации;
- ✓ примат конкурентных отношений в формировании сообществ;
- ✓ малый «вес» эволюционных факторов в развитии экосистем.

ЧЕТВЕРТЫЙ ПЕРИОД – с начала 70-х годов до середины 80-х гг. Экологи сталкиваются с трудностями в выявлении единых законов развития сообществ. Возрастает интерес к популяционным исследованиям.

Пяти положениям третьего периода были противопоставлены соответствующие антитезы:

- ✓ постоянные нарушения динамически равновесных состояний экосистем;

- ✓ значительная роль случайных факторов в формировании сообществ и динамике экосистем;
- ✓ превалирование концепции континуума над концепцией дискретности экосистем, развитие методов ординации сообществ;
- ✓ отказ от конкуренции как ведущего фактора формирования сообществ;
- ✓ изучение эволюционных и сукцессионных процессов динамики экосистем.

ПЯТЫЙ ПЕРИОД – 1985–2000 г. Наметилась тенденция объединения аутэкологического–синэкологического и стохастично–популяционного подходов в экологии, что позволяет говорить о начале становления истинно системного подхода к изучению экологических систем и процессов.

ШЕСТОЙ ПЕРИОД – последние 10–15 лет. Начало роста интереса в теоретической экологии к проблемам масштабирования (как пространства, так и времени).

1.3. Эмерджентность. Соотношение экосистемного и популяционного подходов в экологии

Эмерджентность – это появление качественно новых свойств сложной системы как единого целого, благодаря формированию структуры взаимосвязанных элементов, не сводящихся к сумме свойств слагающих ее элементов. Эмерджентными являются новые типы структур системы.

У биологических популяций эмерджентными являются: пространственная, фенотипическая, демографическая (половая, возрастная), генетическая и социальная (у животных с групповым образом жизни) структуры.

У биотических сообществ эмерджентными являются видовая (таксономическая) и трофическая структуры. Иногда выделяют экологическую структуру (Чернова, Былова, 2004).

Можно получить количественные показатели, характеризующие все эти типы структур (фенотипическое, генетическое, видовое и трофическое разнообразие, первичное, вторичное и третичное соотношение полов, демографические и трофические пирамиды, степень перекрывания экологических ниш и т.д.).

Экосистемный подход – трофо–динамический, нацелен на изучение функциональных процессов распределения потоков вещества и энергии в экосистеме, выявлении зависимости численности, биомассы и продукции отдельных сообществ и экосистемы в целом от комбинации уровней воздействия факторов окружающей среды. В экосистемном подходе находит приложение концепция гомеостаза (саморегуляции) природных сообществ.

Популяционный подход – аналитический, основан на изучении взаимодействий особей в популяции и популяций между собой для объяснения

популяционной динамики, структурно-функциональных изменений сообществ и экосистем. Используются имитационные и аналитические модели.

1.4. Методы современной экологии (полевые наблюдения, экспериментальные исследования, моделирование)

Полевые наблюдения в экологии:

- ✓ популяционные исследования;
- ✓ флористические и фаунистические описания;
- ✓ синэкологические (структурно–функциональные) исследования сообществ;
- ✓ экосистемные (комплексные ландшафтно-экологические, гидроэкологические) исследования;
- ✓ физико-химические исследования воды, воздуха, снега и почвы.

Экспериментальные исследования в экологии:

- ✓ эколого-физиологические многофакторные эксперименты в лаборатории;
- ✓ акклиматизация видов в природных условиях;
- ✓ биоманипулирование с трофической структурой сообществ в природе;
- ✓ экотоксикологические эксперименты в лаборатории;
- ✓ имитационное моделирование в природных и лабораторных условиях.

Модель – упрощенный аналог системы-оригинала, созданный для исследования её структуры или поведения (функционирования).

Виды моделей и их примеры в экологии:

- ✓ Концептуальные (вербальные, знаковые): экологического климаткса.
- ✓ Графические модели: межвидовой конкуренции Д. Тилмана, видового богатства островной биоты Р. Макартура – Э. Уилсона.
- ✓ Имитационные (математические): модели популяционного роста Т. Мальтуса и П. Ферхюльста – Р. Пирля, модели динамики видов конкурентов и пары: «хищник» – «жертва» А. Лотки – В. Вольтерры, демографические и климатические региональные и биосферные модели.

Математические модели разделяют на дискретные и непрерывные, статические и динамические, стохастические и детерминистские.

1.5. Экологический мониторинг: определение, цель, уровни, принципы и методы проведения. Экологический прогноз

Экологический мониторинг – это система развернутых в пространстве и повторяющихся во времени наблюдений за организмами и физико-химическими параметрами окружающей среды с целью оценки текущего экологического состояния и прогноза ее изменений. Цель экологического

мониторинга – выявить антропогенные изменения экосистем на фоне природных процессов и дать прогноз их состояния в любой момент времени.

Уровни мониторинга:

1. Локальный (фоновый и импактный);
2. Региональный;
3. Межрегиональный (бассейновый);
4. Национальный (федеральный);
5. Межгосударственный (трансграничный);
6. Глобальный (биосферный) (*рис. 1.1*).



Рис. 1.1. Глобальная система мониторинга окружающей среды

Принципы проведения мониторинга:

1. Регулярность (непрерывность или периодичность) наблюдений необходима для построения прогноза изменений на основе репрезентативного временного ряда измерений.
2. Комплексность предполагает использование группы методов (биологических и физико-химических; контактных и дистанционных) для всесторонней экологической оценки и прогноза.

3. Унификация (стандартизация) методов и оборудования наблюдений необходима для объединения результатов мониторинга, полученных разными организациями в разных регионах и странах мира, в единый банк данных.

4. Сетевой характер предусматривает развертывание наблюдений в пространстве с выделением постоянных точек мониторинга (фоновых и импактных) с равномерным или концентрированным охватом воздушного бассейна, территории или акватории.

5. Многоуровневый характер сбора и обработки данных необходим для объединения данных в разных пространственных масштабах методами экологического картографирования с помощью ГИС–технологий, а также экологического прогнозирования.

Методы проведения мониторинга:

1. Контактные: физико-химические (ингредиентный анализ) и биологические (биоиндикация и биотестирование).

2. Дистанционные физические (фотографические, радиометрические, спектрофотометрические, акустические).

Экологический прогноз осуществляется на основе динамических математических моделей методом экстраполяции.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Кем и когда введен термин «экология»?
2. Что изучает экология?
3. Какие основные задачи решает экология?
4. Что изучает аутэкология?
5. Что изучает демэкология?
6. Что изучает синэкология?
7. Какие периоды выделяют в истории формирования науки экологии?
8. На что ориентирован экосистемный подход в экологии?
9. Какие виды моделей используются в экологии?
10. Назовите принципы экологического мониторинга?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Обоснуйте, почему экология имеет разные области исследований? Назовите основные ее разделы.

2. Обоснуйте специфику биоцентрического и антропоцентрического подходов к проблеме взаимоотношений человека и природы.

3. Обоснуйте целесообразность и необходимость выделения четвертого периода (с начала 70-х до середины 80-х гг. XX века) в истории формирования экологии.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Охарактеризуйте основные задачи и методы экологического мониторинга.

2. Обоснуйте целесообразность и необходимость применения в экологии экспериментальных исследований.

3. Обоснуйте целесообразность и необходимость применения моделирования в экологии.

Часть I. ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ

2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ОРГАНИЗМЫ

Учебные вопросы

2.1. Понятие экологического фактора: определение, критерии. Современные классификации экологических факторов. Витальное и сигнальное действие факторов. Условия и ресурсы среды. Классификация ресурсов по Д. Тилману.

2.2. Общие закономерности действия факторов среды на организмы. Законы Ю. Либиха и В. Шелфорда: их обобщение, области применения и следствия. Классификация видов по положению экологического оптимума и ширине зон толерантности по отношению к основным факторам среды.

2.3. Закон совместного действия экологических факторов на организм Э. Митчерлиха – А. Тинемана – Б. Бауле. Явления аддитивности, синергизма и антагонизма.

2.4. Основные уровни и типы адаптации организмов к условиям среды обитания. Компенсация экологических факторов. Экотипы видов.

2.5. Биоморфы видов. Классификации жизненных форм растений по (К. Раункиеру и И.Г. Серебрякову) и животных. Викарирующие виды.

Тематические конспекты ответов

2.1. Понятие экологического фактора: определение, критерии. Современные классификации экологических факторов. Витальное и сигнальное действие факторов. Условия и ресурсы среды. Классификация ресурсов по Д. Тилману

Факториальная экология (аутэкология) – изучает воздействие экологических факторов на жизнедеятельность (продолжительность жизни, метаболизм, питание, развитие, размножение и смертность), фенотипические признаки и пространственное распространение особей отдельного вида.

Экологический фактор – любой, не расчленяемый далее элемент среды, способный оказывать прямое или косвенное влияние на организмы, хотя бы на протяжении одной фазы их онтогенеза. Критерии экологического фактора: неделимость и возможность опосредованного действия.

В зависимости от интенсивности воздействия любой экологический фактор для организмов может быть оптимальным и ограничивающим.

Классификации экологических факторов

1. По происхождению (природе):

✓ **Абиотические** (физико-химические). К ним относятся: климатические, почвенные (эдафические), геофизические, геохимические, геоморфологические (орографические), гидрологические, космические (*рис. 2.1*).

✓ **Биотические** – воздействия организмов (фитогенные, зоогенные и др.) друг на друга и на среду обитания.

✓ **Антропогенные**. Среди них различают: прямое воздействие человека на организмы (промысел, уничтожение) и опосредованное влияние путем изменения местообитания (рубки леса, выпас скота, строительство плотины или дороги, загрязнение среды и т.п.).



Рис. 2.1. Примеры абиотических и биотических факторов среды обитания зайца европейского (по Квасничковой, Калиной, 2001)

2. По характеру динамики (воздействия) выделяют следующие группы экологических факторов (Мончадский, 1962):

✓ **Строго (первично-) периодические** (солнечная радиация, освещенность, фотопериод, приливо-отливные течения и т.п.).

✓ **Периодические без строгой ритмичности** (температура, осадки, пожары в саваннах, количество пищевых ресурсов, плотность хищников).

✓ **Непериодические, стохастические** (стихийные бедствия, космические катастрофы, антропогенные воздействия).

- ✓ **Непериодические, направленно действующие** (изменения климата, зарастание водоемов, заболачивание территорий и т.п.).
- ✓ **Непериодические, постоянные** (гравитация, газовый состав атмосферы).

3. По биологическому значению:

✓ **Витальные (вещественно–энергетические):** необходимые для осуществления жизнедеятельности, определяют энергетическое состояние организма (освещенность, температура, вода, кислород, минеральные соли, пищевые ресурсы, пространственные местообитания).

✓ **Сигнальные (информационные):** необходимые для подготовки организма к предстоящим изменениям условий среды (освещенность, фотопериод, осадки). Служат сигналами пробуждения и перехода ко сну, начала размножения, миграций, накопления запасов пищи, линьки и др.

4. По характеру взаимодействия с организмом:

✓ **Условия среды:** факторы, не потребляемые организмом, при этом их доступность для организмов не изменяется. Организм способен лишь в малой степени повлиять на интенсивность действия некоторых условий среды путем средообразующей деятельности (формирование микроклимата, микро- и мезорельефа, почвы). Выделяют климатические, почвенные, гидрологические, геоморфологические условия среды.

✓ **Ресурсы среды:** факторы, потребляемые организмом, при этом их доступность для организмов уменьшается. Это лимитирующие факторы, необходимые для роста, развития и размножения организмов. Выделяют водные, пищевые, энергетические и территориальные ресурсы организмов. Вследствие ограниченности ресурсов в среде между организмами возникает конкуренция.

Классификация ресурсов по Д. Тилману (Tilman, 1982). Основана на совместном (попарном) потреблении ресурсов среды. При построении графических моделей концентрация или количество одного ресурса откладывается по оси абсцисс, другого – по оси ординат. В координатном пространстве этих ресурсов линия, соответствующая тем значениям концентраций первого и второго ресурсов, при которых популяция сохраняет свою численность постоянной ($dN/Ndt = 0$), называемая *изоклина* или *изолиния* нулевого прироста, фактически соответствует пороговым для данного вида комбинациям концентраций первого и второго ресурсов.

1. *Незаменимые ресурсы* (элементы минерального питания, свет и вода). Ни один из них не в состоянии заменить другой. При этом скорость роста, которую можно достигнуть при снабжении организмов ресурсом 1, жестко ограничена имеющимся количеством ресурса 2. Их воздействие на рост популяции характеризуются изоклиной, ветви которой параллельны осям координат (*рис. 2.2*).

2. *Взаимозаменяемые ресурсы* (разные формы азота для растений, разные виды пищи для полифагов). Их воздействие на рост популяции характеризуется прямой диагональной изоклиной.

3. *Взаимодополняющие (комплементарные) ресурсы*. Сочетание этих ресурсов повышает питательную ценность рациона. Их воздействие на рост популяции характеризуется вогнутой диагональной изоклиной, что показывает синергизм их действия (сочетание риса и бобов в рационе).

4. *Антагонистические (противодействующие) ресурсы*. Сочетание этих ресурсов снижает питательную ценность рациона в результате уменьшения усвояемости. Их воздействие на рост популяции характеризуется выпуклой диагональной изоклиной, что показывает антагонизм их действия (белковая пища и листья растений с высоким содержанием дубильных веществ).

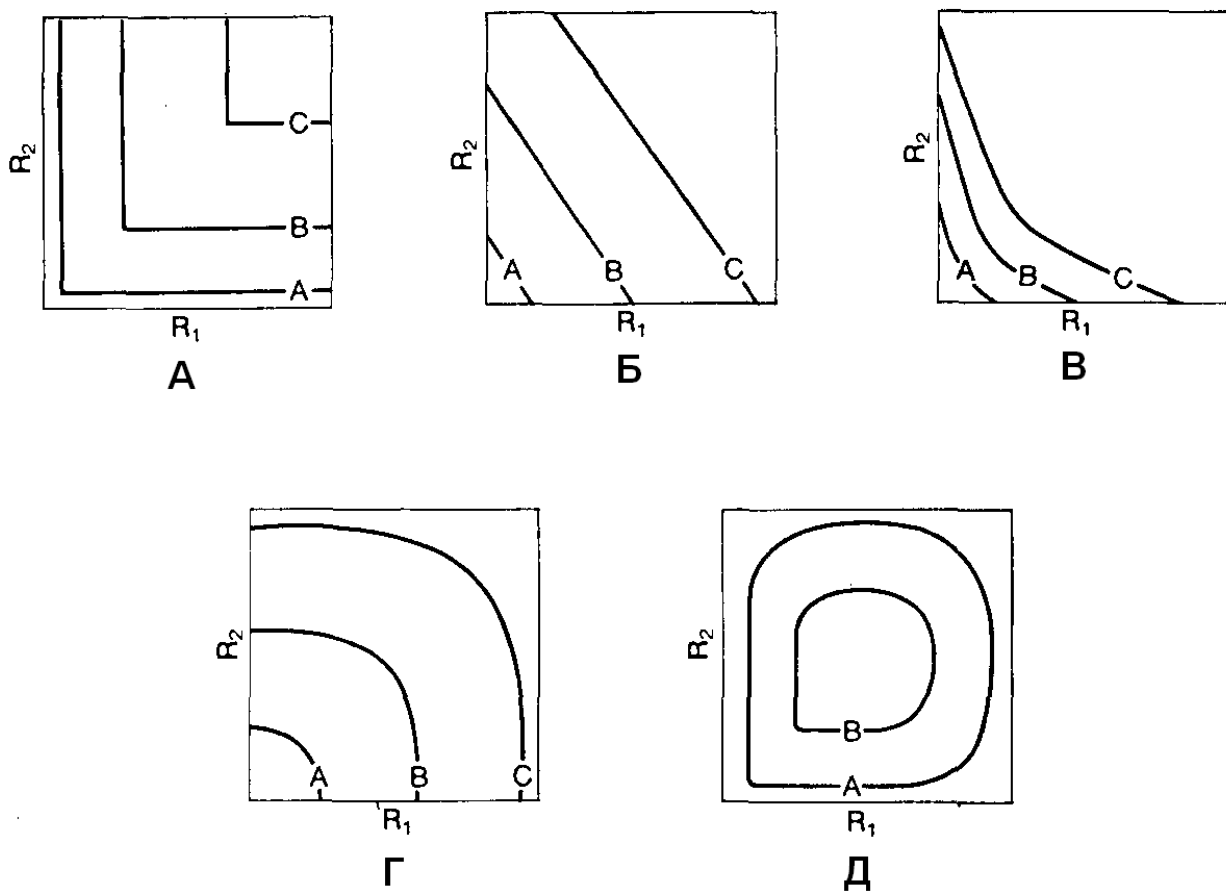


Рис. 2.2. Изолинии скоростей роста, зависящие от степени обеспеченности ресурсами: А – незаменимые; Б – полностью взаимозаменяемые; В – взаимодополняющие (комплементарные); Г – антагонистические (противодействующие); Д – ингибирующие (тормозящие) (по Tilman, 1982)

5. *Ингибирующие (тормозящий эффект)*. Если учесть верхний порог действия ресурсов, лимитирующий жизнедеятельность (например, избыток света, воды или минеральных удобрений), то следует замкнуть в цикл

изоклины в области высоких концентраций ресурсов, поскольку высокие дозы ресурсов приводят к токсическому ингибирующему эффекту.

2.2. Общие закономерности действия факторов среды на организмы. Законы Ю. Либиха и В. Шелфорда: их обобщение, области применения и следствия. Классификация видов по положению экологического оптимума и ширине зон толерантности по отношению к основным факторам среды

Согласно концепции лимитирующих факторов, разработанная Ю. Либихом: лимитирующим или ограничивающим, называют фактор, значения которого наиболее близки к пределам выносливости организма или выходят за них. Именно этот фактор определяет возможность организмов существовать в данной среде, а в природных условиях ограничивает ареал распространения вида.

Закон экологического минимума Ю. Либиха (Liebig, 1840): рост растения зависит от того элемента питания, который присутствует в минимальном количестве (минимуме). Современная формулировка закона минимума: выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей.

Закон выполняется при условии:

- ✓ независимого действия факторов среды на организм (отсутствие компенсации факторов);
- ✓ стационарного состояния экосистемы.

Закон толерантности В. Шелфорда (Shelford, 1913): лимитирующим фактором процветания организма (вида) может быть как минимум, так и максимум экологического воздействия; диапазон между ними определяет величину выносливости или толерантности организма к данному фактору.

Кривая толерантности для некоторой частной функции отклика (y) на изменение интенсивности действия фактора (x) имеет вид выпуклой кривой, которая монотонно возрастает от минимума (нижний предел толерантности) до оптимального значения фактора, а затем она монотонно убывает до максимального значения фактора (верхний предел толерантности) (*рис. 2.3*).

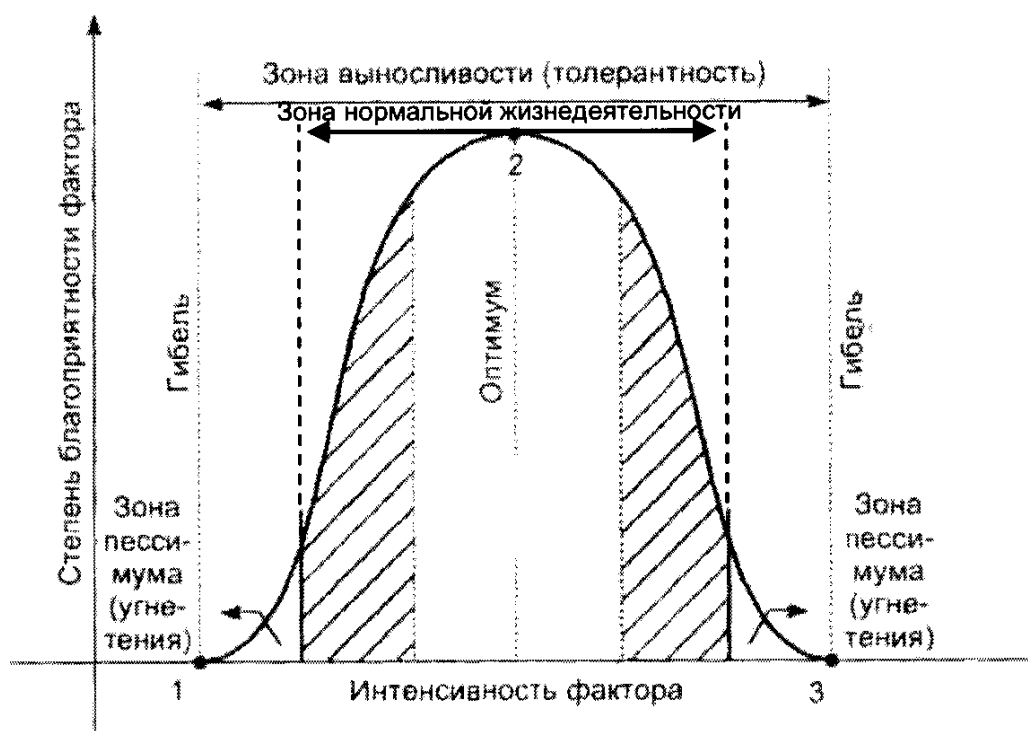


Рис. 2.3. Влияние фактора среды на организмы популяции вида

1 — точка экологического минимума; 2 — точка оптимума; 3 — точка экологического максимума

По оси абсцисс: рост интенсивности экологических факторов (температуры, pH, влажности, освещенности, минеральных веществ и др.).

По оси ординат: функция благополучия организма (двигательная активность, скорость размножения, прирост биомассы, выживаемость и т.д.).

В соответствии с законом толерантности для организма на определенной стадии его онтогенеза имеется наиболее благоприятный (оптимальный) уровень воздействия любого фактора. К зоне оптимума обычно приурочена максимальная плотность популяции. Диапазон нормальной жизнедеятельности, включает зону оптимума и области пониженной и повышенной интенсивности воздействия (заштрихованы на графике) экологического фактора. Далее расположены зоны угнетения, переходящие в критические точки, за которыми существование организма невозможно. Для одних видов диапазон нормальной жизнедеятельности широкий. Такие организмы называются *эврибионтными* (греч. «эури» — широкий). Организмы с узким диапазоном адаптации к факторам среды называются *стенобионтами* (греч. «стенос» — узкий) (рис. 2.4).

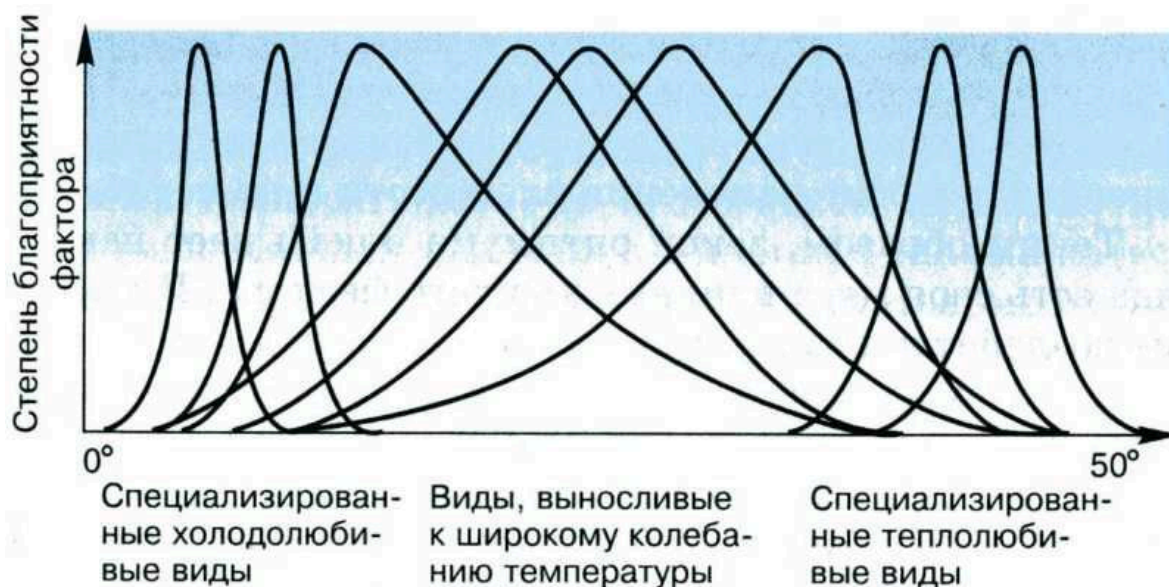


Рис. 2.4. Диапазоны толерантности видов рыб к температуре воды, отложенной на графике по оси абсцисс (Чернова и др., 1997)

Закон экологического оптимума: любой экологический фактор имеет определенные пределы положительного влияния на живые организмы. Любой экологический фактор может стать оптимальным или ограничивающим в зависимости от силы своего воздействия.

Из закона толерантности (оптимума) вытекает несколько следствий:

1. Организм может иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного фактора и узкий в отношении другого.
2. Организмы с широким диапазоном толерантности по основным факторам обычно широко распространены (имеют широкие географические и экологические ареалы).
3. Если условия по одному экологическому фактору для вида не оптимальны, то может сузиться диапазон толерантности к другим экологическим факторам.
4. Если один из факторов среды выходит за пределы критических (пороговых) значений, то особям грозит гибель, несмотря на оптимальное сочетание других факторов.
5. В ходе онтогенеза вида наблюдаются изменения ширины диапазонов толерантности и величины экологического оптимума. Ювенильные и репродуктивные (в период размножения) стадии обычно являются критическими, когда многие факторы среды становятся лимитирующими.

Классификация видов по отношению к основным экологическим факторам приведена в таблице 2.1.

Таблица 2.1

Классификация видов по отношению к основным экологическим факторам при разной толерантности и оптимальных уровнях действия

Экологический фактор	Широкий диапазон толерантности	Узкий диапазон толерантности	
		интенсивность действия фактора	
		низкая	высокая
Температура	эвритермные	олиготермные, криофилы	политермные, термофилы
Вода, влажность	эвригидрические, эвригумидные	ксерофилы	гидрофилы
Общая минерализация	эвригалинные	олигогалинные, галофобы	полигалинные, галофилы
Активная реакция	эвриацидные	ацидофилы	алкалофилы
Биогенные элементы	эвритрофные	олиготрофные	политрофные
Кислород	эвриоксидные	олигооксидные, оксифобы	полиоксидные, оксифилы
Освещенность	эврифотные	олигофотные, сциофилы	полифотные, гелиофилы
Давление	эврибатные	олигобатные	полибатные
Местообитание	эвритопные, космополиты	стенотопные, эндемики	
Пища	эврифаги, полифаги	олигофаги, монофаги	

2.3. Закон совокупного действия факторов (Э. Митчерлиха – А. Тинемана – Б. Бауле). Явления аддитивности, синергизма и антагонизма

Закон совместного действия природных факторов (Митчерлих, Тинеман, Бауле, 1918) – величина урожая зависит не от отдельного, пусть даже лимитирующего фактора, но от всей совокупности экологических факторов одновременно.

Зависимость биомассы от интенсивности действия одного фактора задается уравнением Митчерлиха:

$$\frac{dy}{dx} = k \cdot (A - y) \quad (1)$$

где y – величина биомассы (урожая) при значении фактора x ;

A – максимальная биомасса при оптимальном воздействии фактора x ;

k – коэффициент, характеризующий эффективность действия фактора x .

Б. Бауле обобщил решение этого уравнения для n факторов в виде уравнения Э. Митчерлиха–А. Тинемана–Б. Бауле:

$$y = An \cdot \prod_{i=1}^n (1 - e^{[-k_i \cdot x]}) \quad (2)$$

Данная закономерность справедлива для случая монотонного действия фактора при неизменности остальных в рассматриваемой совокупности.

Действие одних факторов может усиливать или смягчать силу действия других факторов. Например, биологическое действие высоких температур может частично смягчаться низкой влажностью воздуха и действием ветра, а недостаток света для фотосинтеза растений – повышенным содержанием углекислого газа в воздухе. Из этого не следует, что факторы могут качественно взаимно заменяться.

Экологические факторы, особенно ресурсы среды, при изменении уровня их воздействия совокупно влияют на рост и развитие организмов пропорционально их экологической значимости (рис. 2.5).

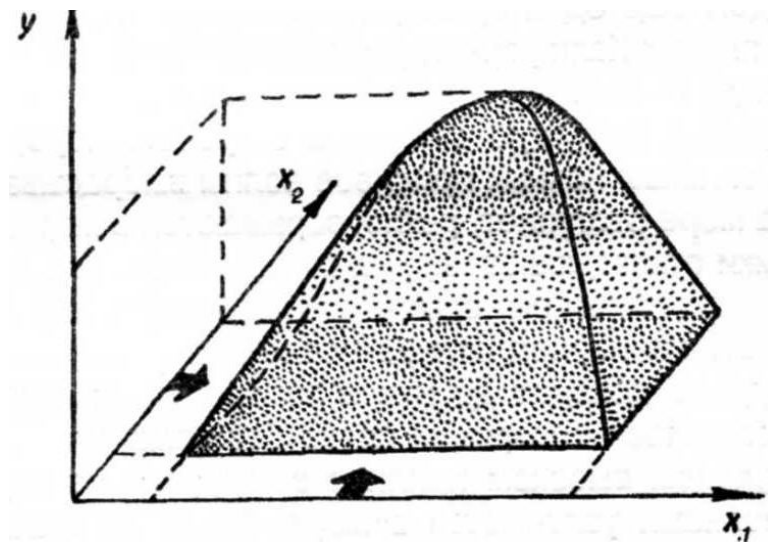


Рис. 2.5. Совместное влияние двух факторов среды на организм:
 По осям X_1 и X_2 – градиенты факторов среды
 По оси ординат: реакция организмов (скорость роста)

2.4. Основные уровни и типы адаптации организмов к условиям среды обитания. Компенсация экологических факторов. Экотипы

Классификации жизненных форм растений (по К. Раункиеру и И.Г. Серебрякову) и животных.

Адаптация – приспособление организмов к условиям среды обитания, добывания пищевых ресурсов и образу жизни.

Уровни адаптаций:

- биохимический (подстройка ферментных систем под определенную температуру и соленость среды, образование белков теплового шока, веществ-антифризов);
- организменный: морфо-анатомический (особенности окраски и формы тела, строения покровов тела, конечностей, пищедобывающих органов), физиологический (особенности физиологических процессов: питания, дыхания,

выделения, размножения и др.) и онтогенетический (особенности жизненного цикла и ювенильных стадий);

- популяционный (особенности группового и одиночного образа жизни, агрегационные эффекты терморегуляции, добывания пищи, защиты от хищников, выращивания потомства).

По длительности проявления адаптации подразделяются на:

- постоянные (приспособления к образу жизни: строение покровов тела, конечностей, ротового аппарата);
- сезонные (приспособления к зимовке, кормовые и репродуктивные миграции и др.);
- суточные (ритм жизнедеятельности в течение суток);
- кратковременные реакции (регуляция гомеостаза при отклонениях от нормы внешних условий).

По характеру регуляции адаптации подразделяются на:

- пассивные (толерантные) – обеспечивают переживание организмом неблагоприятных условий в состоянии пониженной жизнедеятельности или в неактивном состоянии (анабиозе, диапаузе);
- активные (резистентные, компенсации) – обеспечивают поддержание гомеостаза.

Компенсация экологических факторов – замещение отсутствующих или присутствующих в недостатке факторов среды другими, экологически близкими. Выражается в изменении организмами условий среды так, чтобы ослабить лимитирующее действие факторов и, в избегании неблагоприятных условий среды.

Правило неоднозначного действия экологических факторов – каждый фактор неодинаково влияет на разные функции организма: оптимум для одних процессов может быть пессимумом для других.

Констелляция – совокупное действие на организм нескольких факторов среды.

Экотип – совокупность экологически близких популяций вида, приспособившихся к условиям местообитания и обладающих наследуемыми признаками, обусловленными генетически и экологически.

Выделяют:

- климатипы (приурочены к климатическим зонам);
- эдафотипы (приурочены к типу почвы);
- ценотипы (приурочены к типу биоценоза).

2.5. Биоморфа, или жизненная форма. Классификации жизненных форм растений по (К. Раункиеру и И.Г. Серебрякову) и животных. Викарирующие виды

Биоморфы (жизненные формы) – группы систематически близких или удаленных видов, обладающие внешним сходством в результате одинакового образа жизни в сходных условиях среды.

Биоморфы могут формироваться в результате *параллельной* (саговники и пальмы; сумчатые и плацентарные) и *конвергентной* (суккулентные кактусы, молочайные и ластовневые; акула, ихтиозавр и дельфин) *эволюции*.

Когда внешнее сходство организмов дополняется экологическим сходством физиологических признаков, тогда следует выделить **экобиоморфы**.

Классификация и выделение биоморф растений по расположению почек возобновления (Раункиер, 1905):

- фанерофиты (деревья и кустарники: макро-, мезо- и микро-);
- хамефиты (полукустарники и кустарнички);
- гемикриптиты (розеточные травы);
- криптофиты (геофиты: корневищные, клубневые, луковичные, клубнелуковичные; гидрофиты);
- терофиты (однолетние монокарпики);
- эпифиты (виды, произрастающие на деревьях).

Выделение биоморф растений по характеру роста и продолжительности жизни (Серебряков, 1962):

- деревья;
- кустарники;
- травянистые поликарпики (стержнекорневые; кистекорневые; короткокорневищные; дерновые рыхлокустовые, длиннокорневищные, столонообразующие, корнеотпрысковые, ползучие);
- травянистые монокарпики (однолетники).

Классификацию животных по биоморфам проводят на основании совокупности признаков: строения тела, связанных с особенностями места обитания, движения, питания, дыхания.

Жизненные формы гидробионтов:

- ✓ планктон – организмы, не способные противостоять течению (бактерии, водоросли, простейшие, коловратки, рачки, гидроиды и др.);
- ✓ нектон – активно плавающие в воде (рыбы, морские змеи и др.);
- ✓ нейстон – организмы, обитающие на поверхностной пленке воды: эпинеuston: скользят по наружной поверхности (клопы-водомерки, жуки-вертячки, пауки); гипонейстон: подвешены на пленке и скользят по ней (моллюски, хирономиды);
- ✓ плейстон – плавающие и полупогруженные в воду (колони сифонофор, ряска);
- ✓ перифитон – организмы, обрастающие подводные предметы, приподнятые над поверхностью дна (моллюски, пиявки, хирономиды, водоросли);

✓ бентос – организмы, обитающие на дне и в придонном слое воды (инфауна: роющие, камнеточцы, сверлящие; онфауна: прикрепленные, бегающие и ползающие; эпифауна: плавающие).

Викарирующие виды, викариат (от лат. *vicarius* – замещающий) – близкородственные виды растений или животных, географически или экологически замещающие друг друга.

Правило викариата М. Вагнера (Wagner, 1868) – Д. Джордана (Jordan, 1906): ареалы близкородственных форм животных (видов или подвидов) обычно географически замещают друг друга, образуя изолированные или слабо перекрывающиеся ареалы.

Географический викариат – явление, при котором родственные виды растений или животных занимают не перекрывающиеся или слабо перекрывающиеся географические ареалы (при этом могут возникать зоны гибридизации). Например, ареал рода лиственницы образован непрерывным рядом её географических викарирующих видов: лиственницей сибирской (Европейская часть России и Западная Сибирь), даурской (Восточная Сибирь) и американской (Северная Америка). Ареалы европейского и сибирского хариусов образуют область слабого перекрывания в ряде водоемов западных склонов Полярного и Приполярного Урала Родиной европейского хариуса являются реки и озёра таежной и тундровой зон Европы, где он широко распространен. Областью распространения сибирского хариуса служит Сибирь (реки Обь, Енисей), Алтай, некоторые реки северо-западной Монголии.

Обитание близких видов на одной географической территории, но в различных экологических условиях (в разных экотопах), считается экологическим викариатом. Например, в песчаных пустынях обитает мохноногий тушканчик, а в глинистых пустынях – малый; разные виды комаров встречаются на различных высотах в горах Сибири; в Альпах рододендрон жестколистный произрастает на известковых почвах, а рододендрон ржавый – на силикатных. Такие же эдафические пары составляют чабрец степной и чабрец песчаный, типчак и овсяница, калерия степная и калерия сизая. Примерами экологически викарирующих видов также являются виды выюрков, сосуществующие на островах Галапагосского архипелага.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Дайте определение экологического фактора? Назовите критерии экологического фактора.
2. Что изучает факториальная экология?
3. В чем отличие ресурсов среды от условий среды?
4. Назовите типы ресурсов, согласно классификации Д. Тилмана (1982)?

5. Как формулируется закон экологического минимума? Кто автор этого закона?
6. Как формулируется закон экологического оптимума? Кто автор этого закона?
7. Какие организмы относятся к эврибионтам?
8. Какие выделяют уровни адаптации организмов к условиям среды?
9. Какие виды относятся к викарирующим?
10. На чем основана классификация жизненных форм растений К. Раункиера (1905)?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Объясните, чем отличается сигнальный фактор от других абиотических факторов среды.
2. Обоснуйте, почему глубина водоема не является экологическим фактором.
3. Объясните, почему диапазон толерантности организмов к экологическому фактору обычно сужается в случае неблагоприятного воздействия других факторов.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Объясните, в чем выражается компенсация экологических факторов?
2. Почему среди видов имеются приспособленные как к слабо, так и сильно меняющимся условиям среды обитания?
3. Обоснуйте и приведите примеры приспособленности организмов к условиям существования.

3. ТЕМПЕРАТУРА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Учебные вопросы

- 3.1. Температура как лимитирующий абиотический фактор. Температурные границы жизни. Классификация организмов по отношению к температурному фактору. Эври- и stenотермные, гомойо- и пойкилотермные; эндо- и эктотермные организмы.
- 3.2. Зависимость биохимических процессов от температуры у организмов. Температурный коэффициент Q_{10} . Уравнение теплового баланса организма.

3.3. Приспособления растений к изменению температуры. Холодовое закаливание. Приспособления к перегреву.

3.4. Механизмы устойчивости животных к перегреву и переохлаждению. Тепловая одышка. Гипобиоз: оцепенение, диапауза, гибернация, эстивация.

3.5. Роль размеров тела в терморегуляции. Скорость теплообмена и аллометрические закономерности у животных: правила К. Бергмана и Д. Аллена.

3.6. Эффективные температуры. Сумма эффективных температур и термальная константа развития. Правило «градусо-дней».

3.7. Активные температуры. Сумма активных температур. Агроклиматические зоны суши и их характеристика.

Тематические конспекты ответов

3.1. Температура как лимитирующий абиотический фактор. Температурные границы жизни. Классификация организмов по отношению к температурному фактору. Эври– и stenотермные, гомойо– и пойкилотермные; эндо– и эктотермные организмы

Температура – важнейший витальный вторично–периодический фактор. Пределами толерантности для любого вида являются *максимальная и минимальная летальные температуры*, за пределами которой вид погибает. Холодовая гибель может быть обусловлена кристаллизацией протоплазмы или межклеточной жидкости, а тепловая гибель – денатурацией белков-ферментов. Причиной гибели является нарушение гомеостаза.

По ширине температурного диапазона жизни организмы подразделяются на эвритермных (обитателей разных географических зон) и stenотермных (холодолюбивых обитателей полярных зон, глубоководных зон водоемов и океана; теплолюбивых обитателей гидротерм, экваториальных лесов и коралловых рифов). По способности поддерживать тепловой гомеостаз организмы подразделяются: на *пойкилотермных (эктотермных и частично эндотермных)* – температура их тела зависит от температуры окружающей среды, и *гомойотермных (эндотермных)*, температура их тела не зависит от внешней температуры и регулируется благодаря интенсивной теплопродукции. К гомойотермным относятся млекопитающие и птицы при активной жизнедеятельности (за исключением состояний гипобиоза: спячки и оцепенения). Удельная теплопродукция гомойотермных эндотермов при температуре воздуха 15°C составляет 120 – 190 Дж/кг (1700–2600 Дж/м²), тогда как у хордовых пойкилотермов приблизительно 30 Дж/кг (380 Дж/м²). Изменения температуры тела гомойотермных животных в норме зависят только от физиологического состояния (сон, покой, стресс) и обычно находятся в диапазоне 0,5–1,5°C. Гомойотермные животные, способные впадать в гипобиоз, сочетают преимущества обеих стратегий теплообмена.

Гетеротермность – особая адаптивная стратегия среди птиц и млекопитающих, при которой закономерно сочетается использование выгод, как постоянства, так и перемены температуры тела. Основные формы проявления гетеротермности – способность впадать в *спячку* или *торпидное состояние* (оцепенение). У некоторых гомойотермных видов, осваивающих экстремальные условия на пределе возможности поддержания теплового баланса, проявляются элементы пойкилотермии, позволяющие им экономить энергию. Представителем гетеротермных эндотермов является верблюд, который поддерживает два суточных режима температуры тела в дневное и ночное время. В жаркое летнее время дневные колебания температуры тела у верблюда достигают 6–7°C. Утром животные имеют температуру 34–35°C, а затем постепенно нагреваются под палящими лучами солнца, т.е. ведут себя как пойкилотермные организмы. Испарительная терморегуляция через потовые железы и слизистые начинается у верблюда лишь при достижении температуры тела в 40,7°C, что близко к пределу тепловой выносливости. Вечером, когда температура воздуха падает ниже этой величины, верблюд освобождается от накопившегося избыточного тепла путем прямого излучения. Эти адаптации позволяют животному экономить до 5 л воды, которые потребовались бы для поддержания его средней температуры в пределах 37–38°C.

3.2. Зависимость биохимических процессов от температуры у организмов. Температурный коэффициент Q_{10} . Уравнение теплового баланса организма

Согласно правилу Вант–Гоффа, повышение температуры ведет к пропорциональному возрастанию скорости химической реакции. Уравнение, описывающее это правило имеет вид:

$$V_2 = V_1 \cdot \gamma^{\frac{t_2 - t_1}{10}} \quad (3)$$

где V_2 – скорость реакции при температуре t_2 ; V_1 – скорость реакции при температуре t_1 ; γ – температурный коэффициент реакции.

Из уравнения Вант–Гоффа температурный коэффициент вычисляется по формуле:

$$\gamma = (V_2 / V_1)^{10 / (t_2 - t_1)} \quad (4)$$

Коэффициент температурного ускорения для большинства химических реакций абиотической среды, постоянен и равен 2–3.

В живом организме биохимические процессы осуществляются при участии ферментов, при этом скорость ферментативных реакций меняется в зависимости от внешней температуры. В 1914 г. А. Крог установил, что интенсивность обмена веществ эктотермных животных растет пропорционально росту внешней температуры. Эта связь температуры с метаболизмом выражается коэффициентом температурного ускорения Q_{10} ,

показывающего во сколько раз возрастает интенсивность метаболизма с ростом температуры на 10°C:

$$Q_{10} = \frac{K_{t+10}}{K_t} \quad (5)$$

В случае измерения интенсивности метаболизма при двух произвольно выбранных температурах в пределах 10°C используется следующая формула:

$$Q_{10} = (K_{t_1} / K_{t_2})^{10/(t_1-t_2)} \quad \text{или} \quad (6)$$

$$\lg Q_{10} = 10(\lg K_1 - \lg K_2)/(t_1 - t_2) \quad (7)$$

где K_t – скорость реакции при температуре t .

Коэффициент температурного ускорения Q_{10} , в живых системах изменяется в довольно широких пределах в разных диапазонах температур. Это объясняется тем, что скорость ферментативных реакций не является линейной функцией температуры. Так, у тропических растений при температуре менее 10°C коэффициент Q_{10} приблизительно равен 3, но существенно уменьшается при возрастании температуры выше 25–30°C. У колорадского жука потребление кислорода в диапазоне 10–30°C характеризуется величиной $Q_{10} = 2,46$, а при температуре 20–30°C – $Q_{10} = 1,8$.

Существует три основных механизма, обеспечивающие уравнение теплового баланса: теплопроводность, излучение и испарение. Баланс трех этих процессов определяет температуру тела, поэтому общее уравнение теплового баланса имеет вид:

$$H_{\text{общ}} = \pm H_m \pm H_p \pm H_u \pm H_a \quad (8)$$

где $H_{\text{общ}}$ – выработка тепла в процессе метаболизма;

H_m – теплообмен в результате теплопроводности;

H_p – теплообмен в результате излучения;

H_u – теплообмен в результате испарения;

H_a – аккумуляция тепла в организме

3.3. Приспособления растений к изменению температуры. Холодовое закаливание. Приспособления к перегреву

Приспособления растений к переохлаждению:

- ✓ удаление свободной воды из клеток;
- ✓ накопление биологических антифризов (сахаров, растительных масел);
- ✓ стабилизация мембран (образование белков теплового шока);
- ✓ листопад.

Приспособления растений к перегреву:

- ✓ редукция листовых пластинок;
- ✓ восковой налет и опушенность листьев;

- ✓ вертикальное расположение узких листьев;
- ✓ разветвленная мочковатая или глубокая стержневая корневая система;
- ✓ накопление влаги у суккулентов;
- ✓ устойчивость к обезвоживанию у склерофитов;
- ✓ C_4 –фотосинтез и САМ–метаболизм;
- ✓ синтез белков теплового шока.

Холодовое закаливание – устойчивость к низким температурам, связанная с перестройкой ряда биохимических показателей пойкилотермных (эктотермных) животных и растений.

3.4. Механизмы устойчивости животных к перегреву и переохлаждению. Тепловая одышка. Гипобиоз: оцепенение, диапауза, гибернация, эстивация

У животных в терморегуляционном ответе участвуют почти все органы и ткани, так они обладают особой функцией – несократительным термогенезом. Огромная роль в терморегуляционном ответе принадлежит скелетной мускулатуре, способной, не производя внешней работы, осуществлять теплопродукцию за счет терморегуляционного тонуса мышц – все это называется химической терморегуляцией.

Терморегуляционные реакции можно разделить на две группы: химическая (сократительный и несократительный термогенез, нефосфорилирующий путь тканевого дыхания, окисление бурого жира и т.д.) и физическая регуляция (термоизолирующие покровы, комплекс морфофизиологических механизмов).

Приспособления пойкилотермных животных к переохлаждению:

- ✓ удаление свободной воды из клеток и накопление биологических антифризов (глицерина, гликопротеидов);
- ✓ уменьшение теплоотдачи через покровы;
- ✓ переход в анабиоз или диапаузу;
- ✓ агрегация особей и терморегуляционные позы;
- ✓ радиационный обогрев;
- ✓ поиск закрытых убежищ с благоприятным микроклиматом.

Приспособления пойкилотермных животных к перегреву:

- ✓ испарение влаги;
- ✓ усиление теплоотдачи через покровы;
- ✓ охлаждение от ветра и воды;
- ✓ переход в анабиоз или диапаузу;
- ✓ терморегуляционные приподнятые позы;
- ✓ поиск закрытых убежищ с благоприятным микроклиматом.

Приспособления гомойотермных животных к переохлаждению:

- ✓ увеличение интенсивности аэробного дыхания в клетках;
- ✓ усиление расщепление макроэргических соединений;
- ✓ сократительный термогенез;
- ✓ уменьшение теплоотдачи через покровы;
- ✓ агрегация особей и терморегуляционные позы;
- ✓ поиск закрытых убежищ с благоприятным микроклиматом;
- ✓ переход в оцепенение или гибернацию (зимний сон или спячку).

Приспособления гомойотермных животных к перегреву:

- ✓ испарение влаги;
- ✓ усиление теплоотдачи через покровы;
- ✓ охлаждение от ветра и воды;
- ✓ переход в оцепенение или эстивацию (летнюю спячку);
- ✓ терморегуляционные приподнятые позы;
- ✓ поиск закрытых убежищ с благоприятным микроклиматом.

Тепловая одышка (полипноэ) – учащение внешнего дыхания животного с изменением характера дыхания в сторону большего испарения влаги.

Например, насекомые достаточно эффективно регулируют температуру тела открыванием и закрыванием дыхалец. У ряда видов рептилий при повышении температуры тела сверх определенного порога наблюдается возрастание частоты дыхания, что сопровождается уменьшением его глубины и усилением вентиляции особыми движениями горла и дна ротовой полости. Частота дыхательных движений прямо коррелирует со степенью тепловой нагрузки. Все это способствует увеличению теплоотдачи путем испарения влаги со слизистых оболочек. У ящериц такая тепловая одышка способствует стабилизации температуры тела, головного и спинного мозга.

Интенсивное испарение влаги с поверхности слизистых оболочек ротовой полости и верхних дыхательных путей обеспечивается учащенным поверхностным дыханием. У верблюда, например, при жаре частота дыхательных движений возрастает до 8 – 18 в 1 мин (6 – 11 в норме), у собак, для которых регуляция потоотделением не характерна – до 300– 400 в минуту (20 – 40 в норме). В 1962 г. Ю. Кроуфорд (будучи студентом) высказал предположение, что при тепловой одышке собаки дышат с резонансной частотой. Благодаря своим упругим свойствам вся их дыхательная система имеет некоторую собственную частоту колебаний, и для того, чтобы поддерживать такое колебание системы, достаточно минимальных мышечных усилий. Поэтому теплопродукция мышц, участвующих в дыхательных движениях, незначительна и очень мало влияет на тепловую нагрузку. Ю. Кроуфорд считал, что если бы тепловая одышка происходила в отсутствие такого резонансного режима, то связанное с этим усиление мышечной деятельности привело бы к генерации большого количества тепла, чем может рассеяться в результате тепловой одышки. При полипноэ практически весь

выдыхаемый воздух проходит через рот, где и испаряется влага со стенок ротовой полости и с поверхности языка. У птиц потовых желез нет, и усиление испарения достигается либо путем полипноэ, либо характерными колебательными движениями нижней стороны шеи (*горловая дрожь*). Чаще оба механизма действуют одновременно: по мере нарастания температуры воздуха частота дыхательных движений увеличивается постепенно, а интенсификация горловой дрожи включается лишь по достижении определенного температурного порога.

С увеличением температуры среды возрастает не только уровень испарения, но и терморегуляторная эффективность этой реакции. Так, у домового воробья при температуре среды 5°C на испарение влаги приходилось 9,2% общих потерь тепла, при 25°C – 16%, при 35°C – 31%, а при повышении температуры до 43°C практически вся теплоотдача шла этим путем, компенсируя около половины всей теплопродукции. У более крупных видов при повышении температуры среды до величин, близких к температуре тела испарительная теплоотдача компенсирует до 100% общей теплопродукции.

В экологически напряженных условиях, при которых затруднено эффективное функционирование терморегуляторных систем, ряд видов гомойотермных животных переходят в состояние *гипобиоза*, внешне сходное с холодовым оцепенением пойкилотермов.

Гипобиоз – обратимое резкое снижение интенсивности процессов жизнедеятельности у животных, позволяющее сократить энергетические затраты организма в неблагоприятных условиях.

Выделяют следующие типы гипобиоза:

- ✓ зимняя спячка (*гибернация*);
- ✓ зимний сон;
- ✓ временное холодное оцепенение;
- ✓ суточное холодное оцепенение;
- ✓ летняя спячка (*эстивация*);
- ✓ суточное тепловое оцепенение.

Многие животные при наступлении неблагоприятных условий переходят в состояние *диапаузы* – временного физиологического покоя животных, который характеризуется резким понижением интенсивности метаболизма и остановкой формообразовательных процессов. В умеренных широтах для животных характерна зимняя диапауза (*гибернация*), а в районах с жарким климатом – летняя диапауза (*эстивация*). Возможна кратковременная диапауза (*оцепенение*) – приспособление к переживанию резких отклонений условий среды от нормы.

Зимняя спячка является облигатным сезонным состоянием и наблюдается у таких животных как ежи, сурки, хомяки, суслики, сони, некоторые рукокрылые (ушаны, ночницы, северные кожанки). Переход к состоянию гибернации и возврат в активное состояние регулируется эндогенными физиологическими механизмами и носит характер цирканнуальных (цирканных, окологодных) биоритмов. Скорость метаболизма и

физиологических процессов при этом снижается до необходимого для жизнеподдержания минимума (температура тела 2–12°C). Температура тела при гибернации зависит от температуры внешней среды, т.е. животное проявляет признаки пойкилотермии.

Зимний сон является факультативным состоянием неглубокого сна и наблюдается у медведей, енотов, енотовидных собак, барсуков, бурундуков, летучих мышей. Стимулом к переходу в это состояние является нехватка кормовых ресурсов. В состоянии зимнего сна скорость метаболизма и физиологических процессов снижается не так значительно, как при гибернации до более низкого, но постоянного уровня (обычно на 30-35%), т.е. животные сохраняют свойства гомойотермов. У белых и бурых медведей в состоянии зимнего сна происходит рождение и выкармливание детенышей.

Для ряда видов млекопитающих – обитателей степей, полупустынь и пустынь (сони, суслики, хомяки, тенреки) характерна также *летняя спячка (эстивация)* – форма адаптация к экономии влаги, которая отличается от гибернации более высокой температурой тела (25–27°C).

3.5. Роль размеров тела в терморегуляции. Скорость теплообмена и аллометрические закономерности у животных: правила К. Бергмана и Д. Аллена

Адаптации животных к низким температурам связаны с увеличением массы тела, жировых запасов и скорости метаболизма.

Правило К. Бергмана (1847): у видов теплокровных животных с обширным географическим ареалом размер тела статистически больше в популяциях, живущих в более холодных частях ареала.

Теплокровные животные в пределах одного вида или группы видов и родов одного семейства имеют статистически более крупные размеры тела в северных частях ареала, по направлению к полюсам, т.к. с увеличением размеров и массы тела уменьшается удельная площадь поверхности тела и уменьшается теплоотдача. Из формул соотношения объема и площадей поверхностей фигур в пространстве вытекает, что с увеличением размера тела (например, шара) его объем возрастает в кубе, а площадь поверхности в квадрате. Это свойство в природе «используется» в качестве одного из приспособлений к температуре среды. У крупных животных, отношение объема тела к площади поверхности больше, чем у мелких. Следовательно, отдача тепла во внешнюю среду, осуществляющаяся через поверхность тела, у крупного животного на единицу веса тела меньше, чем у мелкого. В холодных широтах животным выгодно иметь крупные размеры (наряду с другими приспособлениями: теплый меховой покров у млекопитающих, перьевой покров у птиц – толстый слой подкожного жира, различные поведенческие приспособления).

Правило К. Бергмана применимо к группам родственных викарирующих видов одного семейства с ареалами в разных климатических зонах. Не действует правило для водных, полуводных и подземных обитателей.

Правило Д. Аллена (1877): у видов теплокровных животных с обширным географическим ареалом по направлению к экватору наблюдается удлинение хвостов, ушей, конечностей и различного рода выростов.

Правило Д. Аллена также применимо к группам родственных викарирующих видов одного семейства с ареалами в разных географических зонах.

Правила К. Бергмана и А. Аллена объясняются увеличением относительной поверхности тела (отношением площади к объему или массе тела) при уменьшении размеров и увеличении выступающих частей. Минимальную относительную поверхность имеет шаровидное тело.

Аллометрия – неравномерный рост частей тела в процессе развития организма, выражается в изменении пропорций тела и темпов развития органов. Скорость роста разных органов растений и животных различна и изменяется в ходе онтогенеза. Важной особенностью одновременного роста двух или нескольких органов является то, что изменение скоростей их роста происходит синхронно, т.е. скоррелировано таким образом, что отношение скоростей роста остается приблизительно постоянной величиной. В этом и состоит биологическая сущность явления соотносительного (аллометрического) роста.

Связь между растущим органом и размером тела (или между двумя растущими органами) является нелинейной и описывается аллометрической (степенной) функцией:

$$y = bx^a \quad (10)$$

где y – размер одного органа;

x – размер другого органа;

b – константа начального роста (при $x=1$, $y=b$);

a – константа равновесия (аллометрический показатель), передающая относительную скорость (темп) роста одного органа по сравнению с другим.

Константа a имеет важный биологический смысл. При $a=1$ оба органа растут с одинаковой скоростью (случай изометрии) и их относительные размеры остаются постоянными. При $a>1$ (положительная аллометрия) из-за преимущества в скорости роста, размер одного органа увеличивается, относительно размера другого органа. При $a<1$ (отрицательная аллометрия) в связи с меньшей скоростью роста размер органа уменьшается относительно размера другого органа. Наконец, возможен случай энантиометрии ($a<0$), при котором абсолютные размеры органа в ходе онтогенеза уменьшаются (например, уменьшение длины хвоста головастика в период метаморфоза).

Аллометрические отношения

Потребление кислорода, I (л O_2 /ч):

гомойотермные животные ($39^\circ C$) – $I = 0,7 \cdot m^{3/4}$

пойкилотермные животные (20°C) – $I = 0,04 \, m^{3/4}$
 (m – масса тела, кг)

Размеры тела и соотношения параметров у млекопитающих:

площадь поверхности тела (м ²)	$0,1 \, m^{2/3}$
потребление O ₂ (л O ₂ /ч)	$0,696 \, m^{3/4}$
потребление O ₂ (л O ₂ /кг ч)	$0,696 \, m^{-1/4}$
вентиляция легких (л/ч)	$20,0 \, m^{3/4}$
объем легких (л)	$0,063 \, m^{1,02}$
дыхательный объем (л)	$0,0062 \, m^{1,01}$
объем крови (л)	$0,055 \, m^{0,99}$
масса сердца (кг)	$0,0058 \, m^{0,99}$
частота дыхания (мин ⁻¹)	$53,5 \, m^{-0,26}$
частота сокращений сердца (мин ⁻¹)	$241 \, m^{-0,25}$
масса почек (кг)	$0,021 \, m^{0,85}$
масса печени (кг)	$0,082 \, m^{0,87}$
(m – масса тела, кг)	

3.6. Эффективные температуры. Сумма эффективных температур и термальная константа развития. Правило «градусо-дней»

Правило «градусо-дней». Для того чтобы осуществить этап развития, эктотермному организму требуется получить из среды определенное количество тепла, измеряемое суммой эффективных температур.

$$Q = \sum_1^i (t_i - t_0) \quad (11)$$

где t_i – среднесуточная температура; t_0 – биологический ноль

Биологический ноль (t_0) – минимальная температура, которая ограничивает развитие организма.

Эффективная температура ($t_i - t_0$) разность среднесуточной температуры и биологического ноля.

Термальная постоянная развития – произведение эффективной температуры на длительность развития организма (период i суток).

Биологическая сумма температур (Q) – количества тепла, необходимое организму для завершения стадии или цикла развития.

Эффективная температура – это температура воздуха или почвы выше нижнего предела потребности растения в тепле, установленного для определенного периода развития. При температурах ниже этого предела развитие растений не происходит или приостанавливается (семена не прорастают, цветение задерживается). Для большинства растений нижний предел эффективных температур колеблется около 5°C, для более

теплолюбивых (кукуруза, сорго): 8–10°C, для субтропических (рис, хлопчатник): 12–15°C. Для установления потребности растения в тепле за отдельные периоды вегетации или за весь вегетационный период среднесуточные температуры воздуха (почвы) за определенный период времени преобразуют в эффективные температуры, вычитая температуру нижнего порога развития, и, затем, суммируют остатки. Эта сумма эффективных температур является постоянной величиной для данного вида растений.

Правило стимулирующего действия температуры на организмы В. Шелфорда – Т. Парка (Shelford, 1929; Park, 1930): на развитие эктотермных животных, обитающих в умеренных широтах, стимулирующее действие оказывают периодические колебания температур среды в диапазоне нормальных значений. Эксперименты показали, что в условиях переменной температуры быстрее развиваются личинки и куколки яблоневой плодовой жорки (на 7–8%), яйца (на 38%) и нимфы кузнечика (на 12%) (Одум, 1986, т. 1, с. 269).

3.7. Активные температуры. Сумма активных температур. Агроклиматические зоны суши и их характеристика

Активные температуры – среднесуточные температуры воздуха выше 10°C, необходимые для роста и развития растений умеренной зоны

Сумма активных температур – сумма среднесуточных температур воздуха выше 10°C ($t > 10^\circ\text{C}$). Этот показатель характеризует ресурсы тепла данной территории.

При зонировании агроклиматических ресурсов мира проводится дифференциация территорий по обеспеченности ресурсами тепла (суммой активных температур вегетационного периода). По этому признаку выделяют термические пояса и подпояса; границы между ними проводят по изолиниям определенных значений температур (табл. 3.1).

Таблица 3.1

Климатические пояса суши

Агроклиматический пояс	Радиационный баланс, ккал/см²·год	Сумма активных температур, °C
экваториальный	70–90	> 10000
тропический	60–70	8000–10000
субтропический	50–60	4000–8000
теплый умеренный	30–50	1500–4000
холодный умеренный	20–30	500–1500
субарктический	< 20	< 500

Агроклиматическое районирование суши представлено в табл. 3.2.

Агроклиматические пояса суши

Агроклиматический пояс (с подпоясами)	Сумма активных температур, °С	Возделываемые культуры
жаркий тропический (субэкваториальный и экваториальный)	8000–12000	кофейное и шоколадное деревья, финиковая пальма, банан, ананас, авокадо, маниок, манго, батат, ямс, кассава, хинное дерево
субтропический	4000–8000	абрикос, персик, шелковица, чайный куст, цитрусовые, олива, маслины, грецкий орех, арахис, фундук, виноград, хлопчатник, шелковица, фисташка
теплый умеренный	3000–4000	Позднеспелые сорта зерновых и овощных культур, кукуруза, рис, подсолнечник, виноград, бахчевые, плодовые и фруктовые древесные культуры
типично умеренный	2000–3000	Скороспелые, мало требовательные к теплу (рожь, ячмень, овес, пшеница, греча, морковь, свекла, картофель, тыква, кабачки, горох, фасоль, районированный виноград, яблоня, груша, слива, вишня)
прохладный	1000–2000	Скороспелые, холодоустойчивые: рожь, ячмень, овес, греча, лен, районированные сорта пшеницы, морковь, репа, редька, ранний картофель, лук, чеснок, горох, районированные сорта яблонь, слив
холодный	< 1000	Только в закрытом грунте - овощи, лук, чеснок

Область выращивания сельскохозяйственных культур в пределах умеренного пояса в открытом грунте ограничивается определенной суммой активных температур (табл. 3.3).

Таблица 3.3

Потребность сельскохозяйственных культур в ресурсах тепла

Сельскохозяйственная культура	Сумма активных температур, °С
Пшеница	1200–1700
Ячмень	960–1450
Овёс	1000–1600
Просо	1410–1950
Гречиха	1200–1400
Картофель	1200–1800
Кукуруза	1100–2900
Подсолнечник	2000–2300

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Какие группы организмов выделяют по способности поддерживать тепловой гомеостаз?
2. Что понимают под гетеротермностью? Для каких организмов характерна эта особая адаптивная стратегия?
3. Что выражает коэффициент температурного ускорения Q_{10} ?
4. Охарактеризуйте явление холодового закаливания.
5. Для каких животных характерно состояние гипобиоза? Назовите основные типы гипобиоза.
6. Что понимают под эффективной температурой среды?
7. Что понимают под суммой активных температур?
8. Как связаны размеры тела и его частей с температурой среды обитания? Кем и когда сформулированы зависимости скорости теплообмена с размерами тела животных?
9. Как рассчитать термальную постоянную развития вида?
10. На какие группы делятся терморегуляционные реакции организма? Приведите примеры терморегуляции для каждой группы.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Поясните, каким образом может проявляться ограничивающее действие температуры у эктотермных (эндотермных) организмов?
2. Обоснуйте, почему ящерицу, нагревшуюся на солнце до 39°C , нельзя назвать теплокровным (гомойотермным) животным.
3. Объясните за счет, каких основных механизмов обеспечивается уравнение теплового баланса.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Объясните, наличие каких приспособлений позволяет растениям выдерживать низкие температуры среды.
2. Объясните, наличие каких приспособлений позволяет растения выдерживать высокие температуры среды.
3. Объясните, почему усиление работы дыхательных мышц при полипноэ не приводит к генерации большого количества тепла.

4. ВОДА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Учебные вопросы

4.1. Биологическое значение и уникальные свойства воды. Вода как лимитирующий фактор. Физические свойства воды. Химическая характеристика природных вод. Газовый состав и pH.

4.2. Влажность: абсолютная и относительная. Дефицит насыщения и иссушающее действие воздуха. Эвапотранспирация.

4.3. Совместное действие температуры и влажности. Климаграммы. Гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова. Индекс увлажнения Г.Н. Высоцкого – Н.Н. Иванова.

4.4. Приспособления растений и животных к существованию в условиях различной влагообеспеченности. Правило пигментации тела К. Глоджера (Gloger, 1833).

Тематические конспекты ответов

4.1. Биологическое значение и уникальные свойства воды. Вода как лимитирующий фактор. Физические свойства воды. Химическая характеристика природных вод. Газовый состав и pH

Вода является внутренней средой организма (50%–80%), средой обитания для гидробионтов и условием или ресурсом среды для наземных обитателей. Вода является главным участником глобального круговорота веществ таких, как углерод, азот, фосфор и сера.

Она обладает рядом особенных физико-химических свойств:

1. Вода является очень хорошим полярным растворителем в силу дипольного строения молекулы H_2O . Из-за этого пресная вода в природных условиях практически никогда не бывает чистой, а содержит растворенные газы (O_2 , CO_2), минеральные соли (гидрокарбонаты, хлориды, сульфаты, нитраты, фосфаты натрия, калия, кальция, магния, железа), органические вещества.

2. Вода обладает самой высокой теплоемкостью среди всех жидкостей, что создает условия для аккумуляции запаса тепловой энергии. Мировой океан является термостатом биосферы. Удельная теплоемкость с повышением температуры воды от $0^{\circ}C$ до $+35^{\circ}C$ уменьшается с $4,218 \text{ кДж/(кг}\cdot\text{K)}$ до $4,178 \text{ кДж/(кг}\cdot\text{K)}$ в отличие от других жидкостей, кроме ртути. С увеличением минерализации воды теплоемкость уменьшается. Для морской воды теплоемкость уменьшается примерно на $0,006 \text{ кДж/(кг}\cdot^{\circ}C)$ на каждую 1‰.

3. Вода остается жидкостью в температурном интервале ($0\div 100^{\circ}C$, $p=1 \text{ атм.}$) наиболее подходящем для существования организмов.

4. Вода имеет очень высокую скрытую теплоту парообразования (2263,8 Дж/г при +100°C).

5. Наибольшую плотность вода в отличие от других жидкостей имеет не в точке замерзания, а при температуре + 3,98°C. Лед значительно легче воды в точке замерзания. Из-за этого вода замерзает с поверхности, а образующийся слой льда предохраняет водоемы от быстрого охлаждения. При солёности воды выше 24‰ температура максимальной плотности становится ниже температуры замерзания.

6. Вода является почти не сжимаемым телом. В результате с увеличением глубины водоема плотность воды почти не изменяется, но существенно возрастает гидростатическое давление (на 1 атм. на каждые 10 м глубины).

7. Вода имеет высокое поверхностное натяжение, определяющее пленочные и капиллярные адгезионные свойства.

8. При давлении 611,73 Па (около 0,006 атм.) температуры кипения и плавления воды совпадают и равны 0,01°C (тройная точка воды). При температуре 374°C и давлении 22,064 МПа (218 атм.) вода проходит критическую точку. В этой точке плотность и другие свойства жидкой и газообразной воды совпадают.

Сравнительная характеристика физических свойств пресной и морской воды представлена в таблице 4.1.

Таблица 4.1

Физические характеристики пресной и морской воды

Физические свойства	Пресная вода	Морская вода
Плотность при 25°C, г/см ³	0,9971	1,02412
Вязкость при 25°C, миллипуаз	8,90	9,02
Коэффициент сжимаемости β , 10 ⁻¹⁰ 1/Па	5,0	5,0
Точка замерзания, °C:	0,00	-1,91
Температура максимальной плотности, °C	+3,98	-3,52
Удельная теплоёмкость при 7,5°C, Дж/(г·°C)	4,182	3,898
Коэффициент теплопроводности при 10°C, м ² /ч	0,504·10 ⁻³	
Теплопроводность при 10°C, Вт/(м·K)	0,56	0,57
Удельная теплота парообразования, кДж/кг	2250	2250
Поверхностное натяжение при 25°C, мН/м	71,97	72,74
Скорость звука при 0°C, м/с	1407	1450

Растворимость кислорода в воде невелика: при 15°C и давлении сухого газа над водной поверхностью в 1 атм. (101,3 кПа) в 1л воды растворяется около 34 мл O₂. Фактически содержание кислорода в природных водоемах существенно ниже и редко превышает 10–11 мл/л. На растворимость кислорода влияет величина его парциального давления в воздухе, а также температура и количество растворенных в воде электролитов (табл. 4.2).

На содержание кислорода в воде влияет и ряд экологических факторов. Так, перемешивание воды (шторм, волнение, быстрое течение с порогами и

водопадами) повышает насыщение воды кислородом, увеличивая поверхность ее контакта с атмосферным воздухом.

Таблица 4.2

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

Температура, °С	Пресная вода	Морская вода
0	10,29	7,97
10	8,02	6,35
15	7,22	5,79
20	6,57	5,31
30	5,57	4,46

В штилевую погоду в стоячих замкнутых водоемах растворение кислорода в воде замедлено. Зеленые растения способствуют увеличению содержания кислорода в воде, а накопление мертвых растительных остатков, ила обедняет воду кислородом через связывание его при разложении органических веществ. Это особенно выражено при высокой температуре. В этих условиях процессы разложения ускоряются, а растворимость кислорода падает. В зимний период, когда водоемы покрыты льдом, содержание кислорода в воде уменьшается, особенно если в ней взвешено большое количество детрита. В результате могут возникать так называемые *заморы* – массовая гибель рыбы от нехватки кислорода.

По показателю активной реакции (рН) природные воды подразделяют на:

- *кислые* – менее 5,5;
- *слабокислые* – менее 6,5;
- *нейтральные* – 6,5–7,5;
- *щелочные* – более 7,5.

Кислыми являются болотные воды, источники вулканического происхождения. Слабо кислыми являются почвенные растворы подзолистых и торфянистых почв. Щелочными являются содовые и пересоленные озера аридной зоны. Морские воды являются слабо щелочными.

4.2. Влажность воздуха: абсолютная и относительная. Дефицит насыщения и иссушающее действие воздуха. Эвапотранспирация

Абсолютная влажность воздуха – это содержание водяных паров в единице объема воздуха.

Относительная влажность воздуха – это отношение количества водяных паров к их количеству, насыщающему воздух при данной температуре.

Дефицит насыщения воздуха – разность между количеством водяных паров, насыщающих воздух при данной температуре и фактическим их содержанием.

Количество атмосферных осадков (мм) – это количество выпадающей воды (л) на поверхность 1 м^2 .

Иссушающее действие воздуха – это интенсивность испарения воды из почвы, что приводит к иссушению почвы и нарушению всасывания воды корневой системой растений. Адаптаций растений к иссушающему действию воздуха является увеличение сосущей силы и глубины корневой системы.

Транспирация – регулируемый растением процесс испарения воды через устьица (97%–99% воды).

Эффективность транспирации – это отношения чистой первичной продукции к количеству транспирированной воды (в граммах сухого вещества на 1 л воды). Для большинства (C_3 –растений) ≤ 2 , у засухоустойчивых культур (C_4 –растений) – до 4.

Эвапотранспирация – суммарное испарение воды в атмосферу как за счет физического процесса испарения с поверхности воды и почвы, так и за счет биологических процессов транспирации и дыхания. Годовая эвапотранспирация зрелых наземных экосистемах в стабильном состоянии коррелирует с уровнем первичной продукции. В 1969 г. М. Розенцвейг вывел уравнение зависимости первичной продуктивности экосистемы от эвапотранспирации:

$$\lg Pn = (1.66 \pm 0.27) \lg E - (1.66 \pm 0.07) \quad (12)$$

где Pn – чистая первичная продукция наземных растений (г/м^2);

E – фактическая годовая эвапотранспирация (мм) (справочные значения).

4.3. Совместное действие температуры и влажности. Климаграммы. Гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова. Индекс увлажнения Г.Н. Высоцкого – Н.Н. Иванова

Гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова (ГТК) – это отношение суммы осадков в миллиметрах за период со среднесуточными температурами выше 10° (*активными температурами*) к сумме активных температур в градусах за тот же период.

$$ГТК = 10 \cdot \Sigma_{\text{осадков}} / \Sigma t_{\text{акт.}} \quad (13)$$

Увлажнение территории оптимальное, если $ГТК = 1 \div 1,5$, избыточное $> 1,6$, недостаточное $< 1,0$, слабое $< 0,5$. Если $ГТК$ в пределах $1 \div 2$, то условия естественного увлажнения считаются удовлетворительными, если $< 1,0$ – недостаточными.

Классификация зон увлажнения по ГТК:

- влажная: $1,6 \div 1,3$;

- слабо засушливая: $1,3 \div 1,0$;
- засушливая: $1,0 \div 0,7$;
- очень засушливая: $0,7 \div 0,4$;
- сухая: $< 0,4$.

Индекс увлажнения Г.Н. Высоцкого – Н.Н. Иванова – это отношение суммы осадков к общей испаряемости (эвапотранспирации) за месяц. Выделяют зоны: избыточного увлажнения, где индекс $>1,0$ ($>1,5$ – тундра, $<1,5$ – лесотундра и тайга), неустойчивого увлажнения – $0,6-1,0$ ($<0,6$ – степь; $>0,6$ – лесостепь); зону недостаточного (скудного) увлажнения $<1,0$ (в полупустыне $0,1-0,3$, в пустыне – менее $0,1$).

Климаграмма (климатограмма) – графическое изображение годового хода двух климатических факторов, обычно температуры и осадков (*рис. 4.1, рис. 4.2*).

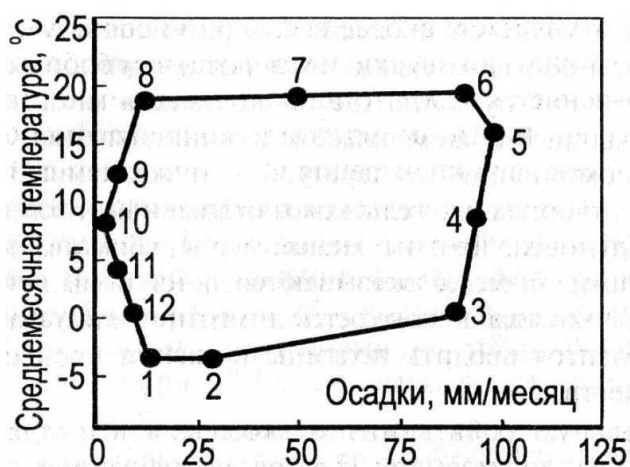


Рис. 4.1. Климаграмма лесостепной зоны южной Европы

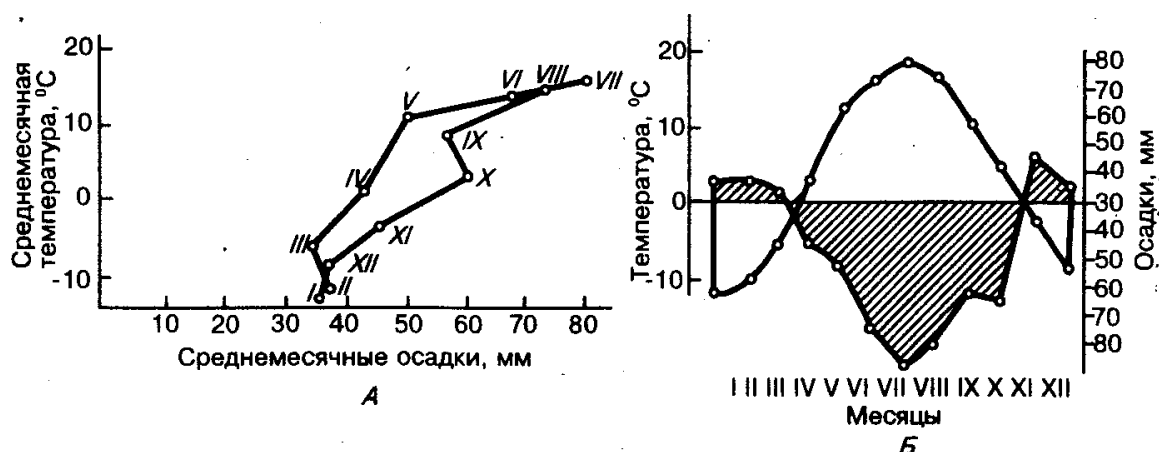


Рис. 4.2. Климаграмма Москвы: *А* – по Боллу и Куку; *Б* – по Формозову
На рис. *Б* – осадки в виде дождя изображены ниже, в виде снега – выше оси абсцисс

4.4. Приспособления растений и животных к существованию в условиях различной влагообеспеченности. Правило пигментации тела К. Глоджера (Gloger, 1833)

По адаптации к определенному уровню влажности среди растений выделяют несколько экологических групп: *гигрофиты (световые и теневые)*, *мезофиты*, *ксерофиты (суккуленты и склерофиты)*.

1. *Гигрофиты* – наземные растения, обитающие в местах с высокой влажностью воздуха и постоянно обеспеченным почвенным водоснабжением. Это травы и мхи влажных тропических лесов и тенистых лесов умеренной зоны.

1.1. *Теневые* гигрофиты произрастают во влажных биотопах тенистых лесов различных климатических зон. К ним относятся маршанция, недотрога, тропические селлагинеллы. Для них характерно выделение капельной влаги через особые водяные устья (явление *гуттации*).

1.2. *Световые* гигрофиты растут на открытых местах в условиях высокой влажности воздуха и почвы (болотные виды). К ним относятся клюква, морошка, голубика, багульник, папирус, рис, росянка и др. Отличаются от теневых гигрофитов более эффективной транспирацией.

2. *Мезофиты* – это большинство видов растений различных жизненных форм и приспособленных к временной засухе почвы и изменчивой влажности воздуха. К этой группе относятся хвойные и лиственные древесные виды, многие лесные и луговые травянистые растения. У мезофитов достаточно высоко осмотическое давление клеточного сока, что обеспечивает сосущую силу корневой системы. Благодаря этому растение получает достаточно влаги для поддержания тургора (способствует росту) и для протекания фотосинтеза. В неблагоприятные по водному режиму сезоны года происходит переход в неактивное состояние («покой»).

По А.П. Шенникову (1950) мезофиты подразделяются на 5 групп:

2.1. *Вечнозеленые* мезофиты – в основном деревья и кустарники влажных тропиков.

2.2. *Зимнее–зеленые* деревянистые мезофиты – тропические и субтропические виды, сбрасывающие листву и впадающие в неактивное состояние в сухие периоды.

2.3. *Летнее–зеленые* деревянистые мезофиты – деревья и кустарники умеренной зоны, сбрасывающие листву и впадающие в оцепенение в зимнее время.

2.4. *Летнее–зеленые травянистые* мезофиты – надземные части, кроме почек возобновления, отмирают к зиме.

2.5. *Эфемеры и эфемероиды* – вегетация происходит в течение короткого влажного периода.

3. *Ксерофиты* – это растения, приспособленные переживать длительную засуху в вегетирующем состоянии.

Выделяют две основные жизненные формы ксерофитов:

3.1. *Суккуленты* – сочные растения с хорошо развитой водозапасающей паренхимой в листьях и/или стеблях. Наиболее типичные представители суккулентов – кактусы, агавы, алоэ, толстянки, очиток. У некоторых видов запасание воды происходит в корнях. Запасание и экономное расходование воды – главное приспособление суккулентов к поддержанию устойчивого водного баланса. Суккуленты имеют мелкие, погруженные устьица и невысокую интенсивность транспирации, протекающей в ночное время. Они характеризуются поверхностной, слабо ветвящейся корневой системой и невысоким осмотическим давлением клеточного сока (порядка 3–8 атм.), поэтому почвенная влага в условиях засоления почв для них недоступна.

3.2. *Склерофиты* – это внешне сухие жесткие растения с низким содержанием свободной воды в тканях, не способные к её запасанию. Принцип их адаптации состоит в способности активно перестраивать водный режим организма в соответствии с количеством доступной влаги. Склерофиты - могут терять до 25% влаги без потерь жизнедеятельности. Они обладают глубокой корневой системой и очень большой сосущей силой корней за счет высокого (до 60 атм.) осмотического давления клеточного сока. Это позволяет извлекать влагу даже при малом ее количестве в почве. Среди ксерофитов много представителей галофитов (солянка, полыни, кермеки, гребенщики). У *стипаксерофитов* (от *Stipa* – ковыль) листья свернуты в трубочку, внутри которой образуется влажная камера. В благоприятных условиях водоснабжения склерофиты отличаются высокой интенсивностью транспирации (в 2–3 раза выше, чем у мезофитов).

У животных по отношению к воде выделяются три экологические группы: гигрофилы (влаголюбивые) ксерофилы (сухолобивые), промежуточная группа – мезофилы. Способы адаптации к дефициту влаги: морфологические (водонепроницаемые покровы тела), физиологические (урикотелия, накопление жира – источника метаболической воды, реабсорбция в нефронах и кишечнике), поведенческие (посещение водопоя, переход на ночной образ жизни, переход анабиоз, спячку или диапаузу).

Правило К. Глогера (Gloger, 1833). Географические расы видов птиц и млекопитающих в теплых и влажных регионах пигментированы сильнее (особи более темные и ярче окрашены), чем в холодных и сухих. Это объясняется формированием маскирующей окраски и защитой от избытка ультрафиолета.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Что такое эвапотранспирация?

2. Кто и когда установил зависимость первичной продуктивности сообщества от эвапотранспирации? Для каких экосистем справедлива эта зависимость?

3. Как рассчитать значение гидротермического коэффициента на конкретной территории?

4. Какие зоны увлажнения выделяют на основании расчета гидротермического коэффициента Г.Т. Селянинова?

5. Какие зоны выделяют на основании расчета индекса увлажнения Г.Н. Высоцкого – Н.Н. Иванова?

6. Каков принцип построения климаграмм?

7. Какие группы по адаптации к влажности выделяют среди растений?

8. Какие группы по адаптации к влажности выделяют среди животных?

9. Какие приспособления имеют растения к иссушающему действию воздуха?

10. Сформулируйте и поясните правило пигментации тела К. Глоджера?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Объясните, почему природная вода всегда содержит примеси?

2. Объясните роль Мирового океана в формировании климата планеты.

3. Поясните, каким образом может проявляться совместное действие температуры и влажности.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Поясните, какие приспособления позволяют мезофитам переживать неблагоприятные условия среды?

2. Обоснуйте, какие жизненные формы ксерофитов наиболее устойчивы к дефициту влаги в жаркой пустыне.

3. Обоснуйте, какие адаптации позволяют животным переносить дефицит влаги в жаркой пустыне.

5. СВЕТ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Учебные вопросы

5.1. Физические характеристики света (освещенность, спектральный состав света). Биологическое воздействие света разной длины волны.

5.2. Реакция организмов на освещённость: фототаксис и фототропизм. Витальное значение света для растений. Морфологические, физиологические и биохимические приспособления растений к световому режиму местообитаний.

5.3. Фотопериодизм. Суточные (циркадные) и сезонные (цирканные) биоритмы организмов. Эндогенный характер биоритмов и роль факторов-синхронизаторов.

Тематические конспекты ответов

5.1. Физические характеристики света (освещенность, спектральный состав света). Биологическое воздействие света разной длины волны

Свет – это оптическое излучение в интервале длины электромагнитных волн от 1 нм до 1 мм (1 000 000 нм).

Освещенность – это интенсивность светового потока, падающего на единицу поверхности. Единица измерения освещенности является люкс, равный люмен / м² (1 люмен – световой поток от точечного источника при силе света равной 1 кандела).

В соответствии с длиной волны выделяют следующие диапазоны спектра излучения:

- ионизирующий (< 100 нм);
- ультрафиолетовый (100–400 нм):
 - ближний, УФ-А лучи (400–315 нм),
 - средний, УФ-В лучи (315–280 нм),
 - дальний, УФ-С лучи (280–100 нм);
- видимый (300–800 нм);
- инфракрасный (800–10000 нм): ближний (800–1000 нм) и дальний (>1000 нм).

Поток энергии солнечного излучения всех длин волн, каждую секунду падающий на 1 м² поверхности верхней границы атмосферы называется *солнечной постоянной* (1367 Вт/м²; 1,959 кал/см²/мин).

В ясный летний день солнечная радиация, достигающая поверхности Земли содержит:

- видимый свет – 45%;
- инфракрасное излучение – 45%;
- ближний ультрафиолет – 10 %.

Свет – основной источник энергии в биосфере. Важнейшая его энергетическая функция – участие в фотосинтезе. Однако свет не только энергетический ресурс, но и важнейшее условие среды обитания.

С экологической точки зрения важны следующие характеристики света: длина волны, интенсивность (действующая энергия в калориях) и продолжительность освещения (фотопериод).

Практически весь УФ-С и приблизительно 90% УФ-В поглощаются при прохождении солнечного света через земную атмосферу. Излучение из диапазона УФ-А достаточно слабо поглощается атмосферой. Поэтому радиация, достигающая поверхности Земли, в значительной степени содержит ближний ультрафиолет УФ-А и в небольшой доле – УФ-В. Воздействие ультрафиолетового излучения на кожу, превышающее естественную защитную способность кожи к загару, приводит к ожогам разной степени. Ультрафиолетовое излучение может приводить к образованию мутаций (ультрафиолетовый мутагенез). Образование мутаций, в свою очередь, может вызывать рак кожи, меланому кожи и её преждевременное старение.

Биологическое значение ближнего ультрафиолета:

- необходимое условие синтеза жирорастворимого витамина D (регулятора кальциевого и фосфорного обменов);
- фактор зрительной ориентации насекомых и птиц.

Биологическое значение видимого света:

- энергетический фактор фотосинтеза;
- фактор зрительной ориентации животных;
- источник радиационного обогрева эктотермных организмов;
- условие функционирования репарационных лигаз ДНК.

Биологическое значение инфракрасного излучения:

- источник радиационного обогрева;
- стимулятор роста и деления клеток;
- источник терморцепции и тепловидения животных.

5.2 Реакция организмов на освещённость: фототаксис и фототропизм. Витальное значение света для растений. Морфологические, физиологические и биохимические адаптации

Фототаксис – это движение организмов в ответ на световой стимул относительно источника света. Различают положительный фототаксис, к источнику света и отрицательный фототаксис – от источника света.

По характеру движения организма выделяют два типа фототаксиса: топотаксис и фоботаксис. При топотаксисе организм направленно движется к источнику света или от него; при фоботаксисе организм меняет направление движения на противоположное на границе участков с различной освещённостью (шоковая реакция, реакция «испуга»). Положительный фоботаксис препятствует переходу в более затенённый участок, что приводит к скоплению беспорядочно движущихся клеток в световом пятне (эффект световой ловушки). Отрицательный фоботаксис способствует скоплению клеток в менее освещённых местах. Для обоих типов фототаксиса знак реакции зависит от интенсивности света (положительный – обычно при низкой интенсивности света, отрицательный – при очень высокой).

Фототропизм – это ростовые движения и расположение частей тела организма относительно источника света (гелиотропизм подсолнечника, листовая мозаика деревьев, терморегуляционные позы игуан).

При положительном фототропизме побег изгибается к источнику света; при отрицательном – корень растет в противоположном направлении от света; при диатропизме образуется листовая мозаика (перпендикулярное расположение побегов и листьев к источнику света).

Характер фотореакций организма может меняться в зависимости от интенсивности освещения, температуры и влажности среды.

Фототаксис и фототропизм обеспечивают выбор оптимальных условий освещения для фотосинтеза и жизнедеятельности организмов, и могут рассматриваться как важные приспособительные реакции.

По отношению к освещенности растения подразделяются на светолюбивые (гелиофиты), тенелюбивые (сциофиты) и теневыносливые (эврифиты). Растения связывают и накапливают в виде органических веществ около 1% поглощаемой солнечной энергии.

Приспособления растений к световому режиму местообитаний.

А. Гелиофиты – растут в условиях интенсивного освещения.

- Блестящая или покрытая восковым налетом кутикула листа.
- Густое опушение поверхности листа.
- Вертикальное расположение листьев (компасные растения).
- Большое количество в клетке мелких светлых хлоропластов.
- Пристеночное расположение в клетке хлоропластов ребром к свету.
- Мощное развитие губчатого мезофилла
- Накопление каротиноидов светособирающего комплекса

хлоропластов.

- Низкий уровень светового насыщения фотосинтеза.

Б. Сциофиты – растут в условиях постоянного затенения

- Тонкая и голая кутикула листа.
- Горизонтальное расположение листьев (листовая мозаика).
- Небольшое количество в клетке крупных темно-зеленых

хлоропластов.

- Диффузное расположение в клетке хлоропластов плоскостью к свету.

- Мощное развитие палисадного мезофилла.

• Накопление ксантофилов (лютеина, виолксантина, зеаксантина, неоксантина и др.) светособирающего комплекса хлоропластов. Ксантофиллы локализованы во внутренних мембранах хлоропластов и выполняют функцию защиты фотосинтетического аппарата от избытка энергии при повышенной инсоляции.

- Высокий уровень светового насыщения фотосинтеза.

5.3. Фотопериодизм. Суточные (циркадианные=циркадные) и сезонные (цирканнуальные=цирканные) биоритмы организмов. Эндогенный характер биоритмов и роль факторов – синхронизаторов

Свет имеет большое сигнальное значение и формирует биоритмы организмов. Биологические ритмы (биоритмы) – периодически повторяющиеся изменения характера и интенсивности биологических процессов и явлений. Они свойственны живой материи на всех уровнях её организации: от молекулярных и субклеточных до биосферы. Являются фундаментальным процессом в живой природе. Одни биологические ритмы относительно самостоятельны (например, частота сокращений сердца, дыхания), другие связаны с приспособлением организмов к геофизическим циклам – суточным (например, колебания интенсивности деления клеток, обмена веществ, двигательной активности животных), приливым (например, открывание и закрывание раковин у морских моллюсков, связанные с уровнем морских приливов), годичным (изменение численности и активности животных, роста и развития растений и др.).

Фотопериодизм – реакция живых организмов (растений и животных) на суточный ритм освещённости, продолжительность светового дня и соотношение между темным и светлым временем суток (фотопериодами).

Фотопериод – соотношение между длительностью дня и ночи

У растений выделяют следующие типы фотопериодизма:

✓ растения короткого светового дня (просо, бобы, соя, кукуруза, хлопчатник, табак, мать-и-мачеха, ветреница, георгины, астры, капуста, хризантемы) – зацветают и плодоносят при непрерывной суточной освещенности менее 12 часов;

✓ растения длинного светового дня (рожь, морковь, лук, картофель, пшеница, шпинат) – зацветают и плодоносят при освещенности более 12 часов;

✓ растения нейтральные к фотопериоду (виноград, сирень, горчица, одуванчик, томат) – зацветают при любой продолжительности дня выше точки светового голодания.

В умеренных широтах короткие дни весной, а длинные – в середине лета. Поэтому короткодневные цветут весной и осенью, а длиннодневные – летом.

Фоторецепторным пигментом у растений выступают голубой пигмент – фитохром и желтый флавопротеид (производное рибофлавина). Универсальным фоторецепторным пигментом у животных является белок родопсин и его производное – йодопсин.

У человека и животных реакции на суточные изменения освещенности закрепляются генетически и становятся внутренними (циркадианными) биоритмами с периодичностью в 24 часа с допустимым отклонением на 15-20 минут. Эти ритмы проявляются в условиях искусственного режима освещения и служат для организма «биологическими часами». Сезонные реакции на изменения фотопериода также закреплены генетически (цирканные биоритмы).

Режим освещения выступает в роли сигнального фактора, который определяет время начала и окончания активности. У дневных животных утреннее нарастание освещенности по достижении определенного порога стимулирует начало активной деятельности. По отношению к птицам известный орнитолог А.Н. Промптов (1940) назвал эту пороговую освещенность пробуждающей яркостью и установил конкретные ее величины для ряда видов. Вечером, по мере снижения освещенности, реакция на ее величину идет примерно в обратном порядке: птицы, начавшие активность раньше, заканчивают ее позже. В связи с сезонными изменениями длины дня у многих видов сдвигается и время активности. У птиц, зимующих в умеренных широтах, в зимнее время активность начинается (относительно времени восхода солнца) раньше, чем летом, что связано с необходимостью обеспечения более высоких энергозатрат организма в условиях короткого зимнего дня.

Согласно **правилу Ю. Ашоффа** увеличение интенсивности непрерывного освещения вызывает у видов с дневной активностью увеличение общей активности, некоторое укорочение суточного цикла и удлинение его активной фазы. Ночные животные демонстрируют обратные реакции.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Благодаря какой части спектра солнечного излучения у растений осуществляется фотосинтез?
2. Какое биологическое действие оказывает ближний ультрафиолет на живые организмы?
3. Какое биологическое действие оказывает инфракрасное излучение на живые организмы?
4. Как реагируют растительные и животные организмы на освещенность?
5. Какие типы фототаксиса выделяют по характеру движения организмов?
6. Что такое фототропизм?
7. На какие экологические группы подразделяются растения по отношению к освещенности?
8. Какие характеристики света наиболее важны с экологической точки зрения?
9. Что такое фотопериодизм?
10. На какие типы подразделяются биологические ритмы?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Обоснуйте, с какими физиологическими и экологическими реакциями организмов связано явление фотопериодизма.
2. Обоснуйте, какие приспособления растений обеспечивают им существование в условиях интенсивного освещения.
3. Обоснуйте, какие приспособления растений обеспечивают им существование в условиях постоянного затенения.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Обоснуйте необходимость адаптаций организмов к факторам среды и выработке наследственно закрепленных внутренних ритмов.
2. Обоснуйте необходимость учета внутренней ритмики организмов в медицине, биотехнологиях, сельском хозяйстве.
3. Обоснуйте, за счет каких процессов, согласно правилу Ю. Ашоффа, изменяются суточные ритмы у видов с дневной (ночной) активностью.

6. ОСОБЕННОСТИ АТМОСФЕРЫ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Учебные вопросы

- 6.1. Газовый состав, строение и температурная стратификация атмосферы. Вертикальные температурные инверсии.
- 6.2. Радиационный и тепловой баланс Земли. Циркуляция атмосферы. Циклоны. Антициклоны.
- 6.3. Глобальные изменения климата Земли. Парниковый эффект: причины и последствия. Прогнозы климатических изменений в будущем.
- 6.4. Фотохимические реакции в атмосфере. Разрушение озоносферы. Образование фотохимического смога: причины и экологические последствия, пути решения.
- 6.5. Кислотные дожди и кислотный смог: причины и экологические последствия, пути решения.

Тематические конспекты ответов

- 6.1. Газовый состав, строение и температурная стратификация атмосферы. Вертикальные температурные инверсии

Газовый состав атмосферного воздуха:

- Молекулярный азот – 78,08 %;
- Молекулярный кислород – 20,95 %;
- Аргон – 0,93 %.

Водяной пар – от 0,5 до 4%:

- Диоксид углерода – 0,038 %;
- Неон – 0,00188 %;
- Гелий – 0,00055 %;
- Метан – 0,00017 %.

Атмосфера Земли состоит из нескольких сфер: тропосферы, стратосферы, мезосферы, термосферы (ионосферы) и экзосферы, разделенных паузами и отличающихся друг от друга по физическим параметрам (*рис. 6.1*).

Тропосфера (греч. tropos – поворот) – нижний, примыкающий к земле слой простирается до высоты 10–18 км (в зависимости от широты) и характеризуется средним вертикальным градиентом снижения температуры 6°С/км. Высота верхней границы тропосферы меняется от 8 км в полярных широтах до 16–18 км над экватором. Приземный слой тропосферы простирается на высоту 5,5 км. Воздух тропосферы находится в непрерывном движении и перемешивании. Здесь образуются облака, выпадают осадки, 4/5 массы атмосферного воздуха сосредоточено в этом сравнительно маломощном слое. Тропосфера нагревается инфракрасным излучением земной поверхности и путем термической конвекции. Тропосфера отделена от следующей сферы тропопаузой. В тропопаузе температура составляет 220 К (–53°С).

Стратосфера (греч. stratum – настил) находится над тропосферой до высоты 50 км. В нижний слой стратосферы тепла поступает столько же, сколько и излучается, поэтому ее температура до высоты 25–30 км остается неизменной, в пределах –55–65°С, а выше постепенно увеличивается до 0°С за счет реакции разложения озона, которая сопровождается выделением теплоты. На высоте 15–25 км располагается озоновый слой, задерживающий ультрафиолетовое излучение. Стратосфера отличается от тропосферы ничтожным содержанием водяного пара, сильными горизонтальными ветрами с малой турбулентностью и повышенным содержанием озона и отделена от мезосферы стратопаузой.

Мезосфера (греч. mesos – средний) занимает пространство на высоте от 50 км до 80 км, в котором температура понижается от –2°С до –138°С. Мезопауза отделяет мезосферу от термосферы.

Термосфера (греч. thermos – теплый) находится выше мезосферы от 80 км до 90 км и простирается до 800 км над поверхностью Земли. В этом слое происходит поглощение рентгеновского излучения и коротковолновой части ультрафиолетового излучения и *кинетическая* температура равномерно возрастает с высотой до 1000–1500 К. В нижней части термосферы рост температуры в сильной мере обусловлен энергией, выделяющейся при объединении (рекомбинации) атомов кислорода в молекулы (при этом в

энергию теплового движения частиц превращается энергия солнечного УФ-излучения, поглощённая ранее при диссоциации молекул O_2). На высоких широтах важный источник теплоты в термосфере – джоулево тепло, выделяемое электрическими токами магнитосферного происхождения. Этот источник вызывает значительный, но неравномерный разогрев верхней атмосферы в приполярных широтах, особенно во время магнитных бурь. Обычный термометр покажет здесь космический холод. В термосфере наблюдаются полярные сияния. Эта оболочка предохраняет биосферу от падения космических тел, вызывая их сгорание.

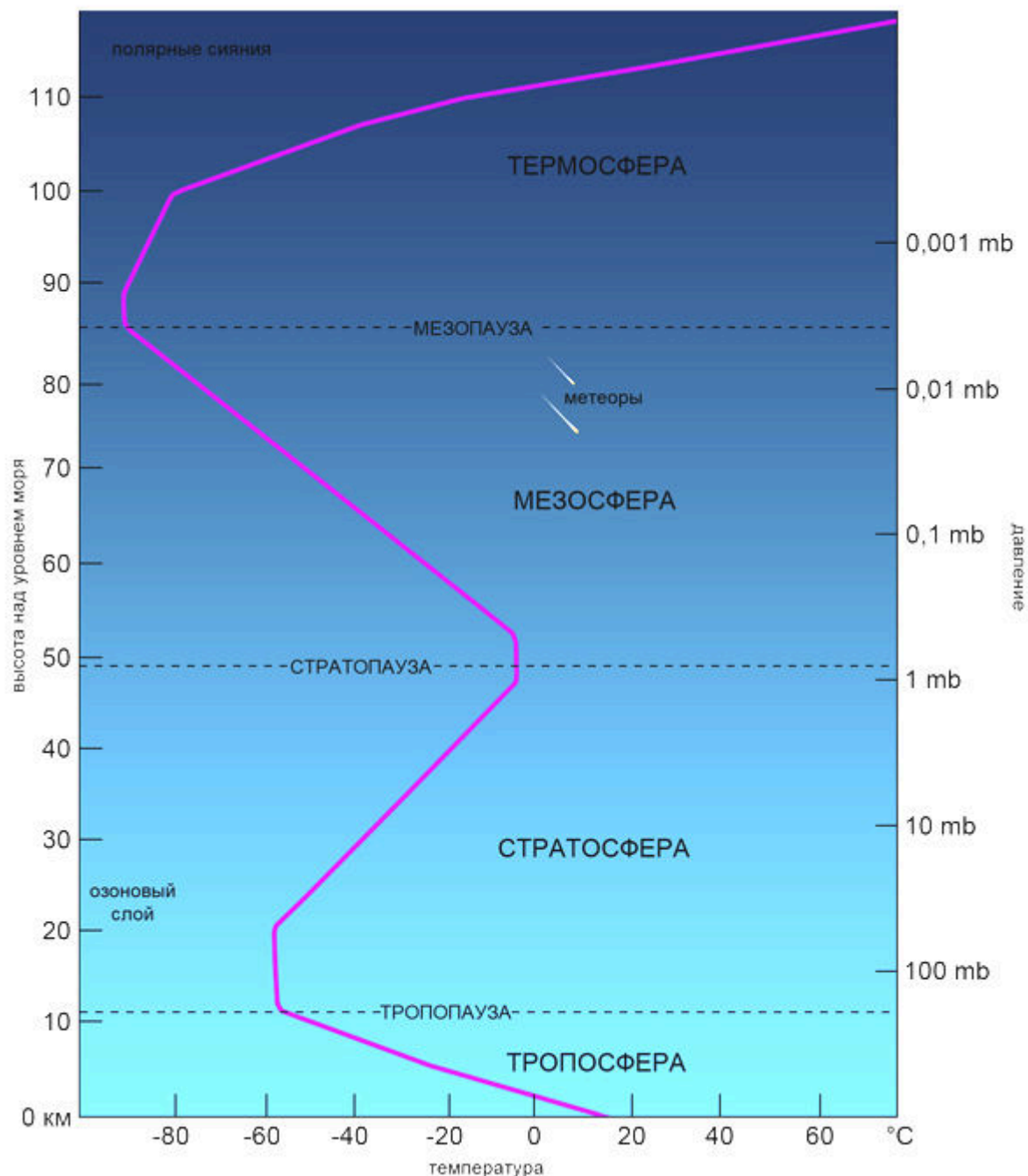


Рис. 6.1. Схема строения атмосферы Земли
(http://www.gect.ru/atmosphere/structure_of_atmosphere.html)

Выше 500 км атмосфера переходит в *экзосферу* и постепенно в межпланетное пространство. С высоты 800 км преобладает гелий, а с 1600 км – водород. Экзосферу образно называют сферой «ускользания газов». Молекулы здесь движутся с огромными скоростями, не сталкиваясь друг с другом, иногда улетая в межпланетное пространство. Космические исследования показали, что еще до 20 тыс. км простирается так называемая *земная корона*, в которой на 1 см^3 приходится около 1000 частиц газа.

Снаружи от атмосферы Землю окружает *магнитосфера*, которая существует за счет магнитного поля Земли. Она имеет неправильную каплевидную форму, короткий радиус которой ориентирован к Солнцу и превышает радиус Земли в 8–14 раз, а длинный радиус направлен в противоположную от Солнца сторону и составляет несколько сотен радиусов Земли. В магнитосфере магнитное поле Земли взаимодействует с потоками заряженных космических частиц (с «солнечным ветром»), отклоняя их от планеты, так что они обтекают вокруг пространство, занимаемое Землей.

Температурная инверсия – (от лат. *inversio* – перестановка), повышение температуры воздуха с высотой в тропосфере, вместо обычного её убывания. Инверсия температуры препятствует вертикальным перемещениям воздуха и способствует образованию дымки, тумана, смога, облаков. Инверсия зависит от особенностей рельефа. Увеличение температуры в инверсионном слое колеблется от десятых долей градусов до 15°C – 20°C и более (*рис. 6.2*).

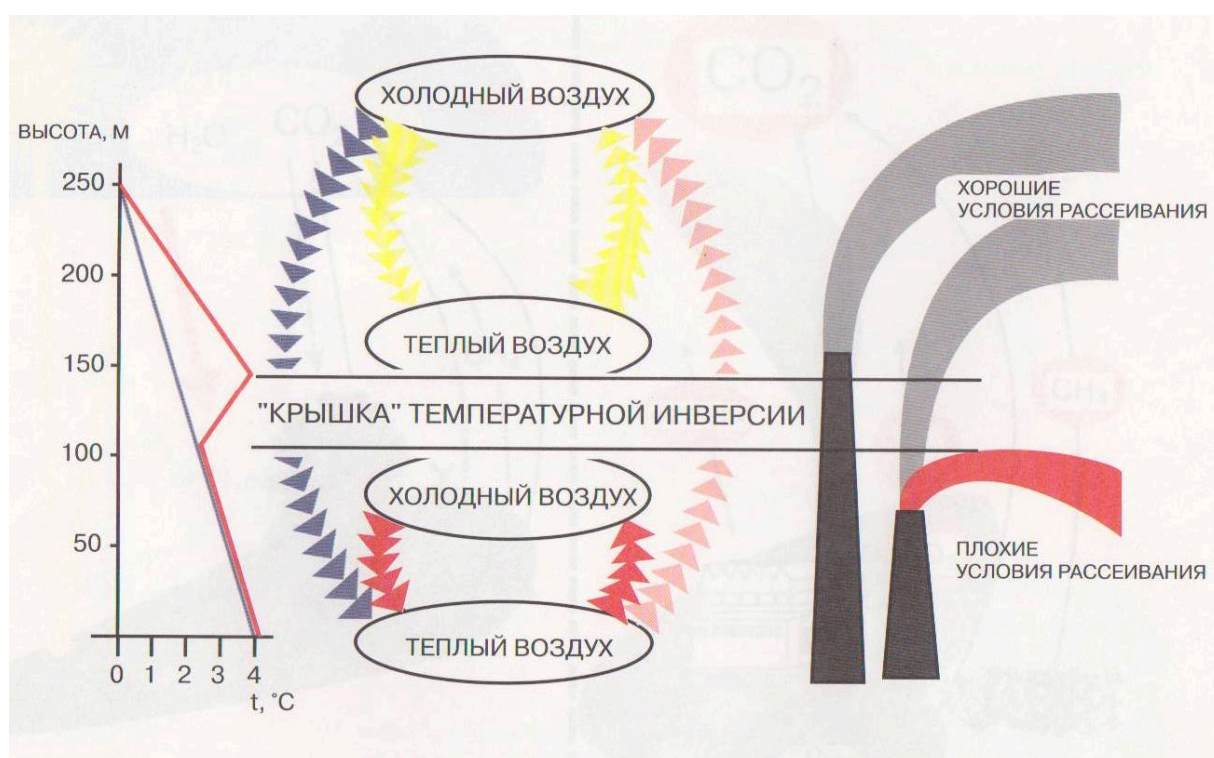


Рис. 6.2. Температурная инверсия (по Квасничковой, Калиной, 2001)

6.2. Радиационный и тепловой баланс Земли. Циркуляция атмосферы. Циклоны. Антициклоны

Схема радиационного и теплового баланса Земли представлена на *рис. 6.3*.

Атмосфера удерживает тепло и влагу. Перемещение воздушных масс, вызываемое неравномерностью прогрева воздуха и вращением Земли, вместе с океаническими течениями играет главную роль в стабилизации условий существования жизни на Земле.

Водяные пары, диоксид углерода, метан и другие газы, которые встречаются в атмосфере в очень малых концентрациях, могут существенно влиять на способность атмосферы задерживать тепло, переизлучаемое поверхностью Земли и поэтому называются парниковыми газами. Последствия воздействия парниковых газов (повышение температуры земной поверхности) – парниковым эффектом.

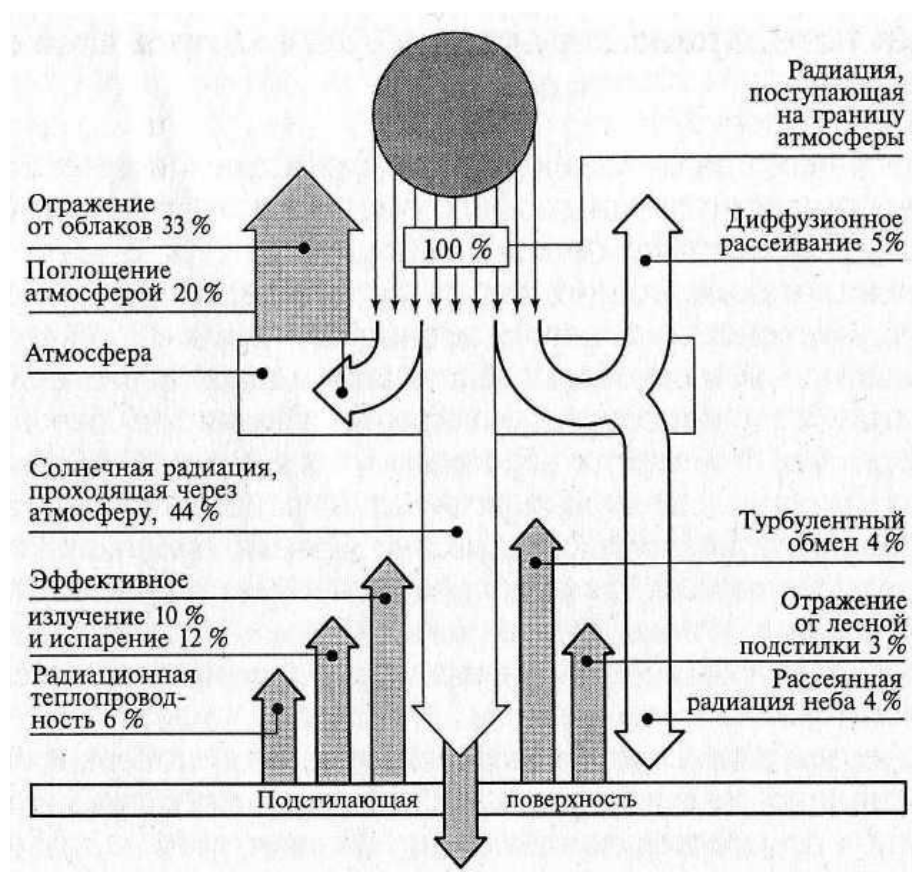


Рис. 6.3. Схема радиационного и теплового баланса Земли (Ясаманов, 20035)

Схема межширотной циркуляции атмосферы представлена на *рис. 6.4*. Глобальными элементами атмосферной циркуляции в тропосфере являются три (в каждом полушарии) циркуляционные ячейки: ячейка Гадлея (Хэдли), ячейка Феррела, полярная ячейка (*рис. 6.5*). В настоящее время скептически относятся к такой трехячейстой модели циркуляции тропосферы.

Циклон – область пониженного атмосферного давления, обусловленного атмосферным вихрем с вертикальным подъемом воздуха в центре. По периферии циклона происходит втягивание воздушных масс с системой ветров, направленной против часовой стрелки в северном полушарии и по часовой стрелке в южном полушарии. Характеризуется ясной сухой погодой в центре, пасмурной и влажной – в остальных зонах.

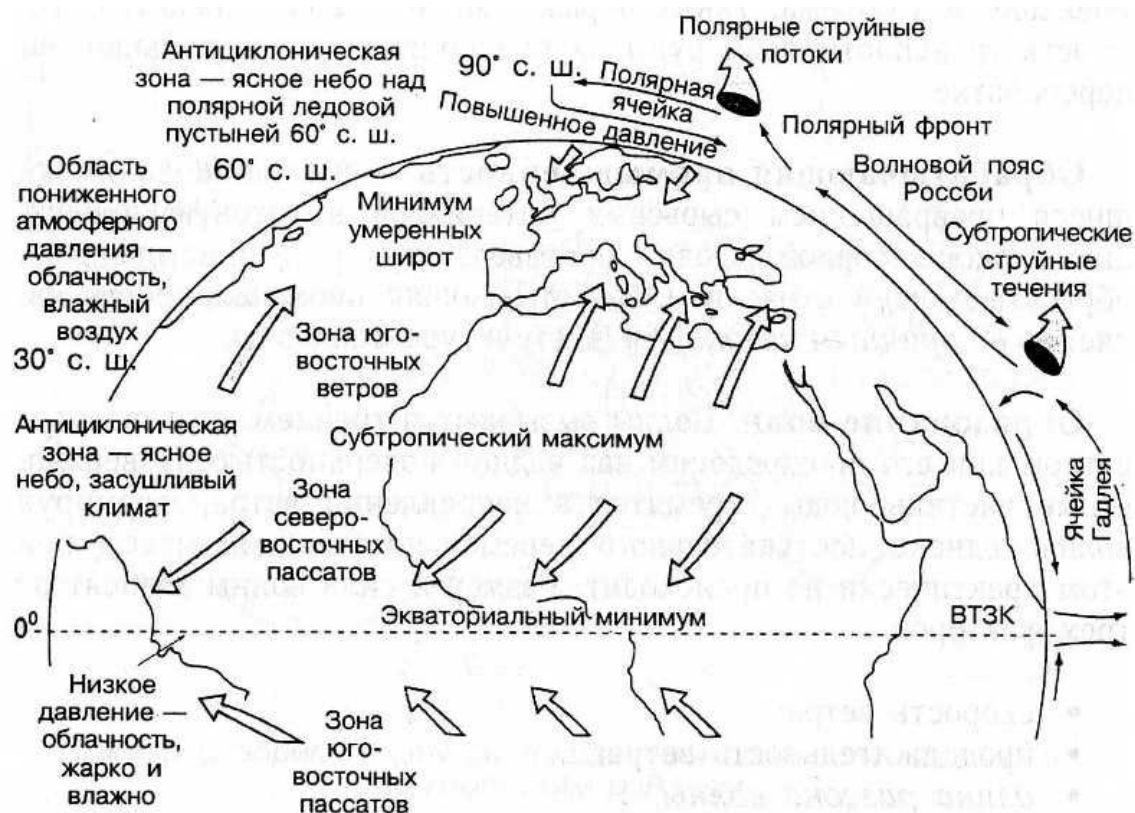


Рис. 6.4. Схема циркуляции атмосферы в северном полушарии

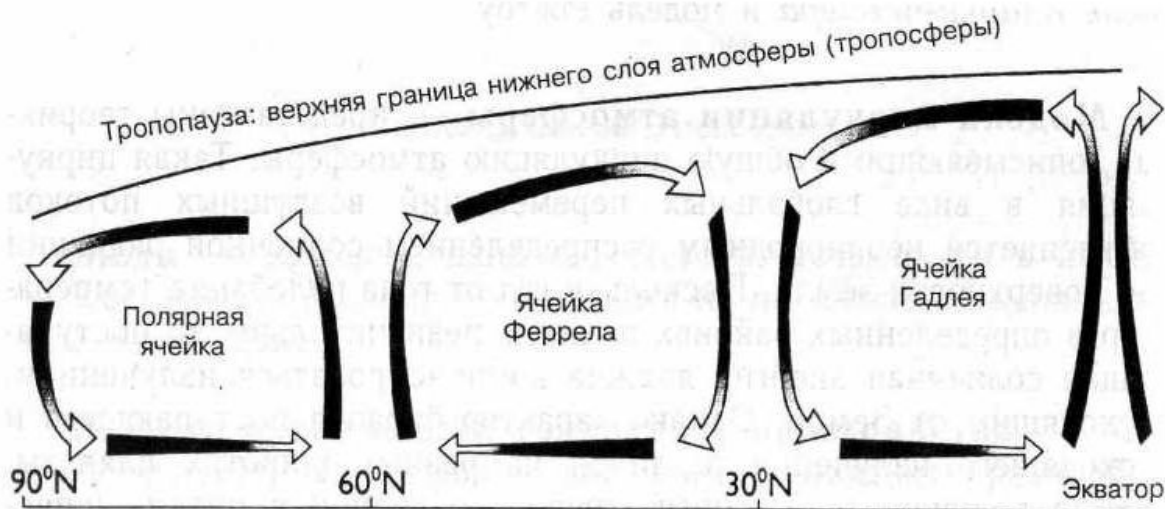


Рис. 6.5. Ячеистая модель широтной циркуляции тропосферы

Антициклон – область повышенного атмосферного давления, обусловленного втягиванием воздуха на высоте и вертикальным опусканием воздуха в центре. По периферии циклона происходит растекание воздуха с системой ветров, направленной по часовой стрелке в северном полушарии и против часовой стрелки в южном полушарии. Характеризуется ясной сухой, безветренной погодой или слабым ветром.

В результате действия силы Кориолиса происходит отклонение тропических ветров *пассатов* от меридионального направления на запад (северо-восточный пассат в северном полушарии, юго-восточный пассат в южном полушарии). Эти ветры вызывают сгонные течения поверхностного слоя воды в тропических и субэкваториальных широтах, особенно хорошо выраженные у западных побережий материков. Сдувание теплой поверхностной воды от побережий в сторону открытого океана вызывает компенсационный подъем глубинных холодных слоев воды – явление *апвеллинга*.

На материках действие силы Кориолиса приводит к постепенной миграции русла крупных рек северного полушария, поэтому правый берег всегда более высокий и крутой по сравнению с левым, образованным аллювиальными наносами реки – *закон К. Бэра*.

6.3. Глобальные изменения климата Земли. Парниковый эффект: причины и последствия. Прогнозы климатических изменений в будущем

Состав атмосферы претерпел за время существования планеты важные изменения (*рис. 6.6*). Первичная атмосфера, согласно некоторым представлениям о формировании планеты, соответствовала составу газов в том сгущении вещества, из которого она образовывалась, и поэтому в основном была водородной.

Вторичная атмосфера Земли образовывалась из вулканических газов. В момент формирования Земли из протопланетного облака все элементы ее будущей атмосферы находились в связанном виде в составе твердых веществ: вода – в гидроокислах; азот – в нитридах и, возможно, в нитратах; кислород – в окислах металлов; углерод – в графитах, карбидах и карбонатах. При дальнейшем разогреве Земли в период гравитационного сжатия при формировании ядра и за счет распада радиоактивных изотопов, продолжавшемся первые 0,5–1 млрд. лет, на поверхность планеты вместе с магмой стали поступать вулканические газы, которые скорее всего состояли из паров воды и диоксида углерода (CO_2).

В современных вулканических газах на долю паров воды приходится примерно 75–80%, а углекислоты – 15%. Остальные газы (CO , CH_4 , NH_3 , H_2S , SO_2 , HCl , HBr , HF , HJ , Ag и др.) представлены незначительными долями – в сумме не более 10% от общей массы вулканических газов. Почти весь водяной пар конденсировался, превращаясь в воду, в которой растворялись

другие вулканические газы, а именно большая часть диоксида углерода, кислоты, сера и ее соединения, часть аммиака. В результате вторичная атмосфера должна была состоять в основном из паров воды с примесями CO_2 , CO , CH_4 , NH_3 , H_2S , кислых дымов и инертных газов. Сначала атмосфера была тонкой.

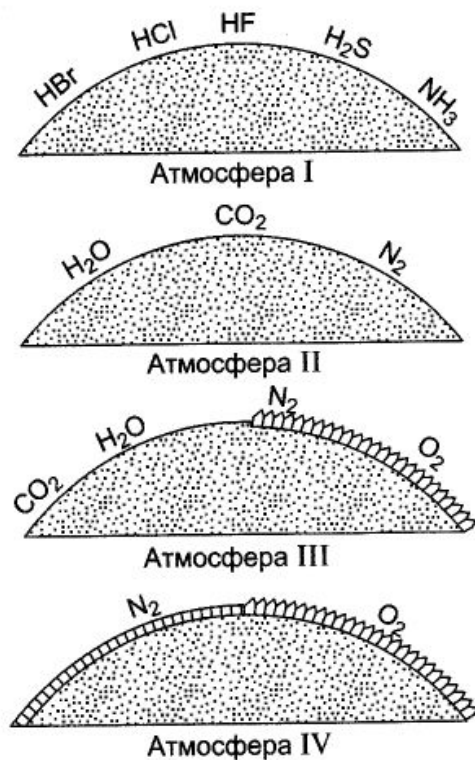


Рис. 6.6. Четыре этапа эволюции атмосферы Земли
(www.meteor.iastate.edu/gccourse/chem/evol/images.html)

Дальнейшее изменение состава атмосферы ученые связывают с появлением жизни на Земле. Согласно косвенным фактам, следы деятельности фотосинтезирующих микроорганизмов обнаружены в самых древних горных породах Исуа в Гренландии, возраст которых составляет 3,8 млрд. лет. Вначале кислород вырабатывался как побочный продукт жизнедеятельности примитивных анаэробных микроорганизмов. Он затрачивался на окисление атмосферных газов, а затем и пород коры. При этом аммиак (NH_3) окислялся до молекулярного азота (N_2), который постепенно накапливался в атмосфере. Метан (CH_4) и оксид углерода (CO) окислялись до CO_2 , и угольная кислота в основном поглощалась водой. Сера (S) и сероводород (H_2S) окислялись до SO_2 и SO_3 . В результате диоксид углерода находился в равновесии с растворенным в океане, а почти инертный молекулярный азот постепенно накапливался в ней.

В течение 1,5–2 млрд. лет весь свободный кислород уходил на окисление закисного железа, но примерно 2,2 млрд. лет назад ситуация в корне изменилась. В это время в основном завершился процесс гравитационной дифференциации недр, большая часть железа перешла в ядро планеты и

концентрация растворенного в морской воде закисного железа значительно снизилась. Освобождающийся кислород стал накапливаться в атмосфере, о чем свидетельствует смена в горных породах двухвалентного закисного железа (FeO), представленного железистыми кварцитами, на трехвалентное окисное (Fe_2O_3) в виде красноцветных пород. В результате атмосфера Земли стала азотно-кислородной. Современная атмосфера состоит из 78% азота, 21% кислорода и менее чем 1% аргона. Углекислый газ, водород, гелий, неон и другие элементы присутствуют в еще меньших процентных долях. Пары воды также имеются в атмосфере, но их концентрация весьма переменчива, местами достигает до 5%.

Парниковый эффект возникает в результате нагрева внутренних слоев атмосферы за счет поглощения «парниковыми газами» (прежде всего CO_2) основной инфракрасной части теплового излучения поверхности планеты, нагреваемой Солнцем (рис. 6.7). В левой части схемы – часть солнечного излучения (желтый цвет) от парниковых газов (диоксид углерода, метан, водяные пары) отражается назад к земной поверхности (красный цвет) нагревая ее. В правой части – представлен «вклад» человека в усиление парникового эффекта: увеличение количества диоксида углерода в результате сжигания минерального топлива, метана в результате возделывания риса, озона в приземном слое атмосферы, утечки фреонов.

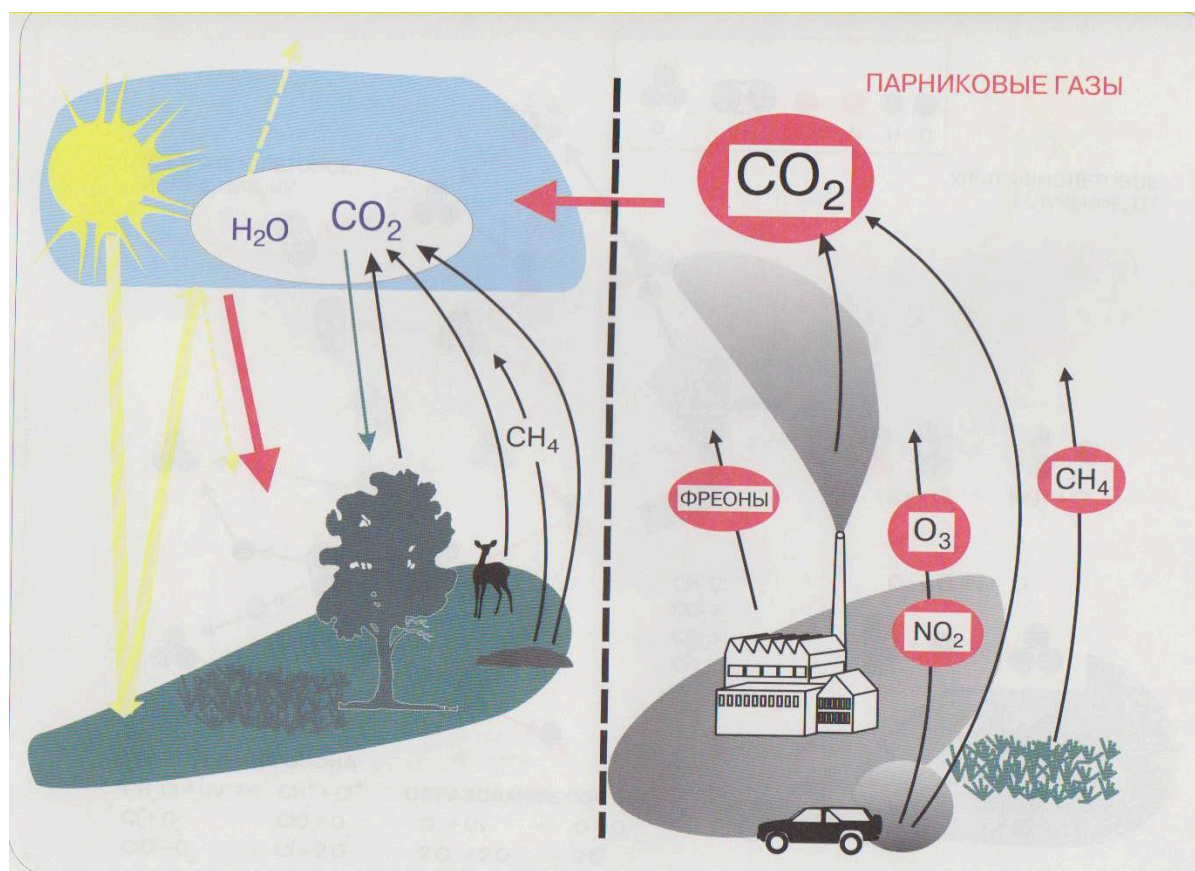


Рис. 6.7. Механизм парникового эффекта в естественной природной среде (по Квасничковой, Калиной, 2001)

Последствия парникового эффекта – изменения климата, повышение уровня Мирового океана и затопление низменных участков суши из-за таяния арктических и антарктических льдов. Признаки глобального потепления: отступление ледников, увеличение площади пустынь, обесцвечивание коралловых рифов, повышение уровня моря, увеличение силы наводнений и засух. При потеплении в засушливых районах возможно увеличение биологической продуктивности. Возможно также существенное перераспределение водных ресурсов. Источник «дополнительного» оксида углерода (II) – тепловая энергетика, автомобили, лесные пожары.

Киотский протокол (1997) стал первым глобальным соглашением об охране окружающей среды, основанным на рыночном механизме регулирования выбросов парниковых газов. В России Федеральный закон «О ратификации Киотского протокола к Рамочной конвенции Организации Объединённых Наций об изменении климата» был принят в 2004 г. Киотский протокол вступил в силу 16 февраля 2005 г., после его ратификации государствами, на долю которых приходилось бы не менее 55 % выбросов парниковых газов.

В декабре 2015 г., в Париже состоялась 21-я конференция, проводимая в рамках Рамочной конвенции ООН об изменении климата и 11-я – в рамках совещания сторон по Киотскому протоколу. Цель конференции: подписание международного соглашения по поддержанию увеличения средней температуры планеты на уровне ниже 2°C , применимого ко всем странам.

Благодаря парниковому эффекту средняя для всего земного шара температура у поверхности земли $+15^{\circ}\text{C}$, тогда как в его отсутствие она была бы -23°C (рис. 6.8).

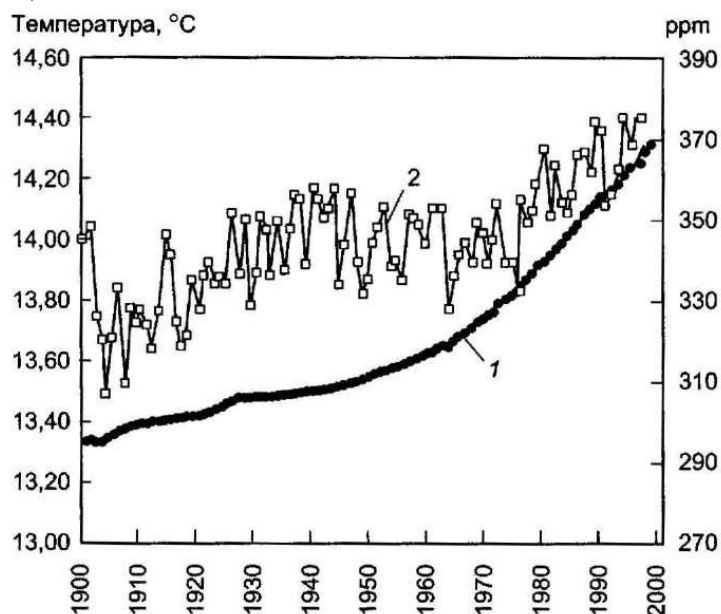
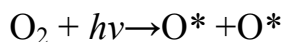


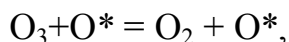
Рис. 6.8. Ход изменения приповерхностной температуры Земли (1) и концентрации диоксида углерода в атмосфере Земли (2) (Worldwatch Database, 2000)
ppm – частей на миллион частей воздуха ($10^4 \%$)

6.4. Фотохимические реакции в атмосфере. Разрушение озоносферы. Образование фотохимического смога: причины и экологические последствия, пути решения

Озон образуется, если молекула кислорода сталкивается с атомом кислорода или другой молекулой (например, азотом N_2) (*рис. 6.9*). Эта реакция протекает в верхних слоях атмосферы в южных широтах:



Исчезает озон при своем столкновении либо с атомами кислорода:



либо под воздействием ультрафиолетового фотона:

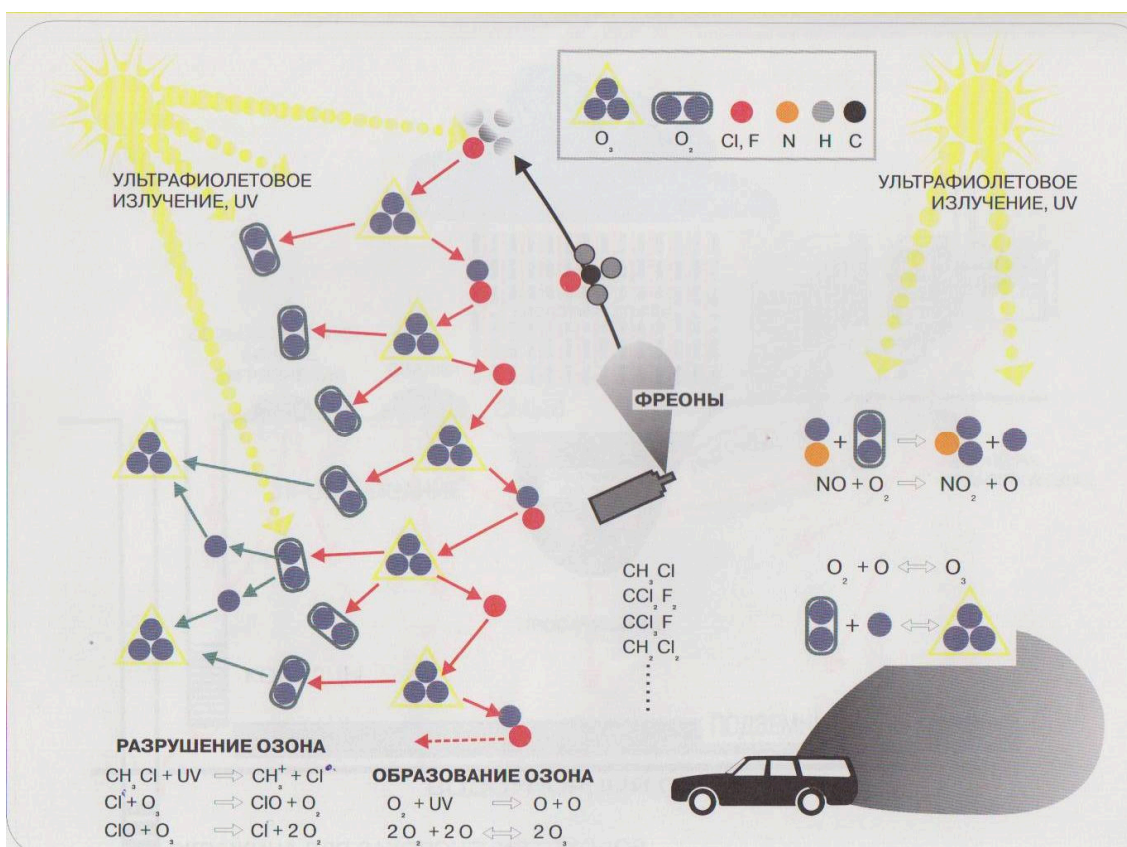
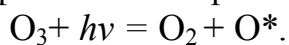
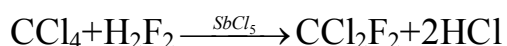


Рис. 6.9. Разрушение и образование озона

Цветом выделены следующие элементы: синий – кислород; красный – хлор, фтор; оранжевый – азот; черный – углерод; серый – водород. Молекулы кислорода – выделены овальной рамкой; молекулы озона – желтой треугольной рамкой. UV – ультрафиолетовое излучение

Хлорфторуглеродные хладагенты (ХФУ), хлорфторуглероды – обладают высоким потенциалом истощения озона. К ним относятся: ХФУ–11, ХФУ–12, ХФУ–13, ХФУ–113, ХФУ–500, ХФУ–502 и ХФУ–503.

В 1930 г. химики корпорации «Дженерал моторс» разработали новый хладагент для замены токсичных и воспламеняющихся веществ – диоксида серы, хлорметана, хлорэтана и пропана. Этим хладагентом оказался дихлорфторметан, получивший название фреон–12. Синтез фреона–12 проводят в присутствии пентахлорида сурьмы как катализатора: исходные вещества – четыреххлористый углерод и фторводород, продукты – дихлордифторметана и хлорводород:

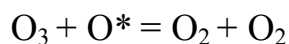
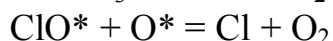
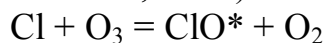


ХФУ нетоксичны, негорючие, стабильны, не вызывают коррозии. Эти вещества нашли широкое применение в качестве пенообразователей, растворителей, пропеллентов для аэрозолей, стерилизаторов хирургических инструментов, средств обезжиривания и очистки микросхем и др. К 1988 г. мировое производство ХФУ превысило 1.1 млн. т/год.

ГХФУ – гидрохлорфторуглероды содержат атомы водорода, что приводит к более короткому времени существования ГХФУ в атмосфере по сравнению с ХФУ. Как результат ГХФУ оказывают гораздо меньшее влияние на истощение озонового слоя. Многие продукты, предлагаемые сейчас в качестве альтернативных для замены ХФУ, в своем составе содержат ГХФУ. К ним относится ГХФУ–22.

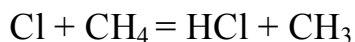
ГФУ – гидрофторуглероды не содержат хлора, а только водород и фтор. Они не разрушают озонового слоя и имеют короткий период жизни в атмосфере. ГФУ считаются долгосрочными альтернативными заменителями ХФУ и ГХФУ для большинства холодильных систем. К ним относятся ГФУ–134а и ГФУ–404а (<http://www.morena.com.ru/news/document.html>).

Величина озоновой дыры над Антарктидой в 2000 и 2003 гг. достигла рекордной величины – 28 млн. км². Молекулы хлорфторуглеродов достигают высоты 25–40 км в атмосфере Земли примерно за 10–20 лет. Там под влиянием ультрафиолетовой радиации они распадаются с выделением атомов хлора, который вступает в реакцию с озоном с образованием оксида хлора (ClO*) и молекулы кислорода (O₂). Оксид хлора нестабилен, вступает в реакцию со свободным атомом кислорода, в результате чего образуются молекула кислорода и свободный атом хлора, который снова реагирует с молекулой озона, и т.д. (Кароль, Киселев, 2003):



Поэтому единственный атом хлора, однажды образовавшийся при распаде хлорфторуглерода, может разрушить тысячи молекул озона до тех

пор, пока он не вступит в реакцию с другими веществами, например с метаном:



Фотохимический смог – англ. *smog* от слов *smoke* (дым) и *fog* (туман), (сухой, лос-анджелесского типа) – многокомпонентная смесь газов и аэрозольных частиц первичного и вторичного происхождения. Возникает летом при интенсивном воздействии солнечной радиации на воздух, насыщенный, а вернее, перенасыщенный выхлопными газами автомобилей. Впервые проблема возникла в Лос–Анжелесе в 40-е гг. (Калифорния, США), это обусловлено тем, что данный город стал первым большим американским городом, сориентированным на использование частных автомобилей вместо общественного транспорта. При очень слабом движении воздуха или безветрии в воздухе в этот период идут сложные реакции с образованием новых высокотоксичных загрязнителей: фотооксидантов (озон, органические перекиси, нитриты и др.), которые раздражают слизистые оболочки желудочно-кишечного тракта, легких и органов зрения. Для появления фотохимического смога необходимо сочетание следующих четырех условий: окиси азота (NO_2), солнечный свет, углеводороды (фотооксиданты), температура выше 18°C .

Причинами возникновения смога являются фотохимические реакции при наличии в атмосфере высокой концентрации оксидов азота, углеводородов и других загрязнителей, интенсивной солнечной радиации и безветрия или очень слабого обмена воздуха в приземном слое при мощной и в течение не менее суток повышенной инверсии. Такие условия создаются чаще в мае-сентябре и реже зимой.

Схема образования фотохимического смога:

✓ При продолжительной ясной погоде $\text{NO}_2 + \text{УФ } h\nu \rightarrow \text{NO} + \text{O}$;

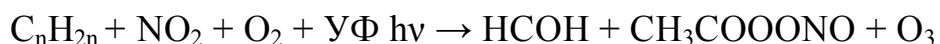
УФ $h\nu$ — ультрафиолетовая солнечная радиация;

✓ $\text{O}^* + \text{O}_2 \rightarrow \text{O}_3$;

✓ $\text{NO} + \text{C}_n\text{H}_{2n}$ выхлопных газов, расщепление алкенов происходит по двойной связи. Возникает циклическая реакция, в итоге которой в атмосфере постепенно накапливается озон. Этот процесс в ночное время прекращается.

✓ $\text{O}_3 + \text{C}_n\text{H}_{2n}$ из алкенов образуются различные высокотоксичные перекиси-оксиданты (пероксиацетилнитраты, ПАН) – источники свободных радикалов, отличающихся высокой реакционной способностью.

Итоговое уравнение фотохимической реакции:



Другие факторы, способствующие возникновению смога, могут быть связаны с климатическими и орографическими особенностями местности (наличие горных котловин способствует застою воздушных масс, частое проявление температурных инверсий).

Фотохимический смог является частым явлением над Лондоном, Парижем, Нью-Йорком и другими крупными промышленными городами Европы и Америки. Последствия смога связаны с токсичностью озона и ПАН. По своему физиологическому воздействию на организм человека он крайне опасен для дыхательной и кровеносной системы и часто бывает причиной преждевременной смерти городских жителей с ослабленным здоровьем.

Современные методики и технологии охраны воздушного бассейна включают:

- ✓ установку газо–пылеулавливающих устройств, предназначенных для улавливания и обезвреживания вредных веществ из газов, отходящих от технологических агрегатов и из вентиляционного воздуха перед выбросом в атмосферу;
- ✓ строительство опытно–промышленных установок и цехов по разработке методов очистки отходящих газов от вредных выбросов в атмосферу;
- ✓ оснащение двигателей внутреннего сгорания нейтрализаторами для обезвреживания отработавших газов, создание присадок к топливам, снижающих токсичность и дымность отработавших газов и др.;
- ✓ создание автоматических систем контроля за загрязнением атмосферного воздуха, оснащение стационарных источников выброса вредных веществ в воздушный бассейн приборами контроля, строительство, приобретение и оснащение лабораторий по контролю за загрязнением атмосферного воздуха;
- ✓ оснащение установками для утилизации веществ из отходящих газов.

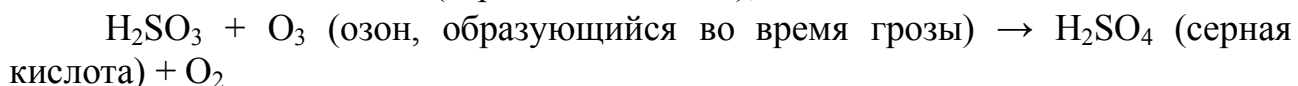
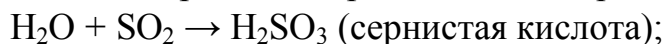
6.5. Кислотные дожди и кислотный смог: причины и экологические последствия, пути решения

Оксид углерода (CO), диоксид серы (SO₂) и оксиды азота (N₂O, NO, NO₂) – самые распространенные загрязнители воздуха, являются летучими продуктами сгорания различных веществ. Все они в той или иной степени ядовиты. Увеличение содержания оксидов серы и азота приводит к образованию кислотных дождей.

Кислотные дожди – атмосферные осадки, pH которых ниже чем 5,5. Проблема возрастающей кислотности атмосферных осадков и почвенного покрова – одна из острейших глобальных проблем современности и обозримого будущего. Районы кислых почв не знают засух, но их естественное плодородие понижено и неустойчиво; они быстро истощаются и урожаи на них низкие. Кислотные дожди вызывают подкисление поверхностных и грунтовых вод, верхних горизонтов почв, деградацию лесов.

В состав кислотных дождей, как правило, входят слабые растворы серной и азотной кислот, образующихся в результате реакции атмосферной влаги с оксидами серы и азота.

Основные реакции, приводящие к образованию кислот:



Впрочем, и без «грозового» озона сернистая кислота со временем окисляется до серной.

Кроме того, часть диоксида серы при фотохимическом окислении превращается в сернистый ангидрид (SO_3), реакция которого с водой приводит к образованию серной кислоты.



Источники кислотных дождей – двигатели внутреннего сгорания автотранспорта, цветная металлургия, тепловые электростанции, хозяйственная деятельность человека (сжигание сланцев, нефти, углей, газа в промышленности, в сельском хозяйстве, в быту), сопровождающаяся появлением большого количества оксидов серы, азота. Эти оксиды, поступая в атмосферу, переносятся на большие расстояния, взаимодействуют с водой и превращаются в растворы смеси сернистой, серной, азотистой, азотной кислот, которые выпадают в виде «кислых дождей» на сушу, взаимодействуя с растениями, почвами, водами. Пути решения проблемы – увеличение объема систематических измерений соединений загрязняющих атмосферу веществ на больших территориях.

Кислотный смог (влажный, лондонского типа) – туман, состоящий из капелек воды с аэрозольными частицами сажи и растворенными газами: CO_2 , SO_2 , NO_2 , образующими соответственно угольную, сернистую, азотистую и азотную кислоты. Слабые кислоты: азотистая и сернистая под действием света окисляются до сильных кислот: азотной и серной. Название смог получил от трагедии в Лондоне, разыгравшейся 5-9 декабря 1952 г., когда из-за аномально продолжительной теплой, влажной и безветренной погоды образовался устойчивый смог, содержащий сернистый газ и аэрозольные частицы дыма, сажи копоти (что привело к потенцированию эффекта). Погибло 4000 чел. и были зарегистрированы десятки тысяч заболеваний легких и верхних дыхательных путей. Концентрация SO_2 достигла 0.2 ppm, а содержание аэрозольных частиц составило 750 мкг/м³. Английские «зеленые» добились серьезной победы в борьбе с лондонскими туманами – запретили камины, поставили фильтры на все большие электростанции.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. На какие оболочки подразделяется атмосфера Земли?

2. Какими температурными закономерностями характеризуется тропосфера?
3. За счет каких процессов происходит возрастание температуры в стратосфере выше озонового слоя?
4. Каким газовым составом характеризуется воздух в тропосфере?
5. Дайте объяснение понятия «температурная инверсия»?
6. Что такое фотохимический смог?
7. Дайте объяснение понятию «парниковый эффект»?
8. Эмиссия каких газов с поверхности Земли приводит к разрушению озонового слоя?
9. Как образуются кислотные дожди?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Обоснуйте, к каким последствиям для водных экосистем приводит выпадение кислотных дождей.
2. Обоснуйте, к каким последствиям для почвенных экосистем приводит выпадение кислотных дождей.
3. Обоснуйте, почему основными источниками разрушения озонового слоя Земли считаются фреоны.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Обоснуйте, в чем опасность разрушения озонового экрана Земли?
2. Обоснуйте, за счет каких процессов в настоящее время происходит усиление парникового эффекта?
3. Обоснуйте закономерности межширотной циркуляции атмосферы.

7. ОСОБЕННОСТИ ВОДЫ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Учебные вопросы

- 7.1. Классификация вод гидросферы. Малый и большой круговороты воды. Течения и давление. Оптические свойства воды (прозрачность, мутность, цветность).
- 7.2. Минерализация и солевой состав природных вод. Соленость вод и механизмы адаптации организмов к солености.

7.3. Экологическая зональность (горизонтальная и вертикальная) океана и континентальных водоемов. Эвфотическая, дисфотическая и афотическая зоны Мирового океана.

7.4. Трофическая классификация природных водоемов (олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные, политрофные).

Тематические конспекты ответов

7.1. Классификация и распределение вод гидросферы. Запасы пресных вод. Малый и большой круговороты воды. Течения и давление. Оптические свойства воды (прозрачность, мутность, цветность)

Географическая классификация вод.

1. Поверхностные воды:

1.1. Мировой океан (открытая зона, моря, заливы, проливы, бухты, фьорды);

1.2. Внутренние воды (материковые и островные водоемы и водотоки).

2. Ледники и снежный покров.

3. Подземные воды (грунтовые поверхностные и водонапорные артезианские).

4. Почвенная влага (гравитационная, капиллярная, прочно– и слабо– связанная).

5. Атмосферная влага (водяной пар, осадки).

6. Химически связанная вода (в составе минералов горных пород).

Мировой океан содержит более 94,2% воды, подземные воды – около 4,12%, ледники – 1,65%, реки и озера – 0,0001%, материковые соленые воды – 0,007 %, атмосфера – 0,001% (табл. 7.1). Соотношение объема воды в малом (океаническом) и большом (материковом) круговороте – 9/1.

Таблица 7.1

Распределение водных масс в гидросфере Земли

Часть гидросферы	Суммарный объем, тыс. км ³	% от общего объема
Вся гидросфера	1.454.643,2	100,0
Мировой океан	1.370.323	94,2
Подземные воды всего: зона активного водообмена	60.000 4.000	4,12 0,27
Ледники	24.000	1,65
Озера	230	0,016
Почвы	75	0,005
Атмосфера	14	0,001
Реки	1,2	0,0001

Большая часть пресных вод (85%) сосредоточена во льдах полярных зон (табл. 7.2).

Таблица 7.2

Запасы пресных вод гидросферы

Категории пресных вод	Объем пресной воды, км ³	% пресных вод категории	% от общего запаса пресных вод
Ледники	24.000.000	100	85
Подземные воды	4.000.000	6,7	14
Озера и водохранилища	155.000	55	0,6
Почвенная влага	83.000	98	0,3
Атмосфера	14.000	100	0,06
Реки	1.200	100	0,004
Всего	28.253.200	—	100

За год в атмосферу поступает в виде пара, а затем возвращается с осадками на Землю примерно 108,4 тыс. км³ воды. Основной поставщик воды — это мировой океан, но и суша вносит свой вклад (*рис. 7.1*). Около 90% воды, испарившейся с поверхности Мирового океана, выпадает в него обратно — это *малый (океанический) круговорот*, а 10% осадков выпадает над сушей — *большой (материковый) круговорот*.

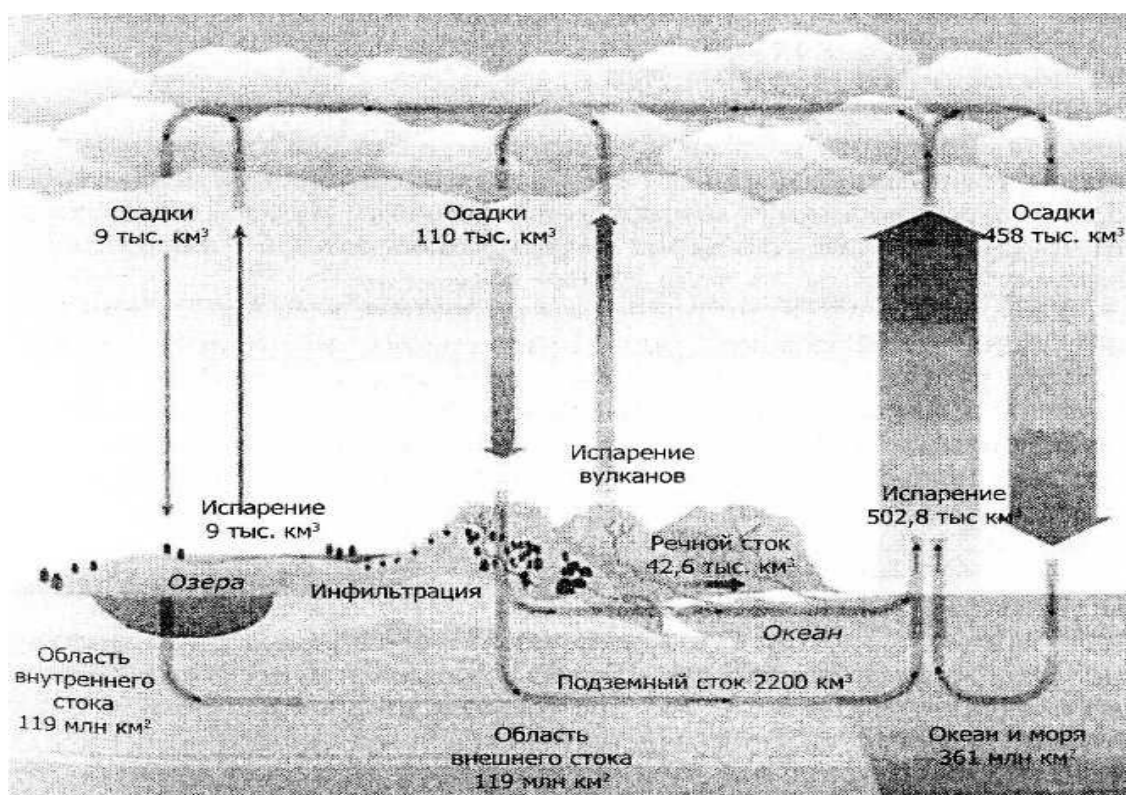


Рис. 7.1. Схема годового круговорота воды в биосфере (www.unep.org/vitalwater/05.htm).

На карте Мирового океана нанесены теплые (направляются от экватора к полюсам) и холодные (направляются от полюсов к экватору) течения. Вместе они образуют гигантские круговороты в Атлантическом и Тихом океанах (*рис. 7.2*).

Прозрачность воды – это способность пропускать солнечный свет. Определяется оптическими свойствами воды и содержанием в ней растворенных веществ (гуминовых и фульвокислот, солей железа) и взвешенных частиц (минеральных и органических: детрита и водорослей).

Измеряется с помощью белого диска Секки (на водоемах) или стандартного шрифта (в лаборатории).

Мутность воды – это содержание в воде взвешенных частиц по массе в единице объема (г/м^3 или мг/л). Измеряется путем отбора проб в водоемах с последующим фильтрованием и взвешиванием осадка.

Цветность воды – показатель интенсивности окраски воды растворенными химическими веществами (гуминовыми и фульвокислотами, соединениями железа). Измеряется колориметрически и выражается в градусах платиново–кобальтовой шкалы.

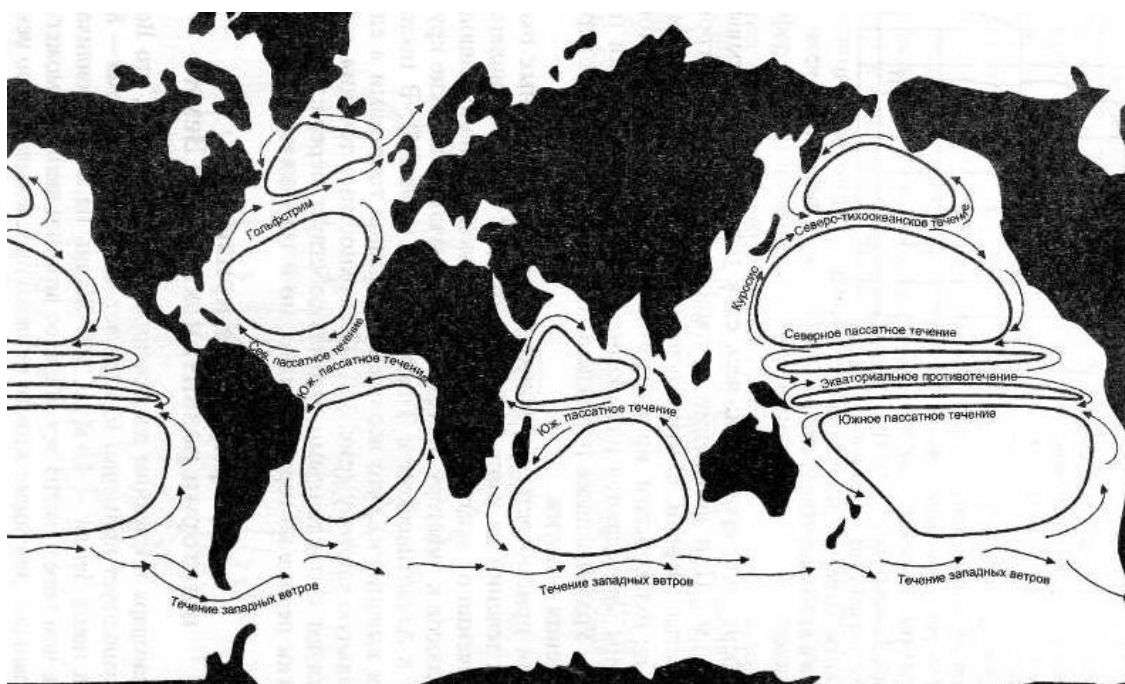


Рис. 7.2. Схема течений воды Мирового океана (по Марфенину, 2007)

Вода имеет показатель преломления $n=1,33$ в оптическом диапазоне. Она сильно поглощает инфракрасное излучение, и поэтому водяной пар является основным естественным парниковым газом, отвечающим более чем за 60% парникового эффекта. Благодаря большому дипольному моменту молекул, вода также поглощает инфракрасное микроволновое излучение (*рис. 7.3*).

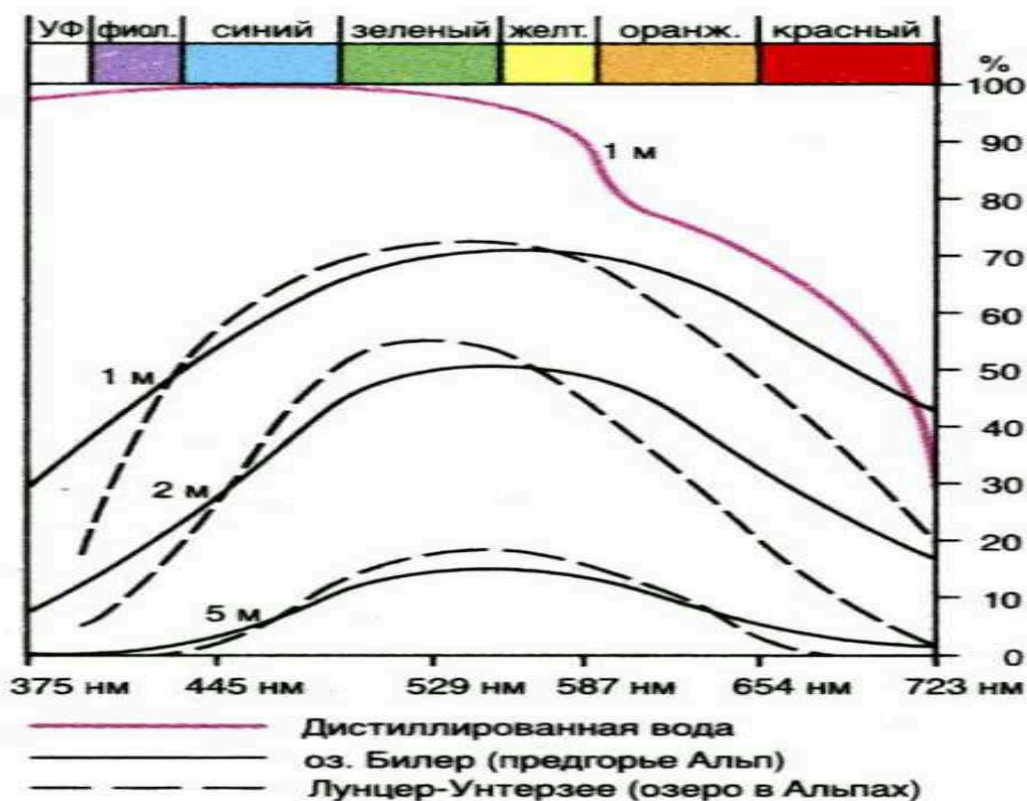


Рис. 7.3. Светопоглощение водной толщey видимой части спектра
 (по Гейнрих, Гергт, 2003)

7.2. Минерализация и солевой состав природных вод. Соленость вод и механизмы адаптации организмов к солености

По степени солености водоемы подразделяются на:

- пресные – менее 0,5 ‰;
- солоноватые – 0,5–16 ‰;
- соленые – больше 16 ‰.

Соленость океанических водоемов составляет 32–38‰ (в среднем 35‰), но самое высокое содержание солей характеризует бессточные водоемы аридных зон, где концентрация электролитов достигает 370‰. Ионный состав морской воды представлен в таблице 7.3.

Изотоничными называют водные организмы, у которых осмотическое давление жидкостей их тела близко к таковому воды и изменяется параллельно изменениям внешней солености (кишечнополостные, иглокожие). Большинство пресноводных организмов *гипертоничны* (гипер-осмотичны) по отношению к водной среде. Поэтому осмотический поток направлен во внутреннюю среду, что вызывает необходимость активного выделения воды. Большинство морских обитателей *гипотоничны* (гипоосмотичны). Поэтому происходит осмотическое обезвоживание организма через осмопроницаемый жаберный и кишечный эпителий, либо через покровы тела. Это вызывает необходимость активного поглощения морской воды и выделения солей из организма.

Организмы, у которых соленость внутренней среды в организме близка к таковой окружающей среды, а благодаря проницаемости покровов любые

изменения солености немедленно уравниваются осмотическим током воды, называются пойкилоосмотическими (осмоконформерами).

Таблица 7.3

Молярный ионный состав морской воды

Ионы	Концентрация (моль / кг)
Cl^-	546
Na^+	469
Mg^{2+}	52,8
SO_4^{2-}	28,3
Ca^{2+}	10,3
K^+	10,2
C	2,06
Br^-	0,844
B	0,416
Sr^{2+}	0,091
F^-	0,068

К ним относятся практически все водоросли, а также большинство морских беспозвоночных животных; исключая высших ракообразных. Животные, способные к активной регуляции и поддержанию осмотического давления жидкостей тела на относительно постоянном уровне называют *гомойоосмотическими*, или *осморегуляторами*.

7.3. Экологическая зональность (горизонтальная и вертикальная) морских и пресных водоемов. Эвфотическая, дисфотическая и афотическая зоны Мирового океана

Схема экологической зональности внутреннего водоема представлена на *рис. 7.4*).

Поскольку вода – достаточно плотная среда, оказывающая сопротивление животным при движении, они приобретают обтекаемые формы тела (дельфин). В водной среде обитания практически постоянно действуют такие экологические факторы, как течения и волнения, или *косвенно*, изменяя ионный состав и минерализацию воды, или оказывая *прямое* действие, вызывая адаптации их к течениям: изменение формы тела, прикрепление к субстрату и т. п.

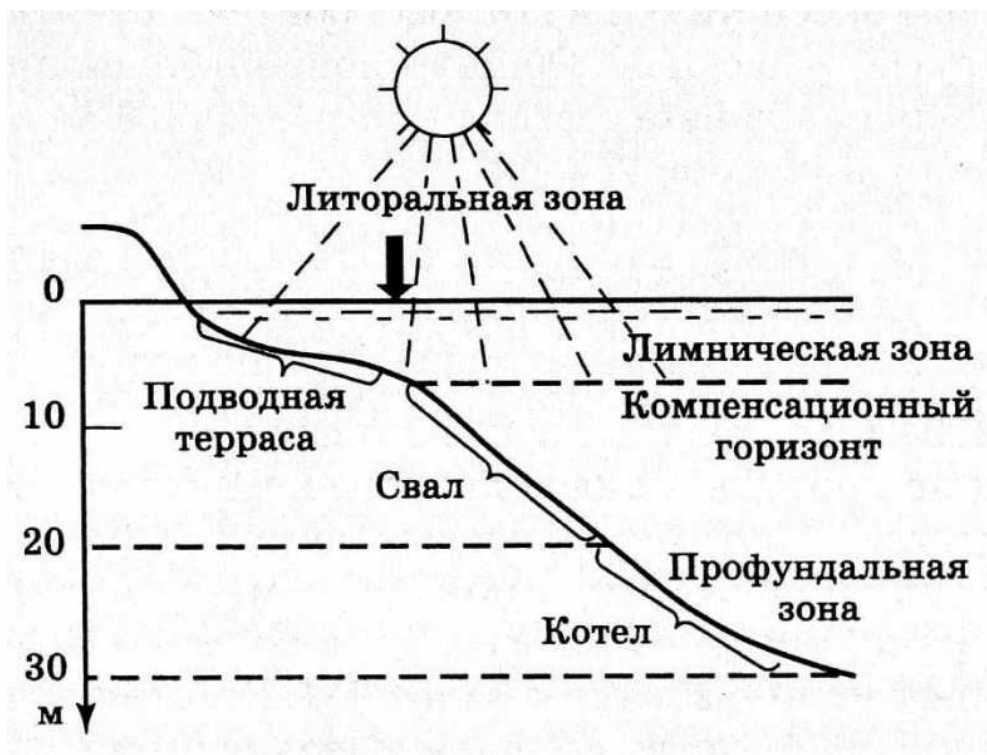


Рис. 7.4. Схема экологической зональности внутреннего водоема (Одум, 1975)

Схема экологической зональности океана с соотношением площади дна представлена на *рис. 7.5*).

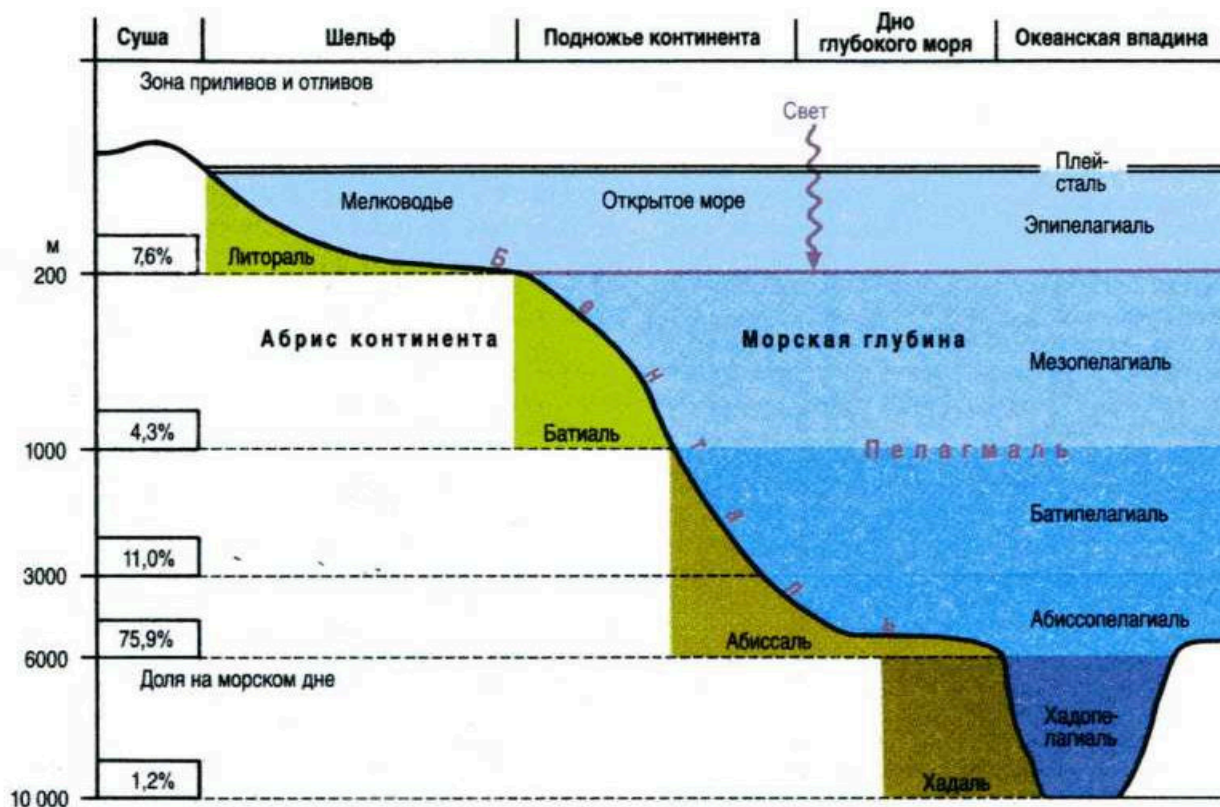


Рис. 7.5. Схема экологической зональности Мирового океана (Гейнрих, Гергт, 2003)

7.4. Трофическая классификация природных водоемов (олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные, высокоэвтрофные)

Трофический тип водоема определяется уровнем чистой первичной продукции (приростом фитомассы водорослей и водных макрофитов). Основным признаком трофического типа является прозрачность воды, определяемой количественным развитием планктонных водорослей. Исключение составляют макрофитные водоемы с высоко прозрачной водой – неглубокие и хорошо прогреваемые летом, в которых благодаря более эффективному поглощению и ассимиляции биогенных элементов доминирует подводная растительность, конкурентно вытесняющая фитопланктон.

Олиготрофные водоемы распространены в зонах с очень бедным минеральным питанием (альпийские и тундровые реки и озера). К ним относятся глубокие и очень глубокие озера в условиях слабой биогенной нагрузки, омбротрофные (питающиеся дождевыми осадками) водоемы. Имеют прозрачность воды более 4 м по диску Секки и нормальное содержание кислорода в воде до дна.

Мезотрофные водоемы распространены в зонах с пониженным минеральным питанием (субальпийские и таежные реки и озера). К ним относятся неглубокие малые озера умеренного пояса в условиях умеренной биогенной нагрузки. Имеют прозрачность воды более 2 м по диску Секки и нормальное содержание кислорода в воде в трофогенной зоне. В гипolimнионе степень насыщения воды кислородом составляет 10–80%.

Эвтрофные водоемы распространены в зонах с нормальным минеральным питанием (реки и озера зон смешанных и широколиственных лесов, лесостепи и степи, субтропических лесов). К ним относятся неглубокие малые озера умеренного пояса в условиях высокой биогенной нагрузки. Имеют прозрачность воды от 0,5 до 2 м по диску Секки и высокое содержание кислорода (>100% насыщения) летним днем в воде в трофогенной зоне. Ночью содержание кислорода в воде существенно снижается (<60% насыщения). В гипolimнионе степень насыщения воды кислородом составляет менее 10%.

Политрофные (высоко эвтрофные) водоемы являются антропогенно–эвтрофированными водоемами мезотрофно–эвтрофного типа и обычно представляют собой пруды, малые озера, водохранилища и малые реки, подверженные сильной биогенной нагрузке (загрязнение животноводческими и коммунально-бытовыми сточными водами, поступление удобрений с полей и др.). Имеют прозрачность воды менее 0,5–2 м по диску Секки и почти полное отсутствие кислорода (<20% насыщения) летним днем в воде в трофогенной зоне. В придонном слое воды кислород постоянно отсутствует, донные отложения представлены черным илом с сильным запахом сероводорода.

Трофическая классификация природных водоемов по годовой и среднесуточной первичной продукции (Винберг, 1960) и по среднесезонным величинам биомассы фитопланктона, содержания хлорофилла и общего фосфора (Трифенова, 1990) приведена в таблице 7.4.

Шкала трофности водоемов

Показатель	Трофический тип водоема			
	олиго- трофный	мезо- трофный	эв- трофный	высоко- эвтрофный
Чистая первичная продукция, $гС/м^2 год$ $г С/ м^2 сут$	< 30	30–250	100–250	> 250
	0,03–0,3	0,3–2,8	0,9–2,8	> 2,8
Биомасса, $г/м^3$	< 1,0	1,0–3,0	3–10	> 10
Хлорофилл, $мг/м^3$	< 1,5	1,5–10	10–50	> 50
Фосфор общий, $мкг/л$	< 30	30–50	51–100	> 100

Дистрофные водоемы представляют собой стадию заболачивания, завершающую процесс естественного эвтрофирования малых озёр в результате заполнения их котловины органогенными илами и зарастания с берегов высшей водной растительностью, нередко образующей сплавины с накоплением торфа. За счет неполного окисления органического вещества и слабого питания подземными водами, дистрофные водоемы бедны кислородом и минеральными биогенными веществами. Вода окрашена в тёмно-коричневый или ржавый цвет из-за накопления гуминовых фульвокислот, рН менее 5,5. Биологическая продуктивность низкая, в воде почти отсутствуют зоопланктон, нектон и макрозообентос. Фитопланктон представлен небольшим числом ацидофильных олиго-мезотрофных видов водорослей.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Какие типы вод выделяют в гидросфере согласно географической классификации?
2. Какие показатели учитывают при описании оптических свойств воды?
3. На какие группы подразделяются природные воды по показателю активной реакции рН?
4. На какие группы подразделяются природные воды по степени солености?
5. Какие водные организмы называются изотоничными? гипертоничными? гипотоничными?
6. Какие экологические группы гидробионтов населяют водные экосистемы?
7. Какие типы водоемов выделяют, согласно трофической классификации?

8. От каких экологических факторов в большей степени зависит возрастание чистой первичной продукции в эвтрофных водоемах по сравнению с олиготрофными экосистемами?

9. Приведите пример и дайте характеристику типичного мезотрофного водоема.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Обоснуйте, к каким экологическим последствиям приводит снижение концентрации кислорода в водных экосистемах.

2. Перечислите, какие адаптации имеют гидробионты пресных и морских водоемов к среде обитания.

3. Обоснуйте, к каким экологическим последствиям приводят излишнее поступление биогенных элементов водоемы.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Дайте характеристику экологической зональности внутреннего водоема.

2. На какие зоны подразделяется пелагиаль в зависимости от глубины Мирового океана?

3. Проанализируйте процесс ускоренного развития водной экосистемы (от олиготрофного к эвтрофному типу) при антропогенном воздействии.

8. ОСОБЕННОСТИ ПОЧВЫ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Учебные вопросы

8.1. Почва и факторы её плодородия. Почвенные горизонты. Характеристика твердой, жидкой и газообразной компонент почвы.

8.2. Факторы почвообразования. Роль растений, животных, грибов и бактерий в почвообразовании.

8.3. Экологические группы почвенных обитателей и их приспособления к среде.

8.4. Эрозия, засоление и закисление почв: причины, последствия и способы предотвращения.

Тематические конспекты ответов

8.1. Почва и факторы её плодородия. Характеристика твердой, жидкой и газообразной компонент почвы. Почвенный профиль

Почва – биокосное тело, формирующееся в результате взаимодействия факторов почвообразования и обладающее плодородием (Вернадский, 1926). Плодородие почвы – ее способность удовлетворять потребности растений в минеральных веществах, воде, кислороде, физико-химической среде, включая тепловой режим. Почва состоит из жидкой, газообразной и твердой компонент, являющихся средами обитания для микро-, мезо- и макро-биоты.

Твердая компонента преобладает в почве и представлена минеральной и органической частями. Преобладают первичные минералы (кварц, полевые шпаты и др.), оставшиеся от материнской породы, меньшую часть составляют вторичные (глинистые минералы; соли: карбонаты, сульфаты, галоиды и др.) – продукты разложения первичных минералов. Органическая часть представлена гумусом – органическим веществом, образовавшимся в результате разложения растительных и животных остатков. Он играет ключевую роль в плодородии почвы благодаря связыванию воды и минеральных веществ, в том числе биогенных элементов. Гумус придает почве рыхлость и комковатость. Содержание гумуса в почвах – от десятых долей процента (тундровые, сероземы) до 10–20% (черноземы).

Жидкая компонента – это почвенный раствор. Отношение массы воды в почве к массе ее твердой компоненты именуют влажностью почвы. Свободная вода перемещается по порам под действием силы тяжести, связанная адсорбируется на частицах в виде пленки, капиллярная удерживается в тонких порах и капиллярах за счет пленочных взаимодействий, а парообразная находится в газообразной составляющей пор. Содержание карбонатов, гуминовых и фульво-кислот определяет активную реакцию водного раствора. Процентное содержание в почвенном растворе легко растворимых солей характеризует ее степень засоления. Засоленными называют почвы с избыточным содержанием водорастворимых солей (хлоридов, сульфатов, карбонатов). Они возникают вследствие вторичного засоления почв при испарении грунтовых вод, уровень которых поднялся до почвенных горизонтов. Растения, произрастающие здесь, солеустойчивые, их называют галофитами (солерос, солянка, полыни, сведа).

Газообразная компонента – это почвенный воздух, который отличается от атмосферного более высоким содержанием водяных паров и CO_2 (0,3–15%), но меньшим содержанием O_2 (10–20%). Газовый состав существенно меняется в течение года и зависит от пористости и водного режима почв (Добровольский, 1999).

Важнейшие экологические факторы почв разделяют на физические и химические. К физическим факторам относятся влажность, температура, структура и пористость. Химические экологические факторы почв – реакция среды и засоленность

Структура и пористость почвы должны обеспечивать ее хорошую аэрацию. Перемещение червей в почвах увеличивает пористость. В почвенных горизонтах, в норах живут и млекопитающие (грызуны). В плотных почвах затрудняется аэрация, и кислород может стать лимитирующим фактором. Пористость – это доля объема пор в объеме почвы, которая может достигать 50% и более.

Температура почвы зависит от внешней температуры, но благодаря ее низкой теплопроводности уже на глубине 0,3 м суточные колебания температуры менее 2оС, ниже они ощутимы до глубины 1 м. Летом температура почвы ниже, а зимой – выше, чем на поверхности. Такие условия комфортны для почвенных животных.

Влажность, а точнее, доступная влажность для растений, зависит от сосущей силы их корневой системы и от физического состояния воды. Недоступна часть пленочной воды, легко доступна свободная вода, но она довольно быстро уходит в глубокие горизонты, а связанная и капиллярная влага удерживается в почве длительное время. Сила водоудерживающей способности почв тем выше, чем они глинистее и суше.

Почвенный профиль – совокупность генетически и вещественно–энергетически связанных горизонтов почвы. В почвенном профиле выделяются три основных горизонта: гумусово–аккумулятивный (А), вымывания или иллювиальный (В) и материнская порода (С). В горизонте А выделяют подстилку почвы (А₀), гумусовый (А₁) и элювиальный (А₂) слои. В иллювиальном горизонте оседают продукты выщелачивания, накапливаются карбонаты, гипс, глинистые минералы и минерализуется гумус. Этот горизонт постепенно переходит в материнскую породу (С).

8.2. Факторы почвообразования. Роль растений, животных, грибов и бактерий в почвообразовании

Факторы почвообразования:

1. Почвообразующие горные породы (осадочные, вулканические, метаморфические).
2. Климат (влияние радиационного и теплового режимов, ветра, осадков).
3. Рельеф (низменный, равнинный, горный).
4. Биологические (растительность, животный мир и микроорганизмы).
5. Гидрологический режим (уровень грунтовых вод, выходы родников).
6. Возраст.
7. Зоогенные и антропогенные нарушения.

Растения формируют детрит (листовой, травяной), который преобразуется в гумус благодаря деятельности животных детритофагов и микроорганизмов–редуцентов (сапрофитных бактерий и грибов).

8.3. Экологические группы почвенных обитателей и их приспособления к среде

Почвенные организмы (геобионты = педобионты) представлены четырьмя экологическими группами:

1) микробиота < 0,5 мм (бактерии, водоросли, микромицеты, простейшие, коловратки, тихоходки, нематоды) – ведут водный образ жизни в порах и капиллярах;

2) мезобиота 0,5–2 мм (яйца личинки мелких насекомых, энхитреиды, клещи–орибатиды, мокрицы, первичнобескрылые насекомые, многоножки–симфилы) – ведут ползающий образ жизни в почвенных каналах;

3) макробиота 2,0–20 мм (дождевые черви, личинки и куколки насекомых, многоножки–кивсяки) – ведут роющий образ жизни;

4) мегабиота > 20 мм (медведки, кроты, слепыши и др.) – ведут роющий и норный образ жизни.

Пищевые взаимодействия этих групп организмов–микроконсументов и редуцентов формируют детритные цепи, обеспечивающие переработку детрита до минеральных веществ.

8.4. Эрозия, засоление и загрязнение почв: причины, последствия и способы предотвращения

Эрозия – разрушение и перемещение почвенных частиц ветром и водой. В зависимости от природы эродирующих факторов различают ветровую, водную, пастбищную, агротехническую, ирригационную, техническую и гравитационную виды эрозии. В одних случаях эрозия имеет место как естественный закономерно происходящий процесс. В других случаях она протекает под воздействием преимущественно антропогенных факторов и проявляется как ускоренный процесс, характеризующийся разрушительным действием.

Ветровая эрозия (дефляция). Это разрушение и перенос почвы и грунта потоком ветра. В наибольшей степени ей подвержены песчаные и супесчаные почвы. Дефляция почв, не защищенных растительностью, начинается при скорости ветра у поверхности почвы: на песчаных почвах 1,5 – 2,0 м/с, супесчаных: 3 – 4 м/с, легкосуглинистых: 4 – 6 м/с тяжелосуглинистых: 5 – 7 м/с и глинистых 7 – 9 м/с. Эрозионно опасными считаются почвы, в механическом составе которых более половины составляют агрегаты размером менее 1 мм. Дефляция почв часто наблюдается в районах распространения черноземов и каштановых почв, особенно при нарушенном растительном покрове. Поэтому на таких землях необходимо сажать полезащитные полосы.

Ветровая эрозия при сильных ветрах проявляется пыльными бурями.

Водная эрозия. Это процесс разрушения и переноса почвы и пород водами поверхностного стока. Осадки, не успевшие впитаться в почву, стекают в понижения и образуют так называемый поверхностный сток.

Различают три вида водной эрозии:

- ✓ капельная эрозия возникает под действием капель дождя, и существенное влияние оказывает на склоновых почвах;
- ✓ плоскостная эрозия – смыв почвы под действием мелких струек воды, рассеянных по поверхности. Происходит, в основном, под действием талых вод. Она может приобретать струйчатый характер, и тогда образуются промоины;
- ✓ линейная (овражная) эрозия – размыв почвы интенсивными водными потоками, приводящий к образованию оврагов.

Пастбищная эрозия. Возникает в результате интенсивного выпаса скота на склонах ранней весной, когда почва еще очень влажная, а травянистый покров слабо развит.

Агротехническая эрозия – механическое разрушение структурных агрегатов и перемещение почвы вниз по склону при ее обработке.

Ирригационная эрозия возникает на орошаемых землях, приводит к смыву и размыву почв, вымыванию гумуса.

Гравитационная эрозия представляет собой процесс отделения, сползания и перемещения почвы, грунта, горных пород под действием силы тяжести.

Техническая эрозия приводит к уничтожению почвенного покрова в результате проведения строительных работ и добычи полезных ископаемых.

На развитие эрозии почв влияют такие факторы, как климат, рельеф местности (склоны), механический состав почвы, содержание в ней гумуса, наличие растительного покрова, структура посевных площадей, организация территории.

Причины ускоренной эрозии почв заключаются в вырубке лесов, распашке склоновых земель, неумеренном выпасе скота и др. Последствиями развития эрозии является выпадение из использования больших территорий сельскохозяйственных угодий, снижение почвенного плодородия, заиливание водоемов. Для борьбы с эрозией проводят агротехнические, лесомелиоративные, водорегулирующие мероприятия.

Засоление почв. Представляет серьезную проблему современного земледелия. Это процесс накопления солей NaCl , Na_2SO_4 , CaSO_4 , $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, $\text{Mg}(\text{HCO}_3)_2$ в верхних слоях почвы в концентрациях, вредных для нормального роста и развития растений. Различают первичное и вторичное засоление почв.

Первичное засоление связано с засоленностью почвообразующих пород. Почвы считаются засоленными при содержании более 0,1 % по массе токсичных для растений солей.

Вторичное засоление распространено в засушливых районах, чаще всего оно связано с ведением орошаемого земледелия. Механизм засоления связан с обогащением почвы солями за счет капиллярного поднятия воды при испарении. Этот процесс наиболее сильно выражен при неглубоком залегании

грунтовых вод. Вторичное засоление почв приводит к снижению продуктивности земель и даже к их полной потере. В мировом сельском хозяйстве орошаемое земледелие ведется на площади 120–150 млн. га, из которых 20–25 млн. га стали бесплодны в результате вторичного засоления. В России в неудовлетворительном состоянии из-за засоления находится 292 тыс. га орошаемых земель. Уже слабое засоление ведет к снижению урожайности сельскохозяйственных культур, в частности, пшеницы на 50–60%, кукурузы на 40–50%, хлопчатника на 20–30%. На средnezасоленных почвах урожайность хлопчатника снижается в 2 раза, а пшеница на таких почвах не растет.

Для предупреждения засоления почв оросительные системы надо создавать в виде закрытых трубопроводов, с облицовкой каналов полимерными водонепроницаемыми пленками, необходимо устройство дренажа, строгое соблюдение режима полива, капельное внутрпочвенное орошение, выращивание на засоленных почвах солеустойчивых растений (галофитов) – донник, полевица, пырей удлинённый и др.

Загрязнение почв происходит в результате попадания в почву промышленных, коммунально-бытовых, животноводческих отходов, отходов теплоэнергетических установок (ТЭС, ТЭЦ), веществ, содержащихся в выхлопных газах автотранспорта. В почве накапливаются соли тяжелых металлов, радиоактивные вещества, остатки удобрений и пестицидов, нефтепродукты, в ней могут содержаться возбудители болезней человека и сельскохозяйственных животных, яйца гельминтов. Естественные физические, химические и биологические процессы, протекающие в почве, при её загрязнении нарушаются. Происходит изменение состава почвенной биоты, замедление процессов самоочищения почвы. Токсичные вещества из почв могут перемещаться в сопредельные среды (поверхностные и грунтовые воды), а также по биологическим цепям (почва – растения – человек, почва – растения – животные – человек). По степени загрязнения выделяют четыре категории почв:

1. Допустимое загрязнение, при котором содержание химических веществ в почве превышает фоновое, но не выше ПДК.

2. Умеренно – опасное загрязнение, при котором содержание химических веществ в почве превышает ПДК по лимитирующим общесанитарному, миграционно – водному и миграционно – воздушному показателям, но ниже 1 ПДК по транслокационному показателю.

3. Высоко опасное загрязнение – содержание химических веществ в почвах превышает ПДК при лимитирующем транслокационном показателе вредности.

4. Чрезвычайно опасное – содержание химических веществ в почвах превышает ПДК по всем показателям.

Опустынивание почв – потеря местностью плодородного слоя почв и растительного покрова без возможности его самовозобновления. Пустыни занимают 43% площади Земли, пустыни антропогенного происхождения – 10 млн. км².

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Что такое почва, какие компоненты входят в состав почвы?
2. Чем представлена органическая часть почвы?
3. Какие почвы относятся к засоленным?
4. Охарактеризуйте важнейшие физические факторы почв?
5. Какие основные горизонты выделяют в почвенном профиле?
6. Назовите основные факторы почвообразования.
7. Какими экологическими группами представлены геобионты?
8. Что такое эрозия? Что вы можете сказать о разных видах эрозии?
9. Дайте характеристику важнейшим химическим экологическим факторам почв.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Обоснуйте, к каким экологическим последствиям приводит избыточное поступление в почву водорастворимых солей (сульфатов, хлоридов, карбонатов).
2. Поясните, от чего зависит и чем определяется окраска почвы отдельных почвенных горизонтов?
3. Обоснуйте основные критерии выделения почвенных горизонтов.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Обоснуйте, в чем вы видите главные отрицательные последствия применения пестицидов?
2. Охарактеризуйте основные причины, приводящие к эрозии почв.
3. Поясните, по каким критериям выделяют экологические группы почвенных обитателей. Приведите примеры для каждой группы.

Часть II. ДЕМЭКОЛОГИЯ

9. СОСТАВ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ

Учебные вопросы

9.1. Определение популяции в экологии и генетике. Генетическая неоднородность и панмиксия в популяциях. Популяция как форма существования вида.

9.2. Унитарные и модулярные организмы. Рамет и генет. Полиморфизм популяций: генетическая и фенотипическая изменчивость.

9.3. Статические характеристики: численность, плотность (средняя и экологическая) и методы их учета. Биомасса и способы её определения.

9.4. Пространственная структура популяции: случайное, регулярное и агрегированное (пятнистое) размещение особей. Причины, определяющие тип пространственной структуры популяций: расселение особей и снижение локальной плотности.

9.5. Принцип У. Олли, изоляция и территориальность. Соотношение затрат на охрану индивидуального участка и получаемых при этом выгод. Эффект группы и биомассы.

Тематические конспекты ответов

9.1. Определение популяции в экологии и генетике. Генетическая неоднородность и панмиксия в популяциях. Популяция как форма существования вида

Популяция – относительно изолированная совокупность особей одного вида, которая обладает собственным генофондом. Это минимальная самовоспроизводящаяся панмиксическая группа особей одного вида, населяющая на протяжении длительного биологического времени (большого числа поколений) определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему (генофонд), и формирующая собственную экологическую нишу (Тимофеев-Рессовский, Яблоков, Глозов, 1973).

Популяция – любая, способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей одного и того же вида (Гиляров, 1990).

Популяция – это элементарная «ячейка» биоты, форма устойчивого существования вида. Она обеспечивает выживание вида, т.е. является элементарной единицей эволюционного процесса.

9.2. Унитарные и модулярные организмы. Рамет и генет. Полиморфизм популяций: генетическая и фенотипическая изменчивость

Унитарные организмы – имеют единый план строения и высокую степень детерминации онтогенеза (одноклеточные водоросли, большинство животных и человек). Размножаются в основном половым путем или партеногенезом с образованием комбинированного генотипа – *генета*.

Модулярные организмы – имеют множественный план строения и низкую степень детерминации онтогенеза, состоят из повторяющихся элементов – модулей (колонии водорослей, инфузорий, кишечнополостных, мшанок, семенные растения). Размножаются как половым, так и вегетативным способами. Модуль, перешедший к самостоятельному существованию, называют *раметом*. Имеются устойчивые и растущие популяции, воспроизводящиеся исключительно вегетативным путем (элодея канадская).

Модулярные организмы имеют высокую степень полиморфизма и хорошо приспособлены к изменениям условий среды, обладают высокой степени регенерации.

9.3. Статические характеристики: численность, плотность (средняя и экологическая) и методы их учета. Биомасса и способы ее определения. Основные типы структуры популяции

Количественные показатели популяций подразделяют на статические и динамические.

Статические показатели характеризуют состояние популяции на данный момент времени. К ним относятся ее численность, плотность и показатели структуры.

Численность – это количество особей популяции в пределах определенной пространственной единицы: экотопа, географического и экологического ареалов и т.д.

Плотность – число особей, приходящихся на единицу объема или площади поверхности. Например, плотность лесной мыши – количество особей, приходящихся на один гектар или квадратный километр, плотность дафний – на единицу объема воды (литр или кубометр).

Средняя плотность – число особей, приходящихся на единицу площади или объема всего пространства.

Экологическая (удельная) плотность – число особей, приходящихся на единицу площади или объема территории (акватории) ареала обитаемого пространства.

Методы учета численности и плотности популяций:

1) *прямой учет* (аэрофотосъемка, эхолокация, маршрутные учеты);

2) *выборочные методы* (геоботанические площадки, измерения расстояний до ближайшего соседа, изъятие и мечение особей с последующим отловом, метод кумулятивного изъятия).

Биомасса – весовая характеристика плотности популяций (г/м^2 , кг/га).

Выделяют фитомассу, некромассу, зоомассу. Биомассу растений называют также *урожаем на корню*. На практике биомассу популяции часто получают умножением численности популяции на среднюю массу особей. Точнее оценки биомассы получаются при выделении размерно-возрастных групп, учета их частоты встречаемости и суммировании их биомасс.

Под *структурой* популяции понимают совокупность взаимосвязей сосуществующих особей одного вида, качественно различающихся по возрасту, фенотипу и генотипу. Степень выраженности структурных подразделений в популяции может быть различна.

В понятие «структура популяции» включают: половую и генетическую, пространственно–этологическую, возрастную, онтогенетическую, трофическую и временную (сезонную).

Половая структура – это численное соотношение особей различных половых групп (мужских, женских и гермафродитных) разного возраста. Она определяется первичным (при возникновении зигот), вторичным (у новорожденных, независимо от способа рождения) и третичным (к моменту наступления половой зрелости) соотношением полов. Этот показатель применим к популяциям, содержащим не только генетически или морфологически, но также и функционально разнополые особи (у партеногенетических форм обычно имеются популяции, содержащие самцов, а для гермафродитов самооплодотворение является редким явлением). В целом, половая структура популяций достаточно лабильна и в значительной мере зависит от экологических условий.

Возрастная структура популяции отражает интенсивность её воспроизведения, уровень смертности, скорость смены поколений и может быть выражена:

- ✓ соотношением групп особей разного абсолютного возраста («возрастная пирамида»);
- ✓ соотношением разных поколений, приплодов и возрастным фаз;
- ✓ соотношением групп особей, находящихся в предрепродуктивном, репродуктивном и пострепродуктивном периодах;
- ✓ соотношением стадийно-возрастных групп (у организмов с прерывистым темпом роста).

Имеются популяции с упрощенной возрастной структурой, которые состоят практически из представителей одного возраста. Для таких популяций характерна крайняя уязвимость. Так, если в период развития наступают, например, заморозки, происходит массовая гибель особей. При благоприятных условиях такая популяция может дать взрыв численности (саранча, грызуны).

В популяциях со сложной возрастной структурой представлены все возрастные группы, одновременно могут жить несколько поколений. В этом

случае обеспечивается устойчивость популяции, не происходит резких колебаний численности.

В быстрорастущих популяциях преобладают особи младших возрастных групп, в стабильных – распределение между возрастными группами относительно равномерное, а в популяциях с уменьшающейся численностью преобладают особи старших возрастов.

Возрастная структура популяции может изменяться и без заметных колебаний общей численности. Каждая популяция имеет определенную возрастную структуру, к которой направлено изменение ее реальной возрастной структуры. Если по каким-то причинам произошло нарушение возрастной структуры популяции, через определенный промежуток времени она возвращается в исходное состояние.

Выделяют три типа возрастных пирамид (рис. 9.1):

- 1) растущая популяция с высоким процентом молодых особей;
- 2) стабильная популяция с равновесным соотношением молодых и старых особей;
- 3) вымирающая популяция, отражающая низкий процент молодых на фоне относительно большого числа старшевозрастных особей.

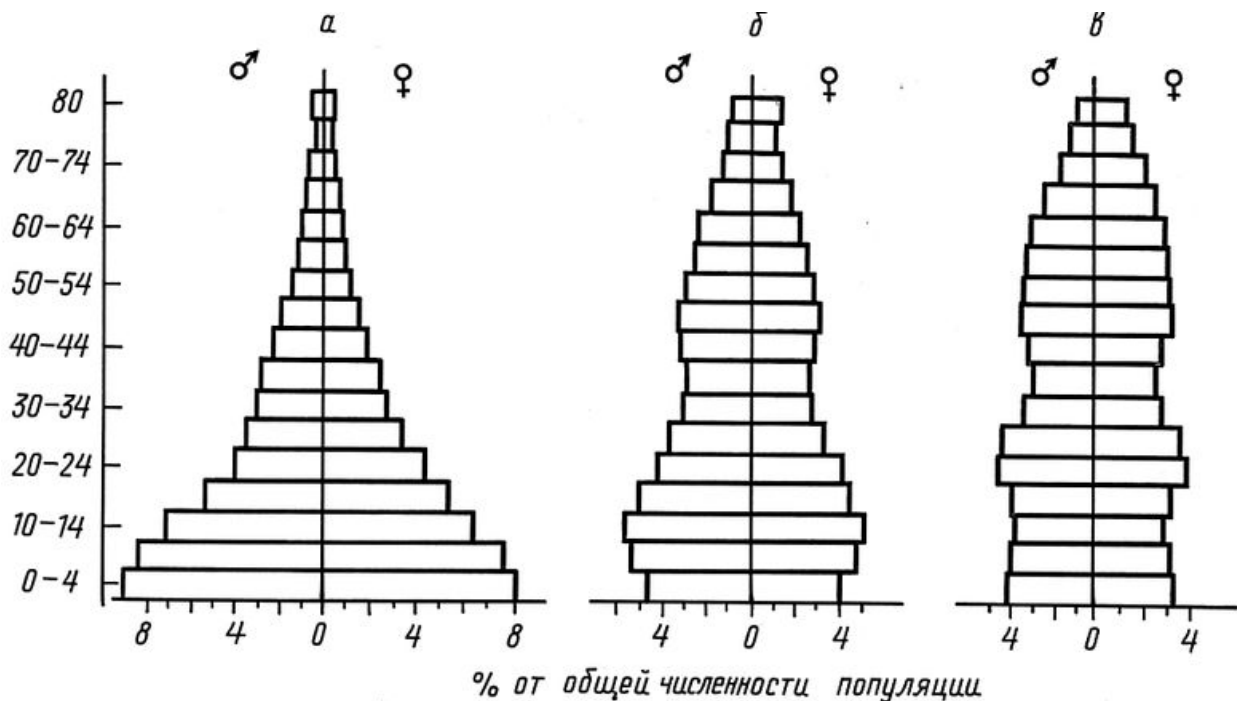


Рис. 9.1. Возрастное распределение *Homo sapiens*, 1970 г.
а – Мексика; б – США; в – Швеция

9.4. Пространственная структура популяции: случайное, регулярное и агрегированное (пятнистое) размещение особей. Причины, определяющие тип пространственной структуры популяций: расселение особей и снижение локальной плотности

Пространственное распределение особей популяции зависит от:

- 1) пространственной неоднородности ареала (экотопов);
- 2) плотности популяции и интенсивности конкуренции за ресурсы среды;
- 3) способа размножения и распространения семян растений;
- 4) образа жизни (группового или индивидуального; оседлого или

номадного – кочующего) животных.

Выделяют три основных типа пространственного распределения:

- 1) равномерный (регулярный) – среднее расстояние между особями больше дисперсии расстояний ($l > \sigma^2$);
- 2) случайный (диффузный) – среднее расстояние между особями почти равно дисперсии расстояний ($l \approx \sigma^2$);
- 3) агрегированный (групповой) – среднее расстояние между особями меньше дисперсии расстояний ($l < \sigma^2$).

Для популяций животных выделяют дополнительно:

- 4) пульсирующий тип (для видов с резко меняющейся численностью);
- 5) циклический тип (для территориальных кочевых видов с попеременным использованием биотопов в течение года).

Более полной представляется классификация, которая основана на двух альтернативных критериях: стохастичность–детерминированность и равномерность–неравномерность (Миркин, Розенберг, 1978; Уиттекер, 1980; Розенберг и др., 1999). В этом случае выделяются следующие типы:

- *детерминированное равномерное (а);*
- *стохастическое равномерное (b);*
- *детерминированное неравномерное (с);*
- *стохастическое неравномерное (d).*

Представленная классификация позволяет изобразить характер пространственного размещения особей популяций в следующем виде (*рис. 9.2*).

Следует отметить, что большинство видов характеризуется в большей или меньшей степени агрегированным распределением, тогда как случайное и равномерное встречаются довольно редко. Установление типа размещения, степени агрегированности, размеров и продолжительности сохранения групп организмов («особей-популяций» по С.С. Четверикову) необходимо для понимания природы популяции и для более точного измерения ее плотности.

Каждое животное при уменьшении количества корма расширяет свою территорию. Такое явление называют **территориальным поведением**. Чем крупнее животное, тем большая ему нужна площадь на добычу пищи, поэтому, чем больше размеры тела особи, тем меньше плотность популяции. *Ограничивают* возможность расселения как биотические (пресс хищников), так и абиотические (толерантность популяции) факторы.

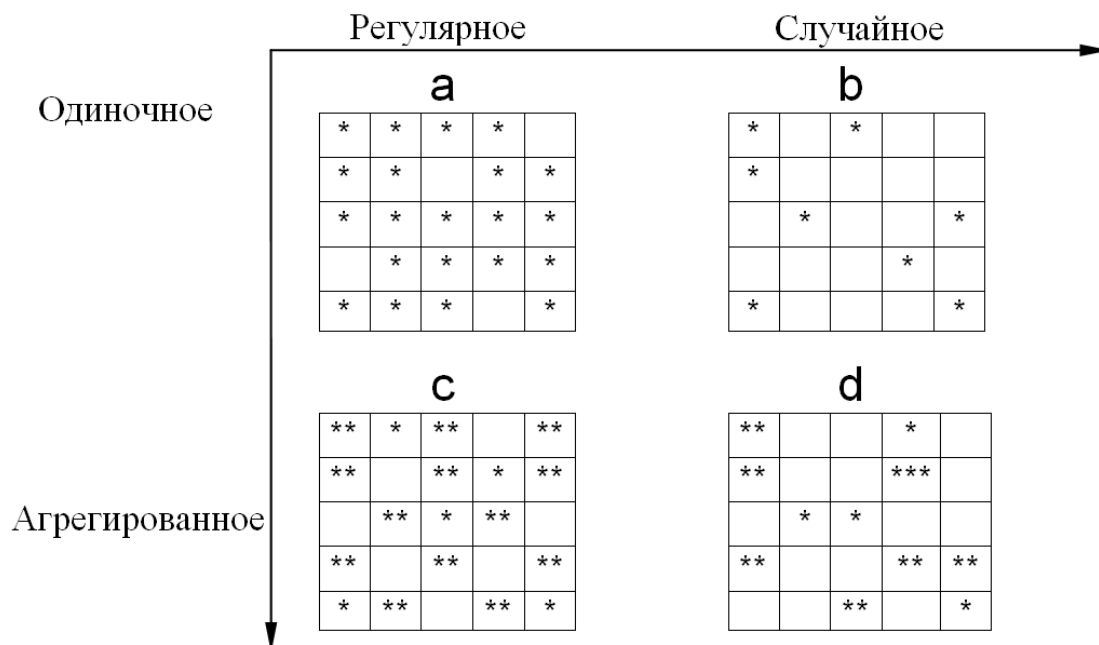


Рис. 9.2. Типы размещения особей популяции в пространстве

Обозначения: а – детерминированное равномерное; b – стохастическое равномерное; с – детерминированное неравномерное; d – стохастическое неравномерное

9.5. Принцип У. Олли, изоляция и территориальность. Соотношение затрат на охрану индивидуального участка и получаемых при этом выгод. Эффект группы и биомассы

Принцип агрегации особей У. Олли (1931): для каждой популяции существует такая оптимальная численность (плотность), при которой выживаемость максимальна. Увеличение плотности особей в популяции видов с групповым образом жизни, с одной стороны, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, с другой – приводит к повышению способности группы в целом к выживанию.

Таким образом, как «перенаселенность», так и «недонаселенность» может выступать в качестве лимитирующего фактора. Так, группа растений способна более эффективно противостоять ветру или уменьшать потери воды, чем отдельные особи, а с другой стороны, в группе усиливается конкуренция за свет и элементы минерального питания. Положительное влияние агрегации животных проявляются в эффекте группы (стаи рыб выдерживают более высокие токсические нагрузки, добывают пищу более эффективно, колониальные птицы и слоны теряют способность размножаться при уменьшении плотности до критического минимума). Положительное влияние эффекта биомассы – средообразующая деятельность и оптимизация условий среды биотопа (рой пчел способен в группе выдерживать низкие температуры, от которых отдельные особи погибают и т.д.). Принцип Олли постулирует (Одум, 1986) «...начала общественной организации, в разной степени развиты у животных и достигает кульминации у человека».

Территориальный образ жизни дает преимущества:

1. Оптимизация жизнедеятельности в связи с хорошим знанием территории.
2. Наличие гарантированного запаса пищевых ресурсов.
3. Лучшая защищенность от хищников.

С увеличением площади индивидуальной территории в энергозатраты на её охрану возрастают в экспоненциальной зависимости, тогда как повышение энергических выгод от потребления пищевых ресурсов растет линейно или в монофрактальной зависимости. Точка максимальной разности энергии пищи и энергозатрат охраны территории является оптимальным размером кормовой территории.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Какими показателями характеризуется каждая популяция?
2. Дайте определение понятиям «генетическая неоднородность» и «панмиксия» в популяциях.
3. При каких условиях численность популяции может быстро достичь максимально возможной величины?
4. От каких причин зависит тип пространственного распределения особей в популяции?
5. Дайте определение понятию «территориальное поведение».
6. Какие преимущества особям дает территориальный образ жизни?
7. В чем проявляется положительное влияние на популяции эффекта биомассы и эффекта группы?
8. Что такое биомасса? Как определить эту величину?
9. Охарактеризуйте основные показатели структуры популяции.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Обоснуйте, от чего зависит возрастная структура популяции.
2. Дайте характеристику основным типам пространственного распределения особей в популяциях.
3. Обоснуйте соотношение затрат хищника на охрану индивидуального участка и получаемых при этом выгод.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Обоснуйте, каким образом «перенаселенность» и «недонаселенность» может выступать лимитирующим фактором в популяции?

2. Объясните экологические преимущества территориальности у кочевых/оседлых животных.

3. Назовите показатели, по которым целесообразно сравнивать разные популяции.

10. ДИНАМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПОПУЛЯЦИЙ

Учебные вопросы

10.1. Динамические характеристики популяции: рождаемость, смертность, скорость популяционного роста, интенсивность миграционных процессов.

10.2. Понятие специфической скорости популяционного роста (биотического потенциала популяции). Экспоненциальная модель популяционного роста. Условия для реализации модели и примеры экспоненциального роста в природе и обществе.

10.3. Логистическая модель роста численности (П. Ферхюльста – Р. Пирля – Л. Риды): предпосылки и следствия. Математический и графический способы построения логистической модели и её анализ. Понятия плотности насыщения, сопротивления и ёмкости среды. Эффект запаздывания и автоколебания численности.

10.4. Распределение смертности по возрастам. Основные типы кривых выживания и их распространённость среди различных групп организмов.

10.5. Когортные и статические таблицы выживания (дожития) и способы их составления. Время генерации и продолжительность жизни: способы их оценки.

10.6. Повозрастная рождаемость и расчёт удельной скорости роста популяции (r) на основе коэффициента воспроизводства (R_0). Относительный репродуктивный вклад разных возрастных групп в удельную скорость роста популяции.

10.7. Проблемы роста народонаселения Земли: история и современность.

Тематические конспекты ответов

10.1. Динамические характеристики популяции: рождаемость, смертность, скорость популяционного роста, интенсивность миграционных процессов

Динамические показатели характеризуют процессы, протекающие в популяции за какой-то промежуток времени. Основными динамическими

показателями популяций являются рождаемость, смертность и скорость роста популяций.

Рождаемость или **скорость рождаемости** – это число особей (N_b), рождающихся в популяции за единицу времени (Δt). **Смертность** или **скорость смертности** – это число особей (N_d), погибших в популяции в единицу времени (Δt). Увеличение численности зависит от количества рожденных за какой-то период времени особей, а уменьшение численности – от их *гибели* (смертности). Эмиграция и иммиграция особей на численность влияют несущественно.

Для сравнения рождаемости или смертности в различных популяциях пользуются величиной *удельной рождаемости*: отношением скорости рождаемости ($N_b/\Delta t$) к исходной численности (N):

$$\frac{N_b}{N \cdot \Delta t} \quad (14)$$

или *удельной смертности*: отношением скорости смертности ($N_d/\Delta t$) к исходной численности (N):

$$\frac{N_d}{N \cdot \Delta t} \quad (15)$$

За бесконечно малый промежуток времени ($\Delta t \rightarrow 0$) мы получим, соответственно, *мгновенную удельную рождаемость*, которую обозначают латинской буквой « b », и *мгновенную удельную смертность*, которую обозначают буквой « d ». Эти величины имеют размерность «единица времени⁻¹» и зависят соответственно от скорости размножения или гибели особей, определяемых периодом генерации (от рождения до размножения). Например, период генерации для бактерий – час, для фитопланктона – сутки, для насекомых – неделя или месяц, для крупных млекопитающих – год.

Скорость изменения численности популяции, т.е. ее чистое увеличение и уменьшение, можно представить и как изменение ΔN за Δt , а при $\Delta t \rightarrow 0$ можно ее определить как *мгновенную скорость изменения численности*, которая может быть рассчитана как:

$$r = b - d \quad (16)$$

Анализ уравнения показывает, что если $b = d$, то $r = 0$, и популяция находится в *стационарном* состоянии, если же $b > d$, то r может быть величиной положительной, и мы имеем численный рост популяции. Если $b < d$, наблюдаются снижение численности на данном отрезке времени. Продолжительность жизни вида зависит от условий (факторов) жизни. Различают физиологическую и максимальную продолжительность жизни.

Физиологическая (максимальная) продолжительность жизни – такая продолжительность жизни, которая определяется только физиологическими возможностями организма. Теоретически она возможна, если допустить, что в период всей жизни на организм не оказывали влияние лимитирующие факторы. Эта величина варьирует в широких пределах: от нескольких минут у бактерий до нескольких тысячелетий у древесных растений (секвойя). Обычно чем крупнее растение или животное, тем больше их продолжительность жизни.

Смертность и рождаемость у организмов весьма существенно изменяются с возрастом. Только увязав смертность и рождаемость с *возрастной структурой* популяции, можно вскрыть механизмы общей смертности и определиться со структурой продолжительности жизни. Такую информацию можно получить с помощью таблиц выживания.

Популяции многих организмов в течение жизни неоднократно перемещаются. Продолжительность цикла миграций может измеряться часами, днями, месяцами или годами. В одних случаях организмы мигрируют, чтобы все время пребывать в однотипной среде (приливо-отливные миграции). В других, организмы мигрируют с целью смены местообитания (например, суточные миграции планктона). Все миграции обычно приводят к скоплению особей в наиболее подходящем для них месте и в наиболее подходящее время года. Скопление особей оказывается выгодным для них (легче преодолеть опасность, добыть пищу). Вместе с тем работают и отрицательные факторы: скученность, конкуренция и истощение ресурсов.

10.2. Понятие специфической скорости популяционного роста (биотического потенциала популяции). Экспоненциальная модель популяционного роста. Условия для реализации модели и примеры экспоненциального роста в природе и обществе

В конце XVIII в. Т. Мальтус (1766–1834) выдвинул теорию о росте народонаселения в геометрической прогрессии. На современном математическом языке эта зависимость выражается кривой, которая отражает *экспоненциальный* рост численности организмов и описывается уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N_o = (b - d) N_o \quad (17)$$

где b – удельная рождаемость; d – удельная смертность.

Решение уравнения позволяет получить:

$$N_t = N_o e^{r_m t} \quad \frac{N_t}{N_o} = e^{r_m t} \quad (18)$$

где N_t – численность популяции в момент времени t ;

N_o – численность популяции в начальный момент времени t_0 ;

e – основание натурального логарифма (2,7182);

r_m – максимальная скорость роста численности популяции (биотический потенциал).

Уравнение экспоненциального роста показывает, что для любого момента времени (t) число организмов (N_t) есть функция их начального числа (N_0), скорости увеличения (r) и продолжительности периода роста популяции от нулевого момента (t_0).

Экспоненциальный рост возможен только когда r имеет постоянное значение, т. е. рост численности не ограничен ресурсами среды. Но такая ситуация в природе может наблюдаться в течение короткого периода времени при невысокой плотности популяции. Ресурсная емкость среды ограничена, поэтому рост плотности популяции сопровождается усилением внутривидовой конкуренции за ресурсы среды. Кривая популяционного роста отклоняется от параболы и приобретает S-образную форму с выходом на плато равновесной плотности.

Теорема А. Лотки. Если удельная рождаемость $b(x)$ и выживаемость $l(x)$ всех последовательно нарождающихся в популяции когорт в течение достаточно длительного времени постоянны, то независимо от начальной возрастной структуры в популяции с течением времени установится устойчивая возрастная структура, и **численность такой популяции будет расти в геометрической прогрессии (по экспоненциальной зависимости).**

Теорема А. Лотки выполняется при условии, что **повозрастные рождаемость и смертность в популяции постоянны во времени.**

10.3. Логистическая модель роста численности (П. Ферхюльста – Р. Пирля – Л. Риды): предпосылки и следствия. Математический и графический способы построения логистической модели и её анализ. Понятия плотности насыщения, сопротивления и ёмкости среды. Эффект запаздывания и автоколебания численности

Логистическая модель основана на линейном снижении скорости роста численности при увеличении плотности популяции (**рис. 10.1**).

Когда N близка к нулю, конкуренция не влияет на чистую удельную скорость роста численности популяции. Следовательно, скорость роста определяется величиной r (точка А). Когда N возрастает и достигает K (предельной плотности насыщения), удельная и чистая скорость роста популяции снижается до нуля (точка В). Предполагается, что в интервале между точками А и В зависимость прямолинейная. Таким образом,

$$\frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = \frac{-r}{K} \cdot N + r \text{ или } \frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} = r(1 - \frac{N}{K}) \quad (19)$$

и логистическое уравнение имеет вид:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{(K - N)}{K} \quad (20)$$

где K – равновесная плотность популяции, определяемая ресурсной емкостью среды.

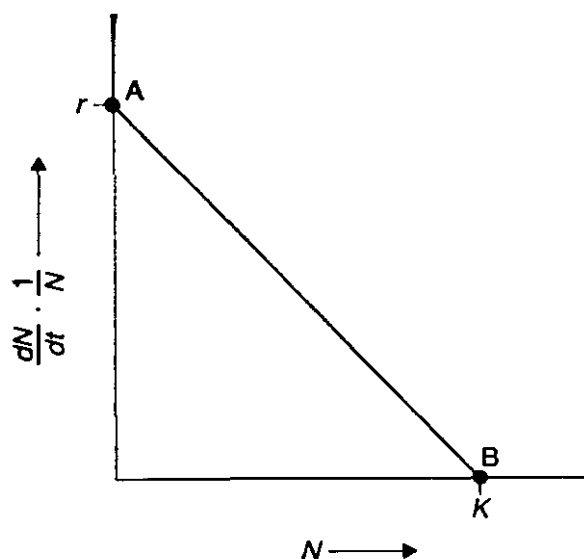


Рис. 10.1. Простейшая прямолинейная зависимость, иллюстрирующая снижение удельной скорости роста ($dN/dt \cdot 1/N$) в связи с увеличением плотности (N) (Бигон и др., 1989)

Логистическое уравнение представляет собой эквивалент дифференциального уравнения:

$$N(t) = \frac{K}{1 + \frac{K - N_0}{N_0} e^{-r_m(t-t_0)}} \quad (21)$$

где r_m – биотический потенциал.

Логистическое уравнение описывает сигмоидную кривую роста численности, которая достигает стабильной предельной плотности насыщения (**рис. 10.2**).

Дифференциальные уравнения динамики роста являются приближительными, так как они не учитывают различия между особями, сезонные колебания количества пищи, способности к размножению и т. п.

Численность популяции может изменяться в результате изменения внешних условий среды, например, из-за появления большого количества хищников или нехватки пищи. Существуют также внутренние факторы, «сдерживающие» рождаемость; наиболее хорошо изученными из них являются территориальное поведение (защита гнездовой территории от вторжения особей того же вида) и действие перенаселенности, заключающееся в резком уменьшении плодовитости и уменьшении степени заботы о потомстве.

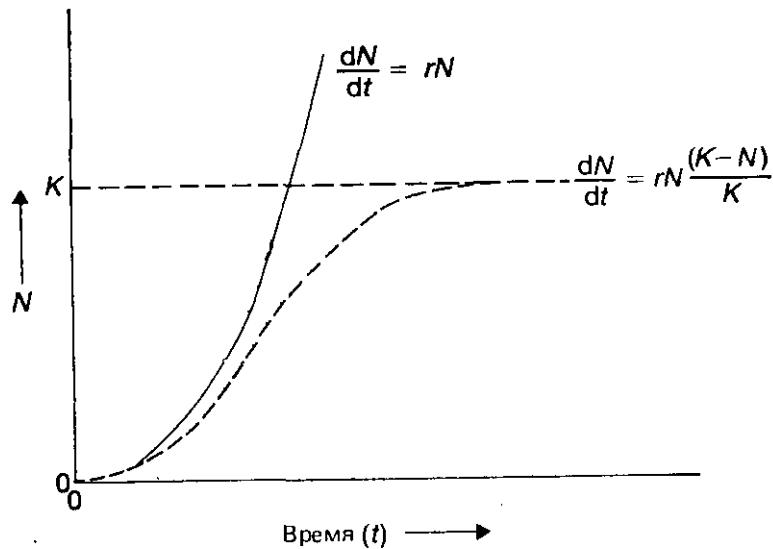


Рис. 10.2. Экспоненциальное и S-образное увеличение плотности (N) во времени. S-образный рост описывается логистическим уравнением (Бигон и др., 1989)

В некоторых популяциях бесконтрольный рост численности заходит слишком далеко, после чего происходит катастрофический «обвал» численности, связанный с истощением ресурсов (S-образная форма).

Причиной массовых вспышек рождаемости в популяциях являются, как правило, погодные факторы. В последнее время к числу причин добавилась деятельность человека. Часто популяции при помощи механизма обратных связей способны регулировать свою численность, с тем, чтобы она не превысила предел, за которым наступит катастрофа. Так, гусеницы некоторых бабочек массово гибнут, если выходят из яиц до окончания холодов (когда они погибают от переохлаждения) либо через длительное время после распускания листьев (тогда они погибают от голода). Если гусеницы появляются вовремя, то популяции грозит перенаселение; в это время в действие вступает второй лимитирующий фактор – например, хищники или паразиты. В данном случае действие регулирующего фактора зависит от плотности популяции.

Близкий к логистическому S-образный рост численности популяций может наблюдаться при самых разных механизмах ограничения плотности:

- 1) нехватки пищи (дафнии, водоросли, бактерии);
- 2) накопление продуктов метаболизма (дрожжи);
- 3) каннибализм (мучные жуки *Tribolium*);
- 4) поведенческие механизмы (домовые мыши в эксперименте).

10.4. Распределение смертности по возрастам. Основные типы кривых выживания и их распространенность среди различных групп организмов

На основе показателя l_x (табл. 10.1) можно построить кривую выживания популяции (**рис. 10.3**). Выделяют три основных типа кривых выживания. *Кривая I (кривая дрозофилы)*, когда главным фактором смертности является естественное старение особей, смертность резко возрастает в старших возрастах. Характерна для имаго насекомых, обычно гибнущих после кладки яиц, некоторых крупных млекопитающих (слонов, китов, человекообразных приматов). *Кривая II (диагональный тип)* – характерна для видов, у которых смертность остается примерно постоянной в течение всей жизни (пресмыкающиеся, птицы, многолетние травянистые растения). *Кривая III (тип устриц)* – характерна для популяций, у которых высока ювенильная смертность (лососевые, сельдевые рыбы, макрель, луна-рыба, головоногие моллюски, ракообразные) и отсутствует забота о потомстве.

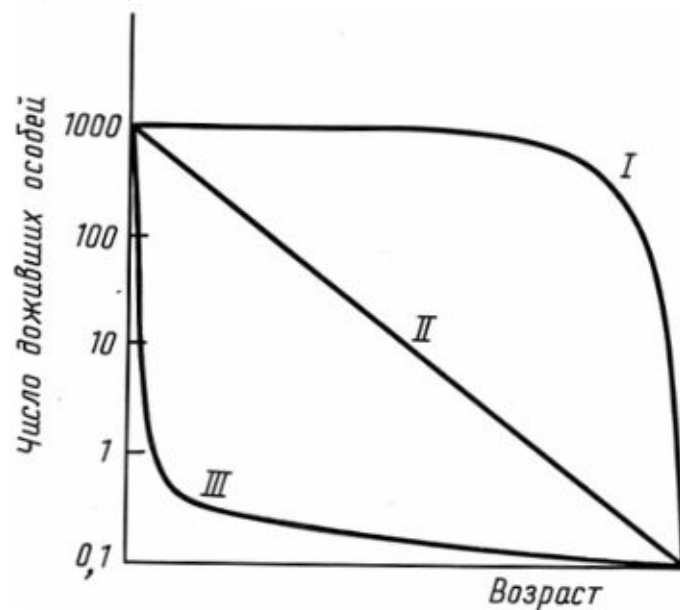


Рис. 10.3. Типы кривых выживания (Гиляров, 1991)

10.5. Когортные и статические таблицы выживания (дожития) и способы их составления. Время генерации и продолжительность жизни: способы их оценки

Таблицы выживания или демографические таблицы содержат сведения о характере распределения смертности по возрастам и используются для определения *ожидаемой продолжительности жизни человека*. Таблицы выживания бывают динамическими и статическими.

Динамические (когортные) таблицы строятся по данным прямых наблюдений за жизнью большой группы особей, отрожденных в популяции за короткий промежуток времени, и регистрации возраста наступления смерти всех членов этой группы (табл. 10.1). Такие таблицы требуют длительного наблюдения. Практически невозможно эту таблицу сделать для долго живущих животных и человека. Поэтому используют другие таблицы – статические.

Таблица 10.1

Когортная таблица выживания для барана Далла (*Ovis dalli*), построенная по материалам анализа 608 черепов

x	n_x	d_x	l_x	q_x	L_x	T_x	e_x
0-1	1000	199	1,000	0,199	900,5	7053	7,0
1-2	801	12	0,801	0,015	795	6152,5	7,7
2-3	789	13	0,789	0,016	776,5	5357,5	6,8
3-4	776	12	0,776	0,015	770	4581	5,9
4-5	764	30	0,764	0,039	749	3811	5,0
5-6	734	46	0,734	0,063	711	3062	4,2
....	...	...	...	...	...	...	...
9-10	439	187	0,439	0,426	345,5	576,5	1,3
10-11	252	136	0,252	0,619	174	231	0,9
11-12	96	90	0,096	0,937	51	57	0,6
12-13	6	3	0,006	0,500	4,5	6	1,0
13-14	3	3	0,003	1,00	1,5	1,5	0,5

где x – возрастной интервал (класс);

n_x – число выживших на начало возрастного интервала x ;

d_x – число умерших между началом возрастного интервала x и началом возрастного интервала $x + 1$;

l_x – доля доживших до начала возрастного интервала x ;

L_x – среднее число доживших возрастного интервала x ; рассчитывают по формуле:

$$L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2} \quad (22)$$

S – наибольший возрастной интервал;

T_x – сумма средних доживших временных интервалов от x до S ; рассчитывают по формуле:

$$T_x = \sum_{i=x}^S L_i \quad (23)$$

q_x – смертность между началом возрастного интервала x и началом возрастного интервала $x + 1$;

e_x – ожидаемая продолжительность жизни для организмов, живых в начале возрастного интервала x .

$$e_x = \frac{T_x}{n_x} \quad (24)$$

Статические таблицы составляются по данным наблюдений за смертностью за относительно короткий промежуток времени в разных возрастных классах. Зная численность этих классов, можно рассчитать смертность, специфическую для каждого возраста. Статические таблицы имеют и другое название «моментальные» или «вертикальные». Они основаны на краткосрочных наблюдениях.

Статические таблицы дают несколько искаженное представление об истинной возрастной динамике выживания, однако могут совпадать с когортной таблицей, когда численность популяции постоянна ($r = 0$). Если численность популяции возрастает с постоянной удельной скоростью ($r > 0$), то доля старших возрастных классов в статической таблице по сравнению с когортной занижена, причем тем в большей степени, чем старше класс. Если же численность популяции убывает ($r < 0$), то доля старших возрастных классов оказывается завышенной. При жестких ограничениях статические таблицы находят свое применение.

10.6. Повозрастная рождаемость и расчёт удельной скорости роста популяции (r) на основе коэффициента воспроизводства (R_0). Относительный репродуктивный вклад разных возрастных групп в удельную скорость роста популяции

Таблица 10.2

Комбинированная таблица дожития и повозрастной плодовитости льва

Возрастные интервалы годы, x	Доля доживших, l_x	Число потомков, произведенных одной самкой данного возраста, m_x	$l_x m_x$
0-1	1,00	0,00	0,00
1-2	0,75	0,00	0,00
2-3	0,58	0,14	0,08
3-4	0,58	0,57	0,33
4-5	0,50	0,50	0,25
5-6	0,42	0,00	0,00
6-7	0,33	1,25	0,42
7-8	0,25	0,67	0,17
8-9	0,25	0,33	0,08
9-10	0,17	0,00	0,00
10-11	0,08	0,00	0,00
Коэффициент воспроизводства $R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$			1,33

R_o – безразмерная величина, показывающая во сколько раз численность популяции возросла за период одного поколения (время генерации – T).

$$T = \frac{\sum_{x=0}^k l_x m_x x}{\sum_{x=0}^k l_x m_x} \quad (25)$$

Представим, что за одно поколение (время генерации T) численность популяции растет по экспоненте:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad N_T = N_0 e^{rT} \quad (26)$$

В данном случае R_o является множителем для пересчета численности популяции, поэтому можно записать:

$$N_t = N_0 \cdot R_o \quad (27)$$

Логарифмическая форма уравнения численности популяции по экспоненте имеет вид:

$$\ln N_t = \ln N_0 + \ln e^{rt} = \ln N_0 + rt \quad (28)$$

Если принять, что популяция начинается с одной особи ($N_0=1$), то через время одной генерации (T) число организмов в популяции станет равным чистой скорости размножения (R_o):

$$\ln R_o = \ln 1 + rt \quad (29)$$

т.к. $\ln 1=0$, тогда:

$$rT = \ln R_o \text{ или } r = \frac{\ln R_o}{T} \quad (30)$$

Следовательно, удельная скорость популяционного роста (r) обратно пропорциональна длительности поколения.

10.7. Проблемы роста народонаселения Земли: история и современность

За последние 200 лет численность людей на Земле стала возрастать со значительным ускорением. Это явление было названо «демографическим взрывом» (табл. 10.3).

Ускоряющийся рост народонаселения мира
(The World at Six Billion // United Nations Population Division, 2002)

Год	Миллиардов человек	Год	Миллиардов человек
1804	1	1999	6
1927	2	2011	7
1960	3	2028 (прогноз)	8
1974	4	2054 (прогноз)	9
1987	5	2183 (прогноз)	10

В результате достижений науки, техники, медицины *смертность* в последние столетия значительно сократилась, что привело к увеличению продолжительности жизни людей. Увеличился темп прироста численности народонаселения, поскольку рождаемость оставалась на прежнем высоком уровне. Сохранению высокой рождаемости в развивающихся странах способствуют, прежде всего, нищета, неграмотность, сохраняющиеся традиции и религиозные установления, дешевизна детского труда и отсутствие пенсионного обеспечения в старости.

Существуют различные взгляды на то, сколько людей вообще может прокормить наша планета. Некоторые специалисты утверждают, что лимит уже исчерпан: снижающееся плодородие почв в будущем приведет к получению все более низких урожаев и нехватке продуктов. С ростом популяции возрастает и потребность в *использовании природных ресурсов*, повышается давление на окружающую среду. Примером может служить общемировой рост потребления воды. Другие полагают, что Земля сможет прокормить 200 млрд. человек, если люди перейдут на вегетарианскую пищу. Однако такая перенаселенность в действительности маловероятна. Жизнь свидетельствует, что в перенаселенных местах (например, в больших городах) более всего проявляются различные социальные проблемы (преступность, самоубийства и т. п.), и многие специалисты считают их следствием стрессовой ситуации, возникшей в результате большой концентрации людей. О быстро прогрессирующей *урбанизации*, особенно в развивающихся странах, свидетельствуют следующие данные: в начале 1990-х годов в развитых странах в городах проживало около 75% населения, в развивающихся – 35%. В отличие от развитых стран, где это соотношение почти не меняется, в развивающихся странах, согласно прогнозам, к 2025 г. 57% населения составят жители городов. Речь идет об огромных агломерациях с населением более 10 млн. человек (Мехико – 26 млн., Сан-Паулу – 24 млн.), к которым добавятся новые – Калькутта, Бомбей, Лагос, Каир, Сеул, Дели, Карачи. В последние годы отмечается некоторое снижение темпов роста населения. Во многих густонаселенных странах с высоким темпом прироста населения (Китай, Индия) были предприняты международные и государственные усилия по сокращению рождаемости.

Независимо от усилий мирового сообщества рождаемость стала сокращаться в соответствии с концепцией *демографического перехода* (Notestain, 1945), связавшей воедино три процесса: экономическое развитие, рост народонаселения и социальный прогресс. Обычно демографический переход происходит в три стадии.

Примитивному обществу с натуральным хозяйством свойственна *высокая рождаемость при высокой смертности*. Затем наступает промежуточный этап перехода, когда происходит *снижение смертности* при сохранении *высокой рождаемости*. В это время численность населения растет. Завершается переход *снижением рождаемости* на фоне ранее снизившейся смертности, что приводит к стабилизации численности населения на новом уровне. Демографический переход тесно связан с ростом материального благосостояния и культурного уровня населения.

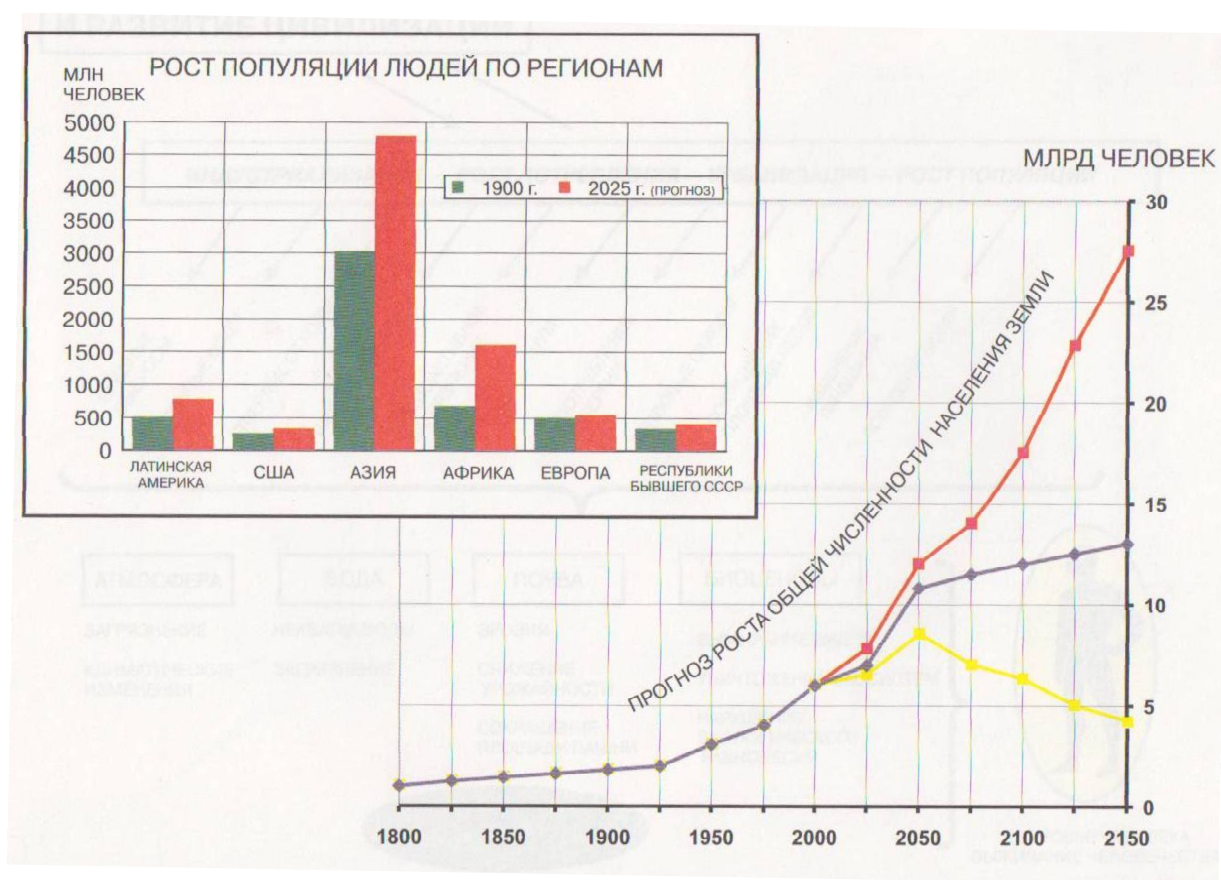


Рис. 10.4. Рост общей численности населения в мире (пояснения к рисунку в тексте) (по Квасничковой, Калиной, 2001)

На **рис. 10.4** представлены два графика. Верхний график отображает численность населения в отдельных регионах мира в начале XX в. и прогнозные (данные ЮНЕСКО) значения на 2025 год. Он также дает представление о неравномерности изменения численности населения в зависимости от уровня экономического развития стран, о различиях между

«Севером» и «Югом». Нижний график изображает три варианта прогноза роста численности населения Земли. Цветом на нем обозначено:

- синий – рост популяции людей с 1800 года (когда человечество достигло численности в 1 млрд.) и предположительный ее рост до 2150 года;
- красный – максимальный прогноз роста популяции людей;
- желтый – минимальный прогноз роста популяции людей.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Охарактеризуйте основные динамические показатели популяций.
2. Дайте определение понятию «биотический потенциал популяции».
3. Какое условие является необходимым и достаточным для реализации роста численности популяции по экспоненте?
4. При каком условии выполняется теорема А. Лотки?
5. Дайте определение понятию «емкости среды», «сопротивление среды».
6. Назовите основные причины, ограничивающие рост природной популяции по экспоненте.
7. Какой тип имеет кривая выживания при относительно постоянной смертности особей в популяции в течение всей жизни?
8. Чем отличаются статические таблицы от динамических таблиц?
9. Какие сведения содержатся в когортных таблицах?
10. Как связаны удельная скорость роста и коэффициентом воспроизводства популяции?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки бщепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Поясните, почему некоторые характеристики популяций относятся к динамическим.
2. Опишите, какие изменения происходят в популяциях разных видов в ответ на увеличение плотности.
3. Обоснуйте, чем неблагоприятна для популяций низкая плотность.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Обоснуйте, с какой целью составляются когортные и статические таблицы выживания для видов.

2. Поясните процессы, происходящие в человеческом обществе, и характеризующие стадии демографического перехода, согласно концепции Ф. Ноутштайна (Notestain, 1945).

3. Обоснуйте применимость экспоненциальной и логистической кривых к описанию роста популяций людей.

11. МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ПОПУЛЯЦИЙ

Учебные вопросы

11.1. Типы динамики популяций: циклические, равновесные и оппортунистические популяции. Зависимая и независимая от плотности регуляция численности популяций.

11.2. «Волны жизни» С.С. Четверикова как элементарный эволюционный фактор. Сезонные, годовые и циклические колебания численности популяций и гипотезы их объясняющие.

11.3. Регуляционизм, стохастизм и концепция саморегуляции в объяснении динамики численности популяции.

11.4. Типы экологических стратегий видовых популяций. Классификация основных типов эколого-ценотических стратегий по Л.Г. Раменскому – Дж. Грайму. Сравнительная характеристика r , K и L типов отбора.

11.5. Модель буферной популяции Р. Уиттекера.

Тематические конспекты ответов

11.1. Типы динамики популяций: циклические, равновесные и оппортунистические популяции. Зависимая и независимая от плотности регуляция численности популяций

В природе в основном встречаются три вида кривых изменения численности популяции: относительно стабильный, скачкообразный и циклический (*рис. 11.1*).

Виды, у которых численность из года в год находится на уровне поддерживающей емкости среды, имеют достаточно *стабильные (равновесные) популяции* (кривая 1). Такое постоянство характерно для многих видов дикой природы и встречается, например, в нетронутых тропических влажных лесах, где среднегодовое количество осадков и температура изменяются день ото дня и из года в год крайне мало.

У других видов колебания численности популяций носят *правильный циклический* характер (кривая 2). Хорошо знакомы примеры сезонных колебаний численности. Тучи комаров; поля, заросшие цветами; леса, полные

птиц – характерные для теплого времени года в средней полосе и исчезают зимой.

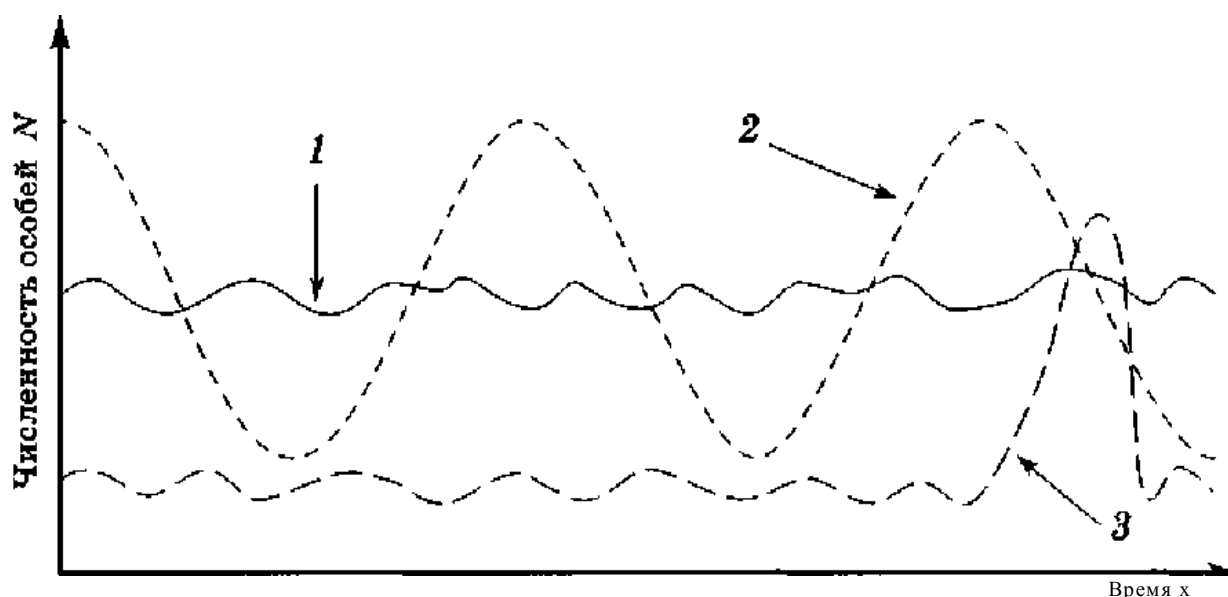


Рис. 11.1. Основные кривые изменения численности популяций различных видов:
1 – стабильный; 2 – циклический; 3 – скачкообразный

Широко известен пример циклических колебаний численности леммингов (северных травоядных мышевидных грызунов) в Северной Америке и Скандинавии. Раз в четыре года плотность их популяций становится столь высокой, что они начинают мигрировать со своих перенаселенных местообитаний; при этом массово гибнут в фиордах и тонут в реках, что до настоящего времени не имеет достаточного объяснения. Еще с глубокой древности известны циклические нашествия странствующей африканской саранчи на Евразию.

Время от времени численность относительно стабильных популяций резко возрастает (подскакивает) до наивысшего значения, а затем резко падает до некоторого низкого, но относительно стабильного уровня. Эти виды относят к *оппортунистическим* (от англ. opportunity – возможность, удобный случай) популяциям со скачкообразным *ростом численности* (кривая 3). Виды-оппортунисты способны использовать нарушения в среде и ослабление пресса конкурентов и консументов (фитофагов, хищников) для развития и размножения за короткий период времени.

Например, многие непатогенные (не способные вызывать заболевание у здорового человека) микроорганизмы при ослаблении иммунитета находят «возможность» инициировать инфекционный процесс. Их так и называют – оппортунистические патогены. Внезапное увеличение численности происходит при временном повышении емкости среды для данной популяции и может быть связано с улучшением климатических условий (факторов) и питания или резким уменьшением численности хищников (включая охотников). После

превышения новой, более высокой емкости среды в популяции возрастает смертность и размеры популяции резко сокращаются.

Современная экология рассматривает динамику численности популяций как авторегулируемый процесс. Любой популяции организмов в конкретных условиях свойствен определенный средний уровень численности, вокруг которого происходят колебания. Отклонения от этого среднего уровня имеют разный размах, но в норме после каждого отклонения численность популяции начинает изменяться с обратным знаком.

Выделяют две принципиально разные стороны популяционной динамики: *модификацию* и *регуляцию*. **Модификация** – это случайное отклонение численности, возникающее в результате воздействия самых разнообразных факторов, не связанных с плотностью популяции. Модифицирующие факторы, вызывая изменение численности популяций, сами не испытывают влияния этих изменений. Действие их, таким образом, одностороннее. К ним относятся все абиотические влияния среды на организмы, на качество и количество их корма и т. п. Благоприятная погодная обстановка может послужить причиной массовой вспышки размножения вида и перенаселения занимаемой им территории, как, например, в случае стадных саранчовых. Отрицательное воздействие модифицирующих факторов, наоборот, снижает численность популяции иногда до полного ее исчезновения.

Регуляция – это возврат популяции после отклонения к исходному состоянию, совершающийся под влиянием факторов, сила действия которых определяется плотностью популяции. Регулирующие факторы не просто изменяют численность популяции, а сглаживают ее колебания, приводя после очередного отклонения от оптимума к прежнему уровню. Это происходит потому, что эффект их воздействия тем сильнее, чем выше плотность популяции. В качестве регулирующих сил выступают межвидовые и внутривидовые отношения организмов.

Межвидовые связи осуществляются в биоценозах, поэтому относятся к группе *биоценологических механизмов* регуляции численности популяции. Наиболее эффективные из них – трофические отношения организмов: хищничество, паразитизм, собирательство, пастьба и другие, как прямые, так и косвенные. Прямые связи «хищник – жертва» – наиболее изученные регуляторные механизмы в сообществах.

Биоценологические механизмы являются *внешними* по отношению к популяции регуляторами, сдерживающими рост ее численности.

К. Фридерихсом (1927) сформулирована *теория биоценологической регуляции численности популяции*: регулирование численности популяции есть результат комплекса воздействий абиотической и биотической среды в местообитании вида.

11.2. «Волны жизни» С.С. Четверикова как элементарный эволюционный фактор. Сезонные, годовые и циклические колебания численности популяций и гипотезы их объясняющие

«Волны жизни» (популяционные волны) – периоды резкого изменения численности особей, характерные для любой популяции животных организмов. Термин ввел С.С. Четвериков (1880–1959) в 1905 г. У быстро размножающихся видов наблюдается периодическое чередование быстрых подъемов численности и резких спадов. «Волны жизни» могут быть сезонными (периодическими), генетически обусловленными и несезонными (апериодическими), обусловленными непосредственным воздействием на популяцию различных абиотических и биотических факторов окружающей среды. Длина «волн жизни» прямо пропорциональна продолжительности цикла развития организмов. «Волны жизни» могут быть опасны для выживания малочисленных популяций (менее 500 особей). Популяционные волны играют большую роль в ходе микроэволюции. С возрастанием численности популяции увеличивается вероятность появления новых мутаций и их комбинаций. Если в среднем один мутант появляется на 10 тыс. особей, то при возрастании численности популяции в 100 раз общее число мутантов увеличится во столько же раз. После спада волны численности генофонд популяции может уже оказаться иным: часть мутаций может случайно исчезнуть из-за гибели несущих их особей, а частота встречаемости других мутаций может повыситься. Таким образом, популяционные волны сами по себе не вызывают наследственную изменчивость, а только способствуют изменению частот аллелей и генотипов; они являются поставщиком исходного материала для действия естественного отбора.

11.3. Регуляционизм, стохастизм и концепция саморегуляции в объяснении динамики численности популяции

Проблема механизма динамики численности природных популяций рассматривается в экологии с двух позиций: регуляционизма и стохастизма. Оба термина предложены Г.А. Викторовым (1965, 1967).

Регуляционизм трактует динамику численности популяций как автоматически регулируемый процесс и провозглашает, что все устойчивые популяции существуют в состоянии баланса с окружающей средой. Распространение организмов лимитируется главным образом абиотическими (независимыми от плотности) факторами, а динамика численности – биотическими, как правило, зависимыми от плотности факторами.

Стохастизм трактует динамику численности популяций как процесс случайный, определяемый воздействием комбинации благоприятных и неблагоприятных факторов. Они отрицают существование равновесного уровня, считая его просто артефактом усреднения за длительный срок

наблюдения. Распространение вида и динамика численности его популяций определяются одними и теми же факторами случайно распространенными во времени и пространстве.

Сторонники этих подходов сходились на том, что ведущая роль в ограничении роста численности популяций принадлежит факторам внешней среды, например таким, как нехватка пищи или неблагоприятные погодные условия.

В начале 60-х гг. английский эколог Д. Читти (Chitty, 1960), была предложена концепция саморегуляции популяций, согласно которой в процессе роста плотности популяции изменяется не только и не столько качество среды, в которой существует эта популяция, сколько качество самих составляющих ее особей.

Внутренние механизмы – это все те качественные изменения популяции в ответ на повышение плотности, которые рассматриваются как *механизмы ее гомеостаза*. Многообразие этих механизмов (самоизреживание, каннибализм, территориальное поведение, расселительные инстинкты, фазовость насекомых, стресс–реакция млекопитающих, изменения плодовитости, агрессивности и т.п.) свидетельствует о том, что любой способ снятия угрозы перенаселения поддерживается естественным отбором как важная адаптация в жизни вида.

Различают фенотипическую саморегуляцию и генотипическую.

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе онтогенеза на основе данного генотипа. При большой скученности образуются разные фенотипы за счет физиологических изменений в организмах в результате стресс–реакции, вызываемой неестественно большим скоплением особей, приводящей к большой их гибели, к сокращению численности.

Генотипические причины саморегуляции плотности популяций связаны с наличием в ней, по крайней мере, двух разных генотипов, возникших в результате рекомбинации генов. При этом возникают особи, способные размножаться с более раннего возраста и более часто, и особи с поздней половозрелостью и значительно меньшей плодовитостью. Первый генотип менее устойчив к стрессу при высокой плотности и доминируют в период подъема пика численности, а второй – более устойчив к высокой скученности и доминирует в период депрессии.

Возможны три гипотетических механизма торможения роста численности. *Во-первых*, при возрастании плотности популяции, а, следовательно, и частоты контактов между особями может увеличиваться вероятность возникновения стрессового состояния (Селье, 1960), что в свою очередь приводит к резкому сокращению рождаемости и возрастанию смертности. Гормональные сдвиги, происходящие в организме под влиянием нервного возбуждения, тормозят деятельность половых желез, что в конечном счете приводит к более позднему половому созреванию, снижению плодовитости, а иногда даже к полному прекращению размножения и резорбции зародышей (Christian, 1950, 1971).

Во-вторых, при возрастании плотности популяции может усиливаться миграция особей из основного местообитания в краевые, менее благоприятные, где смертность в силу самых разных причин гораздо выше. Если животные защищают определенную территорию от вторжения чужаков, то при возрастании плотности популяции все большее число особей не могут удержать собственную территорию (или вытеснить ранее обосновавшихся конкурентов) и соответственно должны мигрировать в менее благоприятные места, где они чаще гибнут от хищников, нехватки пищи или воздействия абиотических факторов (Шилов, 1977).

В-третьих, при возрастании плотности популяции могут происходить изменения ее генетического состава, в частности замена быстро размножающихся генотипов медленно размножающимися и склонными к миграциям генотипами. Так, например, канадский эколог Ч. Кребс вместе со своими сотрудниками показал (Krebs et al., 1973), что у пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus*) на пиках численности и в периоды депрессий между пиками доминируют разные генотипы: особи одного генотипа быстро размножаются, но плохо выживают при большой скученности (в период подъема численности они, как правило, мигрируют из основного местообитания), а особи другого—лучше переносят повышенную скученность, но характеризуются меньшей плодовитостью.

В любом случае, регуляция поддерживает численность популяции в пределах определенных границ, а при нарушении этих границ приводит к тому, что численность стремится вернуться в эти пределы.

11.4. Типы экологических стратегий видовых популяций. Классификация основных типов эколого-ценотических стратегий по Л.Г. Раменскому – Дж. Грайму. Сравнительная характеристика r , K и L типов отбора

Применительно к животным принято выделять два основных типа экологических стратегий: r и K , которые, можно распространить на все группы организмов. Принятые обозначения этих стратегий (r - и K -) взяты из логистического уравнения популяционной динамики.

Так, r -стратегия определяется отбором, направленным на повышение скорости роста популяции в начальный период увеличения ее численности, когда слабо выражено тормозящее действие конкуренции; r -стратегия включает отбор на:

- ✓ плодовитость (или максимальное воспроизводство избыточной продукции);
- ✓ быстрое достижение половой зрелости;
- ✓ короткий жизненный цикл;
- ✓ способность быстро распространяться в новые места обитания;

✓ способность переживать неблагоприятные условия среды на ценотически пассивных стадиях жизненного цикла.

K-стратегия определяется отбором, направленным на повышение выживаемости в условиях стабилизовавшейся численности, при сильном воздействии конкуренции. *K*-стратегия включает отбор на:

- ✓ конкурентоспособность;
- ✓ повышение защищенности от хищников и паразитов (или минимальное производство избыточной продукции);
- ✓ повышение вероятности выживания каждого продуцированного потомка;
- ✓ развитие более совершенных внутрипопуляционных механизмов регуляции численности.

В сопоставимом виде характеристики организмов, обладающих разными типами стратегий, выглядят так:

Реально каждый из типов представляет промежуточный вариант стратегии более или менее смещенный в *r* или *K* сторону. Считается, что *r*-виды обладают преимуществом в молодых сообществах и на ранних стадиях сукцессии, а *K*-виды – в зрелых сообществах. У растений выделяют (по Л.Г. Раменскому) 3 типа стратегий, формирующих специфические эколого-ценотические группы:

✓ *виоленты* (сильные) – виды, способные к подавлению конкурентов за счет более интенсивного роста и использования территории, доминирующие в относительно благоприятных условиях;

✓ *пациенты* (выносливые) – виды, доминирующие в экстремальных условиях, способные выживать в неблагоприятной среде, где другие виды существовать не могут;

✓ *эксплеренты* (заполняющие) – быстро размножающиеся и расселяющиеся виды, появляющиеся там, где нарушены коренные сообщества. Большинство видов могут относиться к разным эколого–ценотическим типам, будучи представленными в разных сообществах.

В 70-е годы прошлого века, спустя 40 лет после Л.Г. Раменского, выделение тех же трех фитоценотипов повторил незнакомый с его классификацией ботаник Д. Грайм, обозначив их другими терминами: *конкуренты*, *толеранты* и *рудералы*.

11.5. Модель буферной популяции Р. Уиттекера

Буферность популяции – способность популяции предотвращать потери, возникающие в случае, когда среда становится неблагоприятной. Термин ввел Р. Уиттекер (1970).

Рассмотрим идеализированную модель буферной популяции, предложенную Р. Уиттекером, в основе которой лежит зависимость развития популяции от окружающей среды. Пусть некоторая популяция занимает ряд

местообитаний, характеризующихся разной влажностью. На *рис. 11.2, А* кривая нормального распределения показывает, что только в период оптимальной влажности среды популяция занимает весь диапазон условий среды в пределах зоны толерантности. Пик плотности популяции приходится на значение градиента 4. Плотность популяции понижается от этой точки как вправо, так и влево. Влево условия среды ухудшаются. Вправо – становятся более благоприятными, но при этом усиливается конкуренция. Кумулятивная кривая плотности популяции (*рис. 11.2, В*) суммирует количество особей при движении по градиенту среды слева направо. Она имеет сигмовидную форму и верхнюю асимптоту К. Надо иметь в виду, что, в данном случае осью *x* не является время, предложенная кривая не является логистической и не предназначена для описания роста популяции в постоянной среде.

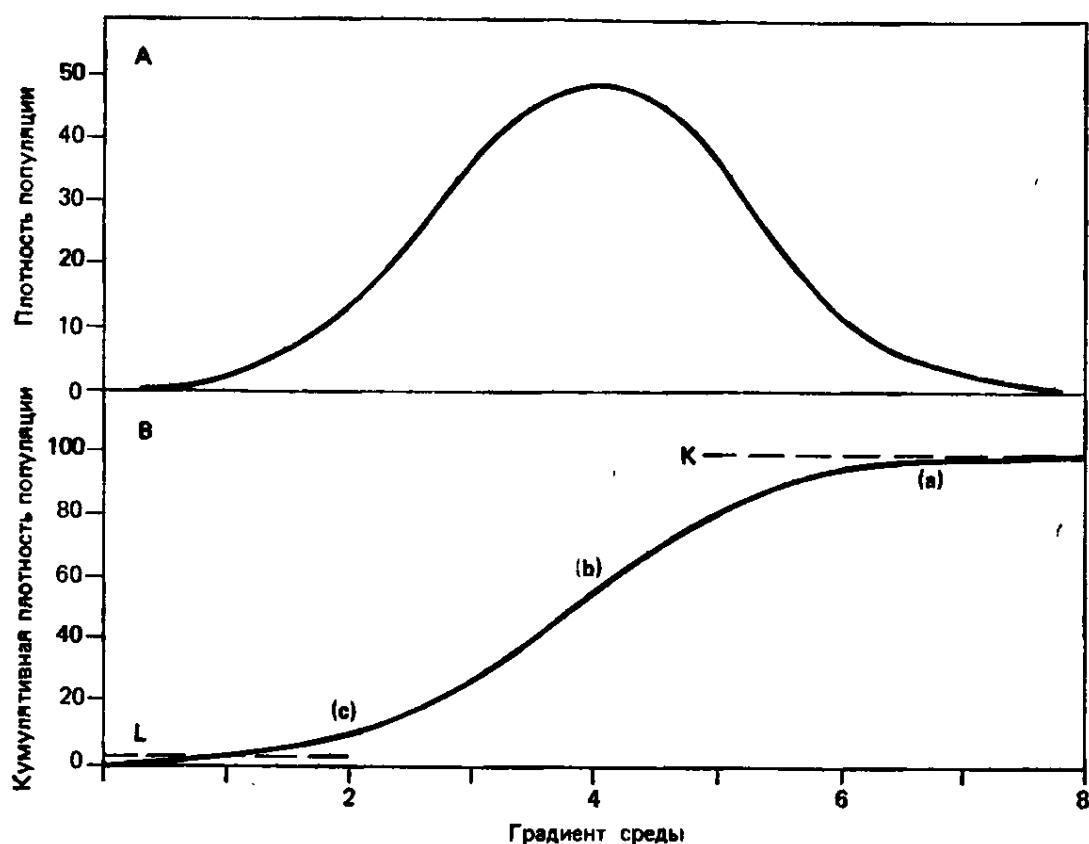


Рис. 11.2. Реакция популяции на изменение окружающей среды при нормальном распределении вдоль градиента условий среды

Нас интересует реакция популяции на единицу изменения среды в неблагоприятном направлении, которая влияет на распределение вида вдоль горизонтальной оси. В нашем примере изменение среды связаны с чередованием периодов более сухой или более влажной погоды, что определяет выживаемость популяции. Как только становится более влажно, популяция должна переходить в более нормальные сухие условия микросреды, где ее численность увеличивается, следуя по кривой вверх и вправо. При ухудшении

условий среды в интервале градиента $4 \div 2$ особи умирают, что приводит к быстрому уменьшению общей плотности популяции в средней части (в) сигмовидной кривой. Если условия среды еще больше ухудшаются в интервале $2 \div 0$, выживает только небольшая часть особей, смертность которых низка, поскольку они отлично приспособлены к перенесению крайне неблагоприятных условий. Эти особи защищают популяцию от исчезновения, они и обуславливают участок (с) на сигмовидной кривой. Однако ниже некоторого порога L популяция не может снижать свою численность – это *буферная емкость* данной популяции, которая при наступлении благоприятных условий сможет восстановить численность популяции. Переход популяции за порог L приведет к вымиранию популяции.

Реакция популяции на каждую единицу изменений в окружающей среде различна в разных частях кривой В. Средняя часть кривой (в) – крутая, в ее пределах единица изменения в условиях погоды приводит к относительно резкому скачку в плотности популяции. Наибольшая скорость изменения плотности популяции приходится на середину участка (в) ($V = K/2$).

Верхняя часть (а) кривой более плоская, и здесь аналогичная реакция вызывает меньшее изменение плотности. Нижняя часть (с) кривой является также более плоской, и реакция на единицу изменения среды выражается в незначительном изменении плотности. Реакция популяции замедляется около нижнего предела порога L , ниже которого вид должен погибнуть.

Из модели Р. Уиттекера следует два принципа. Первый: **принцип убывающего выигрыша**. При подходе к плотности насыщения (K) популяция до предела заполняет все места обитания и дальнейший рост её численности бесполезен. Этот принцип означает зависимое от плотности сокращение роста популяции при подходе к уровню K или при его превышении.

Второй: **принцип убывающих потерь**. Как только кривая численности идет вниз от своей средней части (в) в направлении к (с), каждая единица ухудшения качества среды сокращает популяцию на все меньшее число особей. Наблюдается уменьшение скорости угасания популяции при ухудшении условий среды или при подходе к порогу L .

Значения этих двух принципов не симметричны. Популяция, которая часто превышает уровень K при нарастании численности, является относительно нестабильной. Популяции, которая переходит порог L при уменьшении численности, является абсолютно нестабильной.

Поведение реальных популяций отличается от модели по ряду признаков: превышение K , отклонение от симметричного колоколообразного распределения, сдвиги популяции по градиенту, реакция одновременно на несколько переменных факторов среды, воздействие других видов и т.д.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Какие типы изменения численности характерны для природных популяций?
2. Какие виды относят к оппортунистическим? Приведите примеры.
3. В чем суть теории биоценотической регуляции численности популяций?
4. С каких позиций рассматривается проблема механизма динамики численности природных популяций?
5. Приведите примеры механизмов, обеспечивающих саморегуляцию численности в популяции при возрастании ее плотности?
6. Какие основные типы экологических стратегий выделяют применительно к животным?
7. Какие основные типы экологических стратегий выделяют у растений по Л.Г. Раменскому–Д. Грайму?
8. Дайте определение понятию «буферность популяции»?
9. Какие экологические принципы следуют из модели буферной популяции Р. Уиттекера?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки о общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Охарактеризуйте и приведите примеры зависимой и независимой от плотности регуляции численности популяций.
2. Обоснуйте принципиально разные стороны популяционной динамики: модификацию и регуляцию.
3. Дайте определение понятию «волны жизни» С.С. Четверикова.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. За счет каких факторов происходит регуляция численности видов с равновесным типом динамики популяций (слоны, киты, приматы)?
2. Обоснуйте преобладание r-стратегов в местообитаниях с «конкурентным вакуумом».
3. Объясните преобладание K-стратегов в насыщенной среде обитания.

12. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ И МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Учебные вопросы

12.1. Внутривидовая конкуренция и формы её проявления. Скученность популяции и явление самоизреживания. Влияние внутривидовой конкуренции на рост и развитие организмов.

12.2. Межпопуляционные взаимодействия. Межвидовая конкуренция (эксплуатационная и интерференционная, конкурентное подавление). Эволюционное значение конкуренции.

12.3. Модель межвидовой конкуренции А. Лотки – В. Вольтеры – Г. Гаузе и её экологическая интерпретация. Сосуществование конкурирующих видов.

12.4. Модель динамики популяций, конкурирующих за ресурсы среды (по Д.Тилману).

12.5. Хищничество, его экологическое и эволюционное значение. Информационные и термодинамические аспекты хищничества по Р. Маргалефу.

12.6. Динамика популяций «хищник – жертва» («ресурс – потребитель»). Математическая модель А. Лотки – В. Вольтерры, её графическое выражение и анализ. Самоограничение в модели. Выбор рациональной стратегии промысла.

12.7. Аменсализм и его формы: антибиоз и аллелопатия.

12.8. Симбиотический подход к системам организменного и популяционного уровней. Паразитизм и его типы. Паразитизм как форма симбиоза. Эволюционное значение паразитизма. Комменсализм: сотрапезничество, нахлебничество, квартиранство, носительство. Мутуализм и протокооперация как форма коэволюции видов.

Тематические конспекты ответов

12.1. Внутривидовая конкуренция и формы её проявления. Скученность популяции и явление самоизреживания. Влияние внутривидовой конкуренции на рост и развитие организмов

Взаимосвязи между организмами можно разделить на межвидовые и внутривидовые. **Внутривидовая конкуренция** – взаимодействие между особями одного вида, которое вызвано сходными потребностями в ограниченном ресурсе, и которое приводит к снижению выживаемости, скорости роста и (или) размножению конкурирующих особей. Непременным условием внутривидовой конкуренции является ограниченность ресурса, за который особи конкурируют. Конечным результатом внутривидовой конкуренции является уменьшение вклада в следующее поколение.

Характерной чертой внутривидовой конкуренции является разная конкурентоспособность особей. Внутривидовая конкуренция влияет на рождаемость и смертность, регулирует плотность популяции, поддерживая ее на постоянном уровне (предельной плотности насыщения). Внутривидовая конкуренция оказывает влияние и на размерную характеристику популяции.

Для каждой из конкурирующих сторон избегание взаимодействия всегда, когда есть такая возможность, выгодно. Конкуренция является мощным эволюционным фактором, приводящим к разделению ниши, к специализации видов и возникновению разнообразия. Сосуществование конкурирующих видов может быть объяснено следующими причинами:

1. Популяции разных видов ограничены разными ресурсами.
2. Хищник преимущественно выедает более сильного конкурента.
3. Конкурентное преимущество видов изменяется в зависимости от непостоянства внешних условий.
4. Популяции разных видов разделены в пространстве (времени).

Конкурентные взаимоотношения возникают обычно между организмами, претендующими на один и тот же ресурс (пространство, пища, свет, подверженность болезням и др.), они невыгодны обоим партнерам. Особенно сильна внутривидовая конкуренция, так как особи одного и того же вида максимально близки друг к другу.

12.2. Межпопуляционные взаимодействия. Межвидовая конкуренция (эксплуатационная и интерференционная, конкурентное подавление). Эволюционное значение конкуренции

Межвидовые отношения, формирующие «каркас» экосистемы, обычно классифицируются по «интересам», на базе которых организмы строят свои отношения:

1. Пищевые (трофические) связи формируют трофическую структуру экосистемы, помимо отношений, когда одни организмы служат пищей другим, сюда же можно отнести отношения между растениями и насекомыми-опылителями цветов, конкурентные отношения из-за похожей пищи и др.; это самый распространенный тип связей;

2. Топические связи (от греч. «топос» – место) основаны на особенностях местообитания (отношения между деревьями и гнездящимися на них птицами, живущими на них насекомыми, отношения между организмами и их паразитами);

3. Форические связи (от лат. «форас» – наружу) – отношения по распространению семян, плодов;

4. Фабрические связи (от лат. «фабрикате» – изготовление) – использование растений, пуха, шерсти для постройки гнезд, убежищ и т. п.

В зависимости от характера влияния популяций двух видов друг на друга воздействие теоретически можно выразить в виде следующих комбинаций символов:

$(0,0)$, $(-, -)$, $(+, +)$, $(+, 0)$, $(-, 0)$, $(+, -)$,

где «0» – отсутствие какого-либо воздействия;

«+» – положительное воздействие одного вида на другой;

«-» – отрицательное воздействие.

Выделяют следующие основные виды межпопуляционных взаимодействий в экосистемах:

- ✓ протокооперация и мутуализм $(+, +)$;
- ✓ комменсализм $(+, 0)$;
- ✓ хищничество и паразитизм $(+, -)$;
- ✓ конкуренция $(-, -)$;
- ✓ аменсализм $(-, 0)$;
- ✓ нейтрализм $(0, 0)$.

Симбиотические отношения взаимовыгодны для обоих партнеров. В симбиозе оба партнера оказываются взаимозависимыми. Степень этой взаимозависимости может быть самой разной: от протокооперации, когда каждый из партнеров вполне может существовать самостоятельно при разрушении симбиоза, до мутуализма, когда оба партнера настолько взаимозависимы, что удаление одного из партнеров приводит к неминуемой гибели их обоих. Примером протокооперации могут служить отношения крабов и актиний, которые прикрепляются к крабам, маскируя и защищая их своими стрекательными клетками. В то же время они используют крабов как транспортные средства и поглощают остатки их пищи. Случаи мутуализма чаще всего встречаются у организмов именно с разными потребностями. Очень часто, например, такие отношения возникают между автотрофами и гетеротрофами. При этом они как бы взаимодополняют друг друга. Ярким примером мутуализма является лишайник – это симбиотическая система гриба и водоросли, функциональная и морфологическая связь которых настолько тесна, что их можно рассматривать как особого рода организм, не похожий ни на один из слагающих его компонентов. Поэтому лишайники обычно классифицируют не как симбиозы двух видов, а как отдельные виды живых организмов. Водоросль поставляет грибу продукты фотосинтеза, а гриб, будучи редуцентом, поставляет для водоросли минеральные вещества и, кроме того, является субстратом, на котором она живет. Это позволяет существовать лишайникам в крайне суровых условиях.

Именно по пути укрепления симбиозов эволюционировали: многие исходные формы жизни, прежде чем они становились едиными живыми организмами. Например, микроорганизмы, населяющие пищевой тракт жвачных животных, вовсе не являются частью организма коровы. Но только они способны образовывать из клетчатки, съеденной коровой, жирные кислоты, которые корова может ассимилировать. Непосредственно клетчатку коровы переваривать не могут, и поэтому они погибнут от голода, если

стерилизовать их пищевой тракт, даже если кругом изобилие трав. Бактерии в свою очередь в пищевом тракте коровы обеспечиваются стабильной средой с постоянной температурой.

В процессе межвидовой конкуренции популяции разных видов, населяющих одну экосистему и имеющие близкие требования к среде, либо погибнут, либо изменят свой образ жизни, либо мигрируют из данной экосистемы. Таким путем обычно создаются новые виды. Иногда достаточно просто сменить время питания или найти новое местообитание. В любом случае острота конкуренции обязательно снимается, т. е. экосистема опять приходит в гармоничное состояние, характеризующееся минимумом конфликтов. Данное положение получило название принципа Гаузе. Если близкородственные виды живут в одном месте, то они, как правило, либо используют разные ресурсы, например, питаются в разных ярусах леса, либо активны в разное время. В любом случае их жизнедеятельность не должна пересекаться. Если межвидовая конкуренция выражена слабо, то вид под влиянием внутривидовой конкуренции будет стремиться к распространению на как можно большее пространство.

Конкуренция посредством прямого влияния или агрессивных столкновений обоих видов в добывании ресурса называется **интерференционной**. Косвенное подавляющее влияние, возникающее в результате уменьшения доступности общего ресурса – **эксплуатационная конкуренция** или эксплуатация. Оба термина предложены К. Парком (1954).

12.3. Модель межвидовой конкуренции А. Лотки – В. Вольтера – Г.Ф. Гаузе и её экологическая интерпретация. Сосуществование конкурирующих видов

Модель межвидовой конкуренции А. Лотки – В. Вольтерры (Lotka, 1925; Volterra, 1926) позволяет выявить факторы, которые определяют исход взаимодействия двух конкурирующих видов. Закон конкуренции А. Лотки – В. Вольтерры выведены из математических моделей, описывающих взаимодействие популяций. Изменение численности первой популяции (N_1) описывается уравнением:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \cdot \left(\frac{K_1 - N_1 - a_{1-2} \cdot N_2}{K_1} \right), \quad (31)$$

изменение численности второй конкурирующей популяции (N_2) описывается уравнением:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \cdot \left(\frac{K_2 - N_2 - a_{2-1} \cdot N_1}{K_2} \right), \quad (32)$$

где $N_{2,t}$ – численность популяций 1 и 2 в момент времени t ;
 r_1 – скорость экспоненциального роста популяции 1;

r_2 – скорость экспоненциального роста популяции 2;
 K_1 – емкость среды, максимально допустимая плотность популяции 1;
 K_2 – емкость среды, максимально допустимая плотность популяции 2;
 a_{1-2} ; a_{2-1} – коэффициенты конкуренции.

В рамках этой модели конкуренции результат определяется следующими соотношениями:

1-й вариант: $a_{1-2} < \frac{K_1}{K_2}$; $a_{2-1} > \frac{K_2}{K_1}$ – выживает только вид 1.

2-й вариант: $a_{1-2} > \frac{K_1}{K_2}$; $a_{2-1} < \frac{K_2}{K_1}$ – выживает только вид 2.

3-й вариант: $a_{1-2} > \frac{K_1}{K_2}$; $a_{2-1} > \frac{K_2}{K_1}$ – выживает, какой либо один вид в зависимости от их начальных плотностей.

4-й вариант: $a_{1-2} < \frac{K_1}{K_2}$; $a_{2-1} < \frac{K_2}{K_1}$ – выживают оба вида. Равновесие устойчивое (*рис. 12.1*).

Диаграммы иллюстрируют все возможные сочетания численности вида 1 и вида 2 (т.е. все возможные комбинации N_1 и N_2). Рис. 12.1 А и Б иллюстрирует те случаи, в которых сильный конкурент неизменно побеждает более слабого. Рис. 12.1. В, иллюстрирует ситуацию, когда для обоих видов межвидовая конкуренция выражена сильнее, чем внутривидовая (взаимный антагонизм). Исход борьбы в этом случае определяется начальной плотностью (численностью) конкурентов. Устойчивое сосуществование видов должно быть связано с условием:

$$a_{1-2} \cdot a_{2-1} < 1 \quad (33)$$

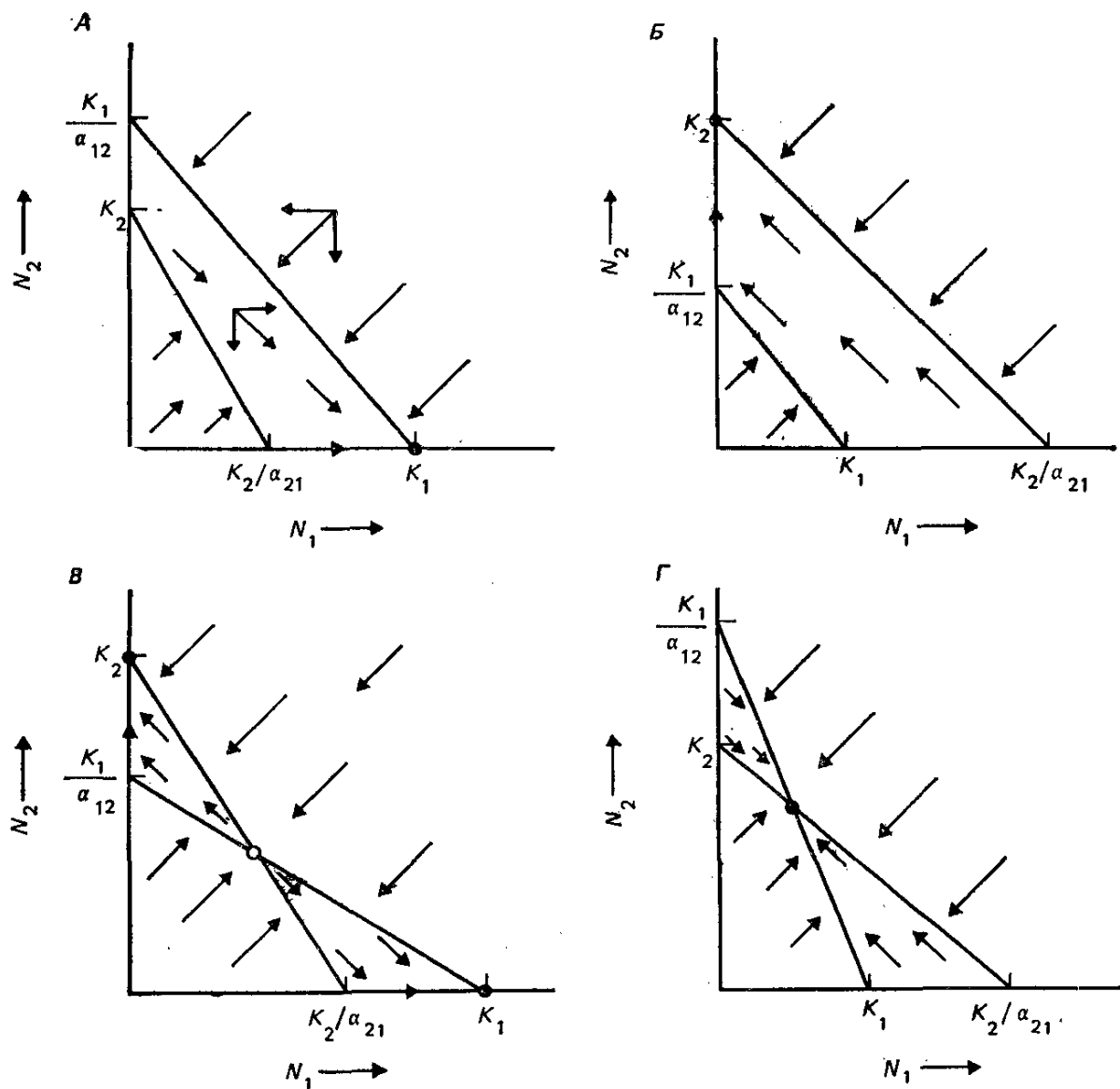


Рис. 12.1. Результаты конкуренции, полученные с помощью уравнений А. Лотки–В. Вольтерры для четырех возможных вариантов расположения изоклин для N_1 и N_2

12.4. Модель динамики популяций, конкурирующих за ресурсы среды (по Д. Тилману)

В основе модели лежит представление о пороговой концентрации ресурса (R^*) – той минимальной концентрации, при которой рождаемость точно уравнивается смертностью, а популяция находится в стационарном состоянии. При концентрации ниже пороговой данный вид длительно существовать не может, т.к. численность его сокращается ($b < d$). У разных видов, зависящих от одного ресурса, значение R^* могут не совпадать, но если ресурса много, то оба вида растут с максимальными скоростями и быстрее

наращивает свою численность тот вид, у которого удельная скорость роста (r) при данной концентрации ресурса больше. В результате конкуренции двух видов за один ресурс побеждает тот, для которого ниже пороговая концентрация ресурса.

Наши рассуждения основываются на предположении о стабильной концентрации ресурса. Однако на самом деле и ресурсы, и потребляющие их популяции находятся в постоянной динамике. Если представить, что потребители изъяты из среды, то в среде установятся более высокие концентрации ресурсов. Точку, соответствующую концентрациям ресурсов в отсутствии потребления Д. Тилман назвал – точкой снабжения (S). Из каждой точки изоклины можно провести вектор потребления (C), показывающий в каком направлении популяция стремится сдвинуть пороговую концентрацию и вектор снабжения (U), направленный к точке снабжения (S). Вектора могут быть направлены в строго противоположные стороны (под углом 180°) – в этом точке, соответствующая точка на изоклине будет называться точкой равновесия ресурсов. В случае пересечения изоклин двух видов, конкурирующих за два незаменимых ресурса, точка равновесия – это точка пересечения изоклин (рис. 12.2).

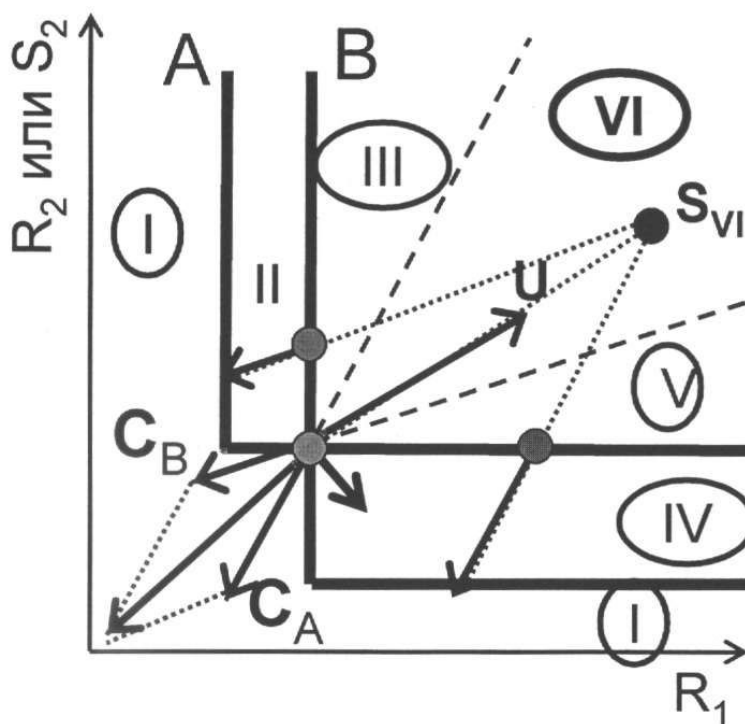


Рис. 12.2. Модель устойчивого сосуществования конкурентных видов (по Д. Тилману)
 C – вектор потребления, U – вектор снабжения, S – точка снабжения

Сосуществование видов в данной ситуации устойчиво, поскольку каждый из конкурирующих видов в большей степени потребляет тот ресурс, который сильнее ограничивает рост его популяции. Вид А потребляет больше ресурса R_2 , а вид В – R_1 . Рассмотрим возможные варианты расположения точки

снабжения и областей, ограниченных изоклинами и векторами графической модели:

I виды А и В не могут длительно существовать из-за низкой ресурсообеспеченности среды;

II существует вид А, но длительное существование вида В невозможно из-за низкой ресурсообеспеченности среды;

III вид А имеет конкурентное преимущество по сравнению с видом В;

IV существует вид В, но длительное существование вида А невозможно из-за низкой ресурсообеспеченности среды;

V вид В имеет конкурентное преимущество по сравнению с видом А;

VI оба вида сосуществуют.

При точно определенном количественном соотношении двух ресурсов число сосуществующих видов не превышает числа лимитирующих ресурсов. При очень низких концентрациях лимитирующих ресурсов даже весьма незначительной изменчивости их от одной точки пространства к другой достаточно, чтобы обеспечить возможность сосуществования сразу большого числа видов (во всяком случае, большего, чем число лимитирующих ресурсов). Из этого следует, что при обогащении среды ресурсами можно ожидать уменьшения видового разнообразия.

Такое сокращение количества видов и усиление численного преобладания немногих видов наблюдается, как в водной среде (при эвтрофировании), так и в наземной (обеднение видового состава лугов при длительном их удобрении).

Следствие из модели Д. Тилмана:

В бедной среде всего на двух ресурсах может сосуществовать много видов. При обогащении среды ресурсами количество существующих видов уменьшается.

12.5. Хищничество, его экологическое и эволюционное значение. Информационные и термодинамические аспекты хищничества по Р. Маргалефу

Основа эффектов отношений «хищник – жертва» заключается в том, что обе популяции оказывают взаимное влияние на динамику численности и биомассы. Идеальным результатом такого взаимодействия оказывается формирование периодических колебаний, причем изменения численности хищника отстают по фазе от популяции жертвы. В первую очередь это относится к специализированным хищникам, которые не могут переключиться на другие виды пищи при снижении численности основного кормового вида (или переключаются в малой степени, с опозданием). В природных условиях такие циклические колебания обнаруживаются в обедненных видами сообществах: в тундрах и полярных пустынях, лесах с доминированием одного вида деревьев, культурных садах и т. п. Циклические изменения численности

выявлены, например, у леммингов и их основных потребителей – песцов, листогрызущих насекомых и их паразитов, вредителей яблонь – паутинных клещиков и питающихся ими хищных клещей. Более детальные исследования показывают, что циклические колебания численности жертв чаще связаны с проявлением внутривидовых механизмов гомеостаза, но и взаимоотношения с хищниками вносят свой вклад в размах этих колебаний.

Общее число жертв, которых может уничтожить один хищник, сначала растет почти пропорционально росту численности потребляемого вида. Это так называемая *функциональная реакция хищников на жертвы*. Она имеет предел, обусловленный физиологическими возможностями потребителя. После полного насыщения хищники обычно слабо реагируют на жертву. Новые возможности влиять на популяции жертв возникают при росте численности хищников за счет успешного размножения на хорошей кормовой базе. Это явление получило название *численной реакции хищников на рост численности жертв*. Количественная реакция хищников всегда запаздывает по сравнению с ходом размножения жертвы, так как является ответом на изменение кормовой базы.

Хищничество и паразитизм играют важную роль в жизни экосистем, регулируя плотность соответствующих популяций, сдерживая катастрофические всплески из численности, одновременно не подавляя их полностью. Обычно в системе отношений хищник-жертва со временем устанавливаются постоянные незатухающие колебания численности хищников и жертв (*рис. 12.3, 12.4*). Отсутствие хищника для какой-либо популяции может вызвать «взрыв» численности популяции «жертв», который подрывает кормовую базу данной популяции и вызывает к жизни какие-то иные механизмы корректировки численности, чаще всего в виде болезней или таких поведенческих механизмов, которые связаны с пренебрежением к жизни каждой отдельной особи. Наиболее разрушительные последствия возникают лишь там, где контакт жертв и хищников установлен сравнительно недавно. Рано или поздно эти отношения стабилизируются, но иногда экосистема вынуждена полностью перестроиться. Например, заболевание американского каштана, который ранее был важным компонентом лесов на востоке Северной Америки, паразитическим грибом, случайно интродуцированным из Китая, привело к гибели все крупные деревья, в силу чего каштан утратил свое доминирующее положение в этих лесах.

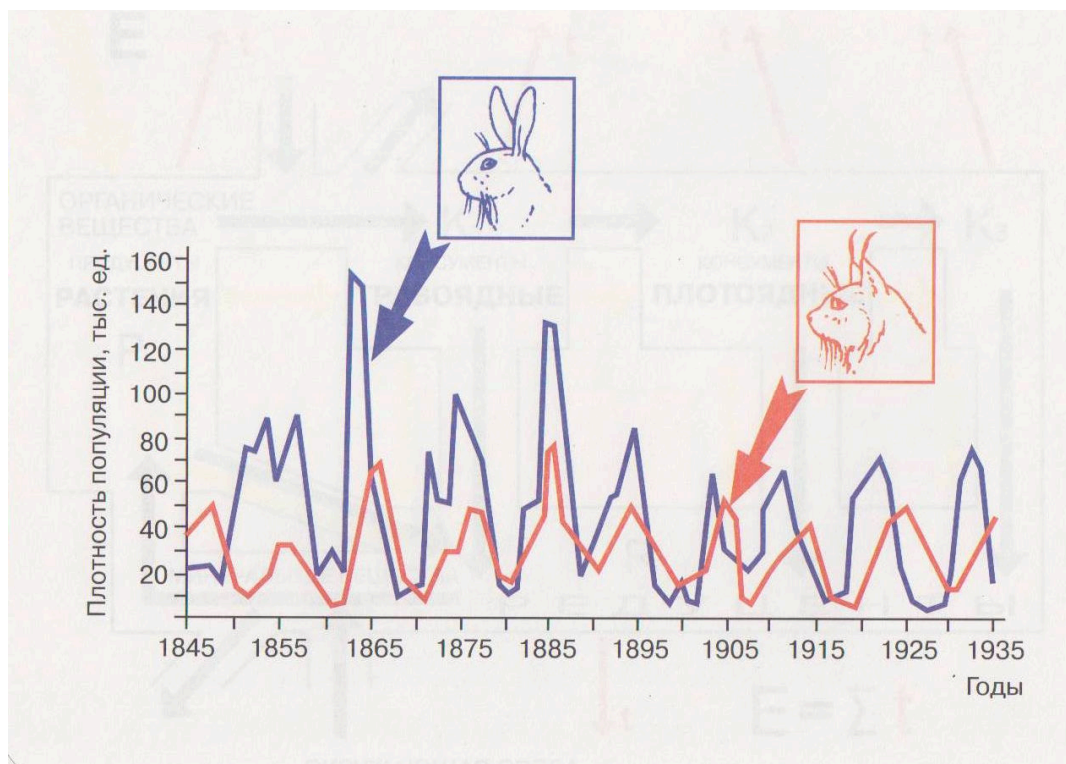


Рис. 12.3. Соотношение численности популяции рыси канадской (красная кривая) и популяции зайца (синяя кривая), основанные на трофических взаимодействиях, когда одна популяция является пищей для другой (по Квасничковой, Калиной, 2001)

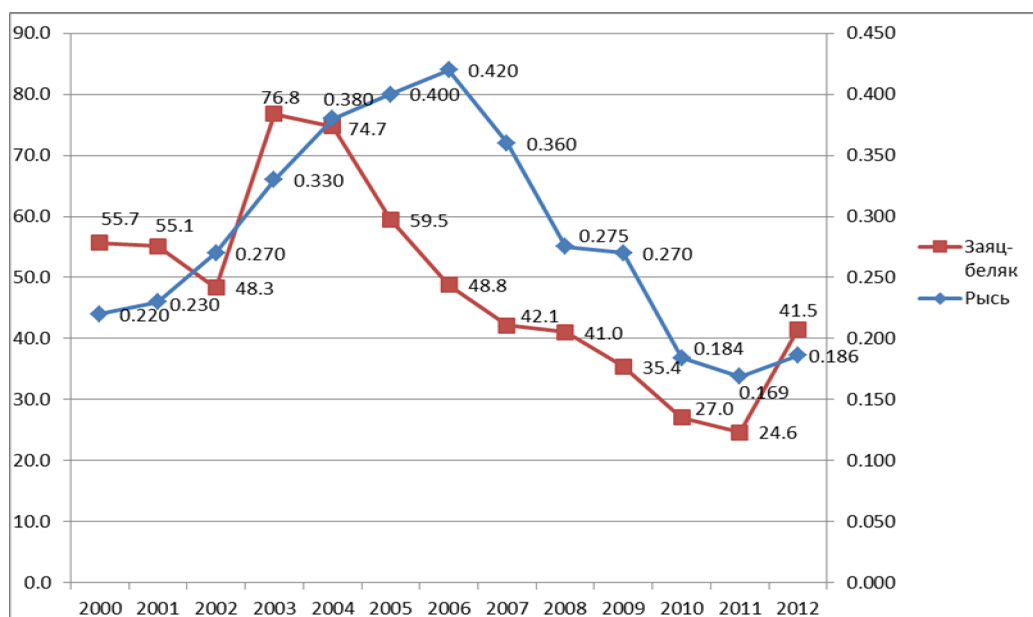


Рис. 12.4. Циклические колебания численности рыси и зайца-беляка на территории Нижегородской области в 2000-2012 годах (по Докладу «Состояние окружающей среды и природных ресурсов Нижегородской области в 2012 году»); Результаты проведенных учетов численности охотничьих животных в 2016 году показали: численность рыси составляет 53,4 тыс. особей; зайца-беляка – 0.213 млн. особей

URL: <http://mineco-nn.ru/doklad-sostoyanie-okruzhayushhej-sredy-i-prirodnikh-resursov-nizhegorodskoj-oblasti-v-2016-godu/>

В ходе эволюции отношения «хищник – жертва», а особенно «паразит – хозяин», часто перерастают в мутуалистические отношения, которые энергетически наиболее выгодны по сравнению с хищничеством. В природе подобные случаи нередки, например, отношения муравьев и тли.

Информационные и термодинамические аспекты хищничества по Р. Маргалефу. Как правило, хищник крупнее жертвы, а обмен веществ у него протекает медленнее. Размеры и большая продолжительность жизни делают хищника более надежным носителем информации, чем жертву. Теория поиска пищи изучает движение, ориентацию, время и энергию, затрачиваемые на ловлю и съедание жертвы. Эта теория пытается объяснить эволюцию морфологических и поведенческих характеристик хищника. Жертва, как правило, имеет широкое поле зрения, обладает латерально посаженными глазами, которые во время бодрствования охватывают обширные пространства. Хищнику же имеет фронтально расположенные глаза, способные фокусироваться, фиксировать объект и следить за ним. Хищник может сосредоточить свое внимание, на отслеживании движения на фоне мало интересных для него образов – «выделять сигнал из шума». Для отдельной жертвы число контактов с хищником ограничено, поскольку контакты, удачные для хищника, означают гибель жертвы. Статистическое распределение таких контактов характерно для редких событий (распределение Пуассона). Для хищника события более повторяемы, и их распределение ближе к нормальному (распределение Гаусса). Давление отбора ведет к тому, что жертва приобретает черты или свойства, эффективность которых проявляется немедленно (токсичность, реакции избегания). А хищник приобретает так называемую «способность к обучению», позволяющую ему действовать в широких пространственно-временных рамках. Асимметричность взаимодействия в системе «хищник-жертва» проявляется в том, что только через жертву проходит вся энергия. Напротив, увеличение информации (организация и разнообразие) более интенсивное со стороны хищника. «Лиса бежит за своим ужином, а кролик – за своей жизнью» (Довкинс).

12.6. Динамика популяций «хищник – жертва» («ресурс – потребитель»). Математическая модель А. Лотки – В. Вольтерры, её графическое выражение и анализ. Самоограничение в модели. Выбор рациональной стратегии промысла

Взаимодействия хищник – жертва можно математически описать при помощи двух уравнений А. Лотки – В. Вольтерры. Еще в 1920-х гг. А. Лотка (Lotka, 1925), а несколько позднее независимо от него В. Вольтерра (1976) предложили математические модели, описывающие сопряженные колебания численности популяций хищника и жертвы. Рассмотрим самый простой вариант модели А. Лотки – В. Вольтерры (Гиляров, 1990). Если предположить,

что популяция жертв в отсутствие хищника растет экспоненциально, а пресс хищников тормозит этот рост, причем смертность жертв пропорциональна частоте встреч хищника и жертвы (или иначе, пропорциональна произведению плотностей их популяций), то мгновенная скорость изменения численности популяции жертв dN_1/dt может быть выражена уравнением:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - p_1 N_1 N_2 \quad (34)$$

где N_1 – плотность жертвы;

N_2 – плотность хищника;

r_1 – скорость популяционного роста жертвы в отсутствие хищника;

p_1 – константа, связывающая смертность жертв с плотностью хищника.

Мгновенная скорость роста популяции хищника в этой модели принимается равной разности рождаемости (которая в свою очередь зависит от интенсивности потребления хищником жертв) и постоянной смертности:

$$\frac{dN_2}{dt} = p_2 N_1 N_2 - m_2 N_2 \quad (35)$$

где N_1 – плотность жертвы;

N_2 – плотность хищника;

p_2 – константа, связывающая рождаемость в популяции хищника с плотностью жертв;

m_2 – удельная смертность хищника (принимаемая постоянной).

Согласно приведенным уравнениям, каждая из взаимодействующих популяций в своем увеличении ограничена только другой популяцией, т. е. рост числа жертв лимитируется прессом хищников, а рост числа хищников – недостаточным количеством жертв. Никакого самоограничения популяций не предполагается. Считается, например, что пищи для жертвы всегда достаточно. Также не предполагается и выхода из-под контроля хищника популяции жертв, хотя на самом деле такое бывает достаточно часто. Следовательно, решить систему уравнений можно, приравняв dN/dt к нулю:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - p_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = p_2 N_1 N_2 - m_2 N_2 \end{cases} = 0 \quad (36)$$

Решая первое уравнение, получаем выражение, показывающее, что популяция жертвы достигает равновесной плотности, когда плотность хищника равна:

$$N_2 = \frac{r_1}{p_1} \quad (37)$$

Аналогично решая второе уравнение, получим, что популяция хищника находится в равновесии при плотности жертвы, равной:

$$N_1 = \frac{m_2}{p_2} \quad (38)$$

Решение системы этих уравнений позволяет сформулировать условия поддержания постоянной (равновесной) численности каждого из видов. Популяция жертв сохраняет постоянную численность, если плотность хищника равна r_1/p_1 , а для того чтобы постоянство сохраняла популяция хищника, плотность жертв должна быть равна m_2/p_2 . Если на графике отложить по оси абсцисс плотность жертв N_1 , а по оси ординат — плотность хищника N_2 , то изоклины, показывающие условие постоянства хищника и жертвы, будут представлять собой две прямые, перпендикулярные друг другу и координатным осям (*рис. 12.5*).

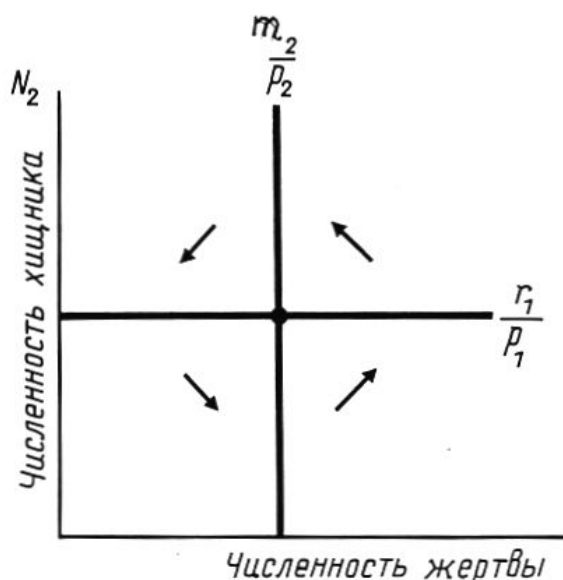


Рис. 12.5. Изоклины численности популяций хищника (m_2/p_2) и жертвы (r_1/p_1)

Предполагается, что при значениях плотности жертв ниже определенной (равной m_2/p_2) плотность хищника всегда будет уменьшаться, а при значениях выше — всегда увеличиваться. Соответственно и плотность жертвы возрастает, если плотность хищника ниже значения, равного r_1/p_1 и уменьшается, если она выше этого значения. Точка пересечения изоклин соответствует условию постоянства численности хищника и жертвы, а другие точки на плоскости этого графика совершают движение по замкнутым траекториям, отражая, таким образом, регулярные колебания численности хищника и жертвы (*рис. 12.6*). Размах колебаний определяется начальным соотношением плотностей хищника и жертвы. Чем ближе оно к точке пересечения изоклин, тем меньше окружность, описываемая векторами, и соответственно меньше амплитуда колебаний.

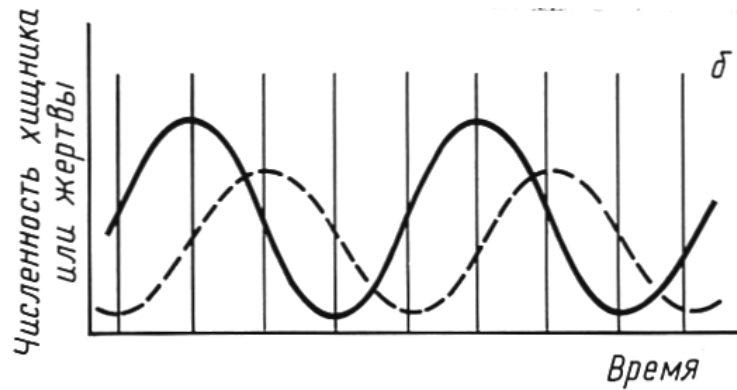


Рис. 12.6. Взаимная регуляция численности в системе «хищник–монофаг–жертва»

Несмотря на всю условность модели А. Лотки – В. Вольтерры, она заслуживает внимания уже хотя бы потому, что показывает, как даже такая идеализированная система взаимодействия двух популяций может порождать достаточно сложную динамику их численности.

Модификация модели «хищник – жертва», предложенная Р. Макартуром и М. Розенцвейгом, заключается в учете лимитирования пищевыми ресурсами (внутривидовой конкуренции) популяции жертвы. Тогда изоклины примут следующий вид (*рис. 12.7, рис. 12.8*).

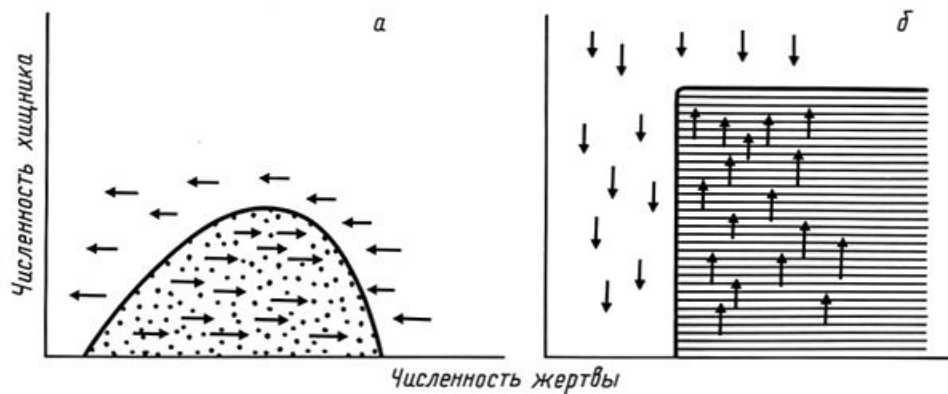


Рис. 12.7. Изоклины численности популяции жертвы (а) и хищника (б) в динамической модели, предложенной М. Розенцвейгом и Р. Макартуром (1963)

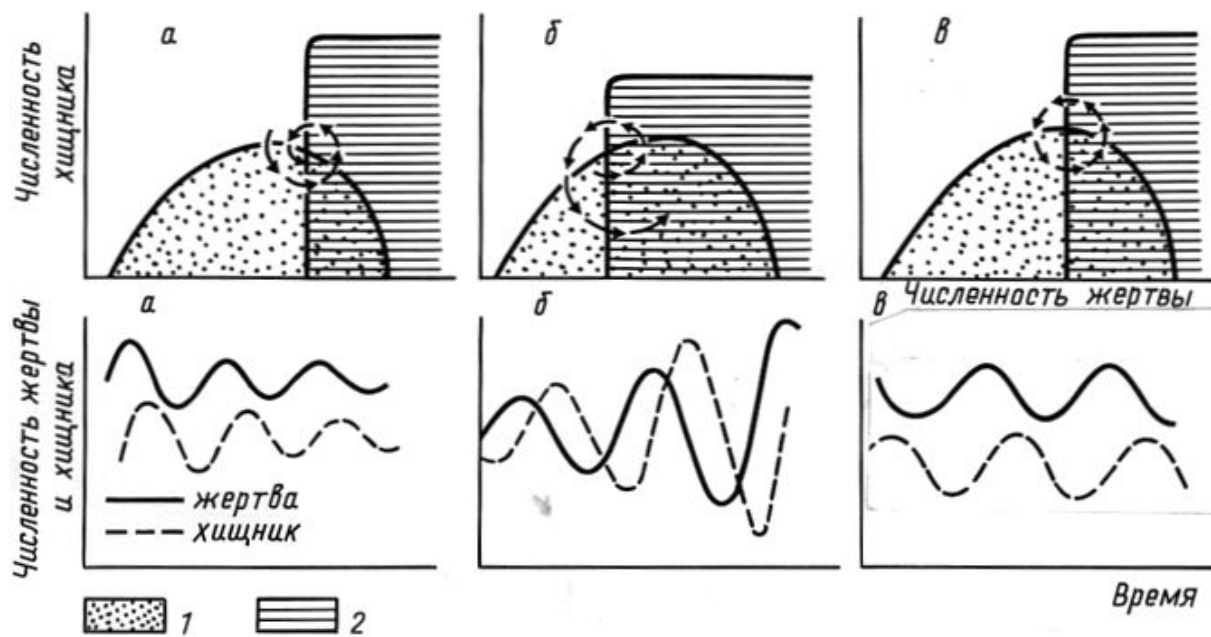


Рис. 12.8. Модель динамики численности «хищник-жертва», предложенная М. Розенцвейгом и Р. Макартуром (1963)

Затухающие колебания (**рис. 12.8,а**) соответствуют ситуации рационального промысла, когда хищник (неспециализированный) ощутимо воздействует на популяцию жертвы в области её высокой (близкой к предельной) плотности.

Колебания возрастающей амплитуды (**рис. 12.8,б**) соответствуют ситуации нерационального промысла и возникают, когда хищник способен быстро увеличить свою плотность даже при невысокой численности жертв (специализированный и высокоэффективный хищник), вызывая вымирание популяции жертвы.

Колебания постоянной амплитуды (**рис. 12.8,в**) возникают при полностью сбалансированном потреблении хищником жертвы в условиях её оптимальной плотности.

В опытах Г.Ф. Гаузе в 30-х гг. 20 в. с культурами простейших было обнаружено, что усиленное размножение хищной инфузории *Didinium nasutum* закономерно следует за размножением ее жертвы – *Paramecium caudate*. Когда хищник достигал высокой численности, он полностью уничтожал парameций, после чего наступала его гибель (**рис. 12.9**). Однако, когда в пробирки помещали песчинки, под которыми часть жертв могла найти убежища от хищника, после гибели *Didinium* наступало новое массовое размножение парameций. В другой серии опытов, когда культивировали разные виды парameций, а в качестве их пищи – дрожжевые клетки, было получено несколько закономерных циклов колебаний численности хищника и жертвы (**рис. 12.10**). Увеличение численности жертв происходит до тех пор, пока темп их выедания нарастающим количеством хищников не превысит скорости размножения. После этого дальнейшая деятельность хищников подрывает

кормовую базу, что ведет к снижению их собственной численности. Это позволяет немногим выжившим жертвам вновь размножиться и, создать кормовую базу для хищников. Если последние еще присутствуют в системе, то новое увеличение количества жертв способствует подъему численности хищников и цикл повторяется снова.

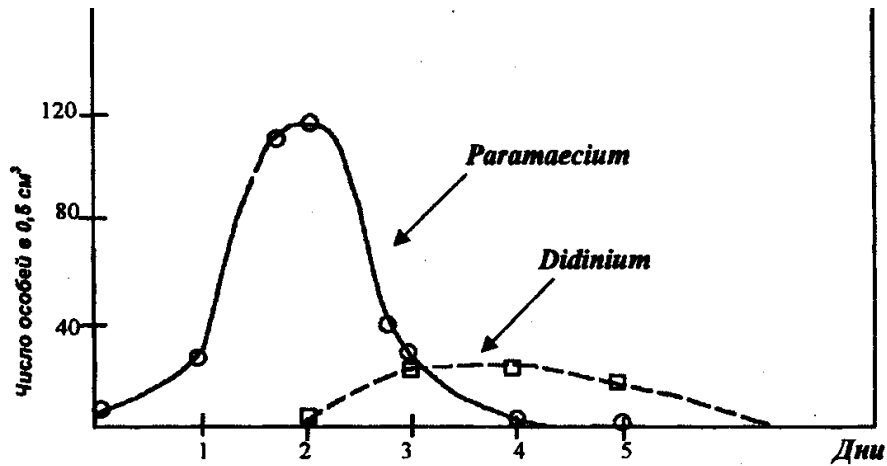


Рис. 12.9. Процесс элементарного взаимодействия между *Didinium nasutum* и *Paramecium caudatum* (Кузнецова, 2000)

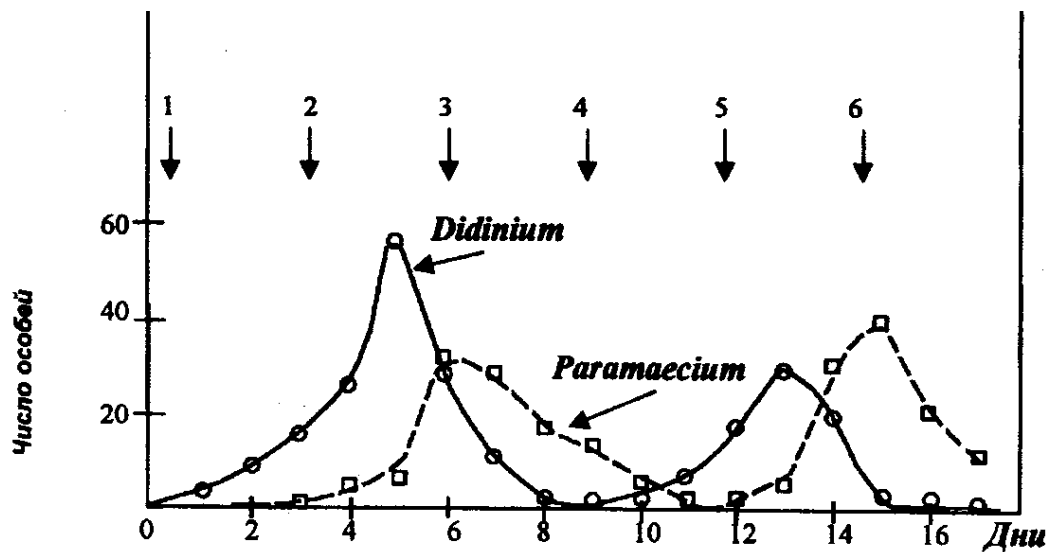


Рис. 12.10. Взаимодействие между *Didinium nasutum* и *Paramecium caudatum* в микрокосме с одновременной иммиграцией хищника и жертвы через равные промежутки времени (Кузнецова, 2000)

12.7. Аменсализм и его формы: антибиоз и аллелопатия

Аменсализм (от лат. «mensa» – трапеза) – тип межвидовых взаимоотношений, при котором один вид, именуемый аменсалом, испытывает угнетение роста и развития, а второй, именуемый ингибитором, угнетению не подвержен. Аменсализм можно рассматривать как одностороннее конкурентное подавление.

Аменсализм широко распространен во взаимоотношениях видов растений и ингибирующим фактором является либо отрицательное средообразование (одностороннее или, реже, взаимное), либо выделение ингибитором в окружающую среду каких-либо прижизненных выделений, отрицательно воздействующих на растение–аменсал (аллелопатия).

Примером одностороннего отрицательного средообразования может служить влияние деревьев–доминантов на виды мохового и травяного ярусов. Под пологом деревьев уменьшается освещённость, повышается влажность воздуха. При разложении опада деревьев почвы обедняются, поскольку при этом образуются кислоты, способствующие вымыванию элементов минерального питания вглубь почвенного слоя. Этот процесс особенно активен в таежном еловом лесу, так как ель – сильный средообразующий вид. Выносливые виды, участвующие в напочвенном покрове, компенсируют пагубность этого влияния и обеспечивают экологическое равновесие в таком лесу. При этом деревья (ингибиторы) не вступают в конкурентные отношения с видами напочвенного покрова (аменсалами), так как конкуренция подразумевает соревнование между видами при использовании определённого ресурса среды.

Пример взаимного отрицательного средообразования – отношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте. Между сфагновыми мхами, неограниченно растущими вверх, и сосудистыми растениями – вересковыми (багульник, болотный мирт, андромеда, клюква), сосной и некоторыми осоками – складываются отношения взаимного аменсализма без конкуренции. Сфагновые мхи довольно быстро растут, повышают уровень поверхности болота и постепенно погребают в своей толще многолетние живые органы цветковых растений, выступая как ингибиторы. Это приводит к угнетению цветковых растений, которые вынуждены перемещать свои корневища и корни как вверх, так и к участкам болота, где поверхность нарастает не столь быстро. В свою очередь цветковые растения затемняют мхи опадом листьев, что приводит к замедлению их роста. Таким образом, между сфагновыми мхами и цветковыми растениями устанавливается равновесие «умеренного взаимного угнетения» без возникновения конкурентных отношений.

Антибиоз (от греч. ἀντι- – против, βίος – жизнь) – антагонистические отношения видов, когда один организм ограничивает возможности другого, например, из-за интоксикации (антибиотиками, фитонцидами) среды обитания других организмов. Случай, когда негативное воздействие направлено лишь в

одну сторону называется аменсализм, обоюдное негативное влияние организмов описывается термином конкуренция. Термин введён микробиологом З. Ваксмэном (1942).

Аллелопатия (от греч. *allelon* – взаимно и *pathos* – страдание) – свойство одних организмов (микроорганизмов, грибов, растений, животных) выделять химические соединения, которые тормозят или подавляют развитие других. Также иногда под аллелопатией понимают как отрицательные, так и положительные взаимодействия между растениями в фитоценозах.

Различают четыре группы веществ, ответственных за аллелопатию:

- антибиотики – выделяются микроорганизмами, служат для подавления жизнедеятельности других микроорганизмов;
- марамины – выделяются микроорганизмами, служат для подавления жизнедеятельности высших растений;
- фитонциды – выделяются высшими растениями, служат для подавления жизнедеятельности микроорганизмов;
- колины – выделяются высшими растениями, служат для подавления жизнедеятельности других высших растений.

Аллелопатию можно рассматривать как форму экологической конкуренции между организмами в биоценозах.

В практическом плане изучение аллелопатии имеет важное сельскохозяйственное значение. Её проявление приводит к почвоутомлению, но может иметь и положительное значение для защиты от насекомых-вредителей, сорняков, плесневых грибов и паразитов.

12.8. Симбиотический подход к системам организменного и популяционного уровней. Паразитизм и его типы. Паразитизм как форма симбиоза. Эволюционное значение паразитизма. Комменсализм: сотрапезничество, нахлебничество, квартирантство, носительство. Мутуализм и протокооперация как форма коэволюции видов

Появившиеся в последнее время данные и концепции о роли симбиогенеза в организации, функционировании и эволюции биосистем организменного и надорганизменного уровней позволяют говорить о формировании симбиотического подхода к решению теоретических и прикладных вопросов биологии. В частности, согласно концепции А.Б. Савинова (2011, 2012), единицей организменного уровня является не особь (индивидуум), а *аутоценоз*, т.е. самоуправляемая система хозяин – симбионты. Тогда популяционному уровню соответствует система аутоценозов – *демоценоз*, а видовому уровню – система демоценозов, т.е. *специоценоз*. В соответствии с этим в демоценозе происходит естественный отбор аутоценозов, а не отдельных особей, и звеньями трофических цепей и сетей реально являются ауто– и демоценозы, но не «особи» и «популяции». Однако симбиотический подход не исключает популяционной

парадигмы и будет развиваться параллельно с ней, постепенно превращаясь, очевидно, в новую парадигму – симбиотическую.

Паразитизм – отношение между организмами, когда вид-паразит использует особей другого вида-хозяина в качестве среды обитания (среда II порядка), посредника своих взаимоотношений с окружающей средой (среда I порядка) и источника пищи с нанесением им вреда, но без умерщвления. Все взаимодействия с внешней средой берет на себя организм-хозяина, поэтому для паразитов характерно упрощение или даже отсутствие систем адаптации к действию внешних факторов среды. Различают облигатных паразитов (не способных жить и/или размножаться вне хозяина, например, вирусы или гельминты) и факультативных (некоторые стадии своего развития способны осуществлять самостоятельно, без хозяина). Паразитизм по существу является ослабленной формой хищничества, так как хозяин погибает не сразу, а некоторое время используется паразитом. Паразитизм подчиняется следующим закономерностям:

1. Принимает участие в регуляции численности хозяина. Определяет направление микроэволюции популяции хозяина.

2. Географическое распространение паразитов связано с распространением их хозяев. Ареалы паразитов и их хозяев, как правило, совпадают, но иногда паразиты могут встречаться только в узкой части ареала и тогда играют роль биоиндикаторов.

Эволюция паразитов – эволюция симбионтов. Существенное преимущества паразит получает не за счет совершенствования своего организма, а в результате воздействия на различные стороны жизнедеятельности хозяина. Преимущества паразитов заключаются в возможности более экономного расхода энергии на адаптивные процессы, не связанные с прямой функцией поддержания жизни.

Формы паразитизма:

✓ Эктопаразитизм – паразит обитает на хозяине и связан с его покровами (клещи, блохи, вши и др.).

✓ Эндопаразитизм – паразит живет внутри тела хозяина (паразитические черви и простейшие).

По продолжительности связи с хозяином различают постоянных и временных паразитов. Существует и форма периодического паразитизма, когда паразитирует определенная стадия развития вида.

В масштабах биоценоза паразитарные связи объединяют виды и формируют паразитарные системы и паразитоценозы. Паразитарные системы – включают паразитов, набор хозяев, возбудителей болезней, которые паразиты могут передавать.

Паразитоценоз – комплекс видов, поражающих одного общего хозяина.

Комменсализм является наиболее простым типом односторонне положительных взаимодействий, являющихся, по-видимому, первым шагом к мутуализму. Отношения комменсализма (от франц. «комменсал» –

сотрапезник) положительны для одного партнера и безразличны для другого. Частными случаями комменсализма являются:

- ✓ Сотрапезничество (нахлебничество) – потребление разных частей или веществ одной и той же пищи или последовательная переработка пищевого ресурса (взаимоотношения консументов–детритофагов и редуцентов–сапрофитов; копрофагов и сапрофитных бактерий; паразитических и сапрофитных дереворазрушающих грибов).

- ✓ Нахлебничество – один организм питается остатками добычи другого (взаимоотношения льва и гиен; льва, грифов и сипа);

- ✓ Квартирантство (сожительство) – одни организмы используют другие как убежища или место обитания (рыба горчак откладывает икру в мантию двустворчатого моллюска, не принося ему вреда, многие насекомые обитают в гнездах птиц и норах грызунов);

- ✓ Носительство (форезия) – одни организмы используют другие как убежища транспортные средства для распространения (акула и рыба–прилипала, кит и усоногие рачки, млекопитающие и зоохорные растения).

Мутуализм – симбиотические отношения, взаимовыгодные для обоих партнеров. В симбиозе оба партнера оказываются взаимозависимыми. Степень этой взаимозависимости может быть самой разной: от протокооперации, когда каждый из партнеров вполне может существовать самостоятельно при разрушении симбиоза, до мутуализма, когда оба партнера настолько взаимозависимы, что удаление одного из партнеров приводит к неминуемой гибели их обоих. Примером протокооперации могут служить отношения крабов и актиний, которые прикрепляются к крабам, маскируя и защищая их своими стрекательными клетками. В то же время они используют крабов как транспортные средства и поглощают остатки их пищи. Случаи мутуализма чаще всего встречаются у организмов именно с разными потребностями. Очень часто, например, такие отношения возникают между автотрофами и гетеротрофами. При этом они как бы взаимно дополняют друг друга. Ярким примером мутуализма является лишайник – это симбиотическая система гриба и водоросли, функциональная и морфологическая связь которых настолько тесна, что их можно рассматривать как особого рода организм, компоненты которого не похожи ни на один из свободно живущих организмов. Поэтому лишайник обычно классифицируют не как симбиотическую ассоциацию двух видов, а как отдельный вид организма. Водоросль предоставляет грибу продукты фотосинтеза, а гриб, будучи редуцентом, предоставляет для водоросли минеральные вещества и, кроме того, является субстратом, на котором она живет. Это позволяет существовать лишайникам в крайне суровых условиях.

Именно по пути укрепления симбиозов эволюционировали: многие исходные формы жизни, прежде чем они становились едиными живыми организмами. Например, микроорганизмы, населяющие пищевой тракт жвачных животных, вовсе не являются частью организма коровы. Но только они способны образовывать из клетчатки, съеденной коровой, олигосахариды,

которые корова может ассимилировать. Бактерии в пищевом тракте коровы обеспечиваются стабильной средой с постоянной температурой.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Какие выделяют формы внутривидовой и межвидовой конкуренции?
2. Как влияет внутривидовая конкуренция на рост и развитие организмов?
3. Какие связи в большей степени определяют структуру сообщества?
4. Охарактеризуйте важнейшие виды связей в сообществе.
5. На чем основана модель динамики популяций, конкурирующих за ресурсы (по Д. Тилману)?
6. Какие основные следствия имеет модель динамики популяций, конкурирующих за ресурсы (по Д. Тилману)?
7. Какие ограничения имеет математическая модель «хищник–жертва» А. Лотки–В. Вольтерры?
8. Какие формы аменсализма существуют в природных сообществах?
9. Какое эволюционное значение имеет паразитизм?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Охарактеризуйте условия и причины, за счет которых возможно сосуществование конкурирующих видов в сообществе.
2. Обоснуйте эволюционное значение конкуренции.
3. Обоснуйте экологическое и эволюционное значение хищничества.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Обоснуйте, принципы симбиотического подхода к системам организменного и популяционного уровней.
2. Охарактеризуйте паразитизм – наиболее распространенный вид межвидовых взаимоотношений в экосистемах.
3. Приведите примеры и обоснуйте взаимовыгодность мутуалистических отношений для обоих партнеров.

13. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

Учебные вопросы

13.1. Концепции экологической ниши Дж. Гриннелла, Ч. Элтона, Дж. Хатчинсона. Распределение видов вдоль градиентов условий среды. Модель многомерной экологической ниши Дж. Хатчинсона и её допущения. Фундаментальная и реализованная ниша.

13.2. Количественные характеристики экологической ниши: ширина, мерность, степень перекрывания экологических ниш.

13.3. Эксперименты Г.Ф. Гаузе по изучению конкуренции экологически близких видов. Принцип конкурентного исключения и условия его реализации.

13.4. Концепция нейтрализма Ст. Хаббелла.

13.5. Явление экологической диверсификации видов: смещение признаков. Аллопатрическое и симпатрическое видообразование. Влияние внутривидовой и межвидовой конкуренции на ширину экологических ниш.

Тематические конспекты ответов

13.1. Концепции экологической ниши Дж. Гриннелла, Ч. Элтона, Дж. Хатчинсона. Распределение видов вдоль градиентов условий среды. Модель многомерной экологической ниши Дж. Хатчинсона и её допущения. Фундаментальная и реализованная ниша

Экологическая ниша – обобщённая характеристика экологии вида, включающая условия его местообитаний (экологический ареал), функциональную роль в биоценозе (совокупность взаимосвязей с другими видами), комплекс приспособлений к абиотическим условиям среды (экобиоморфа) и средообразующую деятельность. Экологическая ниша – свойство вида, а не местообитания. Виды образуют экологическую нишу, а не встраиваются в неё. Экосистема предоставляет виду экологические лицензии (пространственные местообитания и пищевые ресурсы) для существования.

Термин «экологическая ниша» был введен Дж. Гриннеллом (1917) как определение экологического ареала вида («адреса вида» в природе) с комплексом приспособлений его к условиям среды.

Ч. Элтон (1927) определил нишу как функциональное место вида в трофической пирамиде биогеоценоза, совокупности его пищевых взаимосвязей с другими видами, а также средообразующую деятельность.

«*Экологическая ниша* – это профессия вида в природе» (Ю. Одум, 1975).

Дж. Хатчинсон (1957) дал количественное определение ниши как многомерной области гиперпространства, ограниченной пределами диапазонов нормальной жизнедеятельности вида по отношению к градиентам экологических факторов (условий и ресурсов среды). Хатчинсон ввёл два

важных понятия: фундаментальная и реализованная экологические ниши. Первое предполагает весь объем гиперпространства ниши, занимаемый видом при высокой плотности популяции в отсутствии биотических ограничивающих факторов при оптимальных условиях среды. Второе – фактическая область обитания вида внутри пространства фундаментальной ниши; её объём и положение меняется в зависимости от комбинации биотических ограничивающих факторов. В природных сообществах происходит частичное перекрывание фундаментальных ниш, т. е. на каждый ресурс претендует несколько видов. Перекрывание ниш по нескольким видам ресурсов приводит к диффузной (множественной) конкуренции и, как следствие, сильному сокращению объема реализованной ниши.

Моделью экологической ниши является часть многомерного пространства экологических факторов. Рассмотрим гипотетический вид, существование которого зависит от температуры (T), давления (P) и влажности (V) Моделью экологической ниши в трехмерном пространстве согласно Д. Хатчинсону (1957) является параллелепипед (рис. 13.1.)

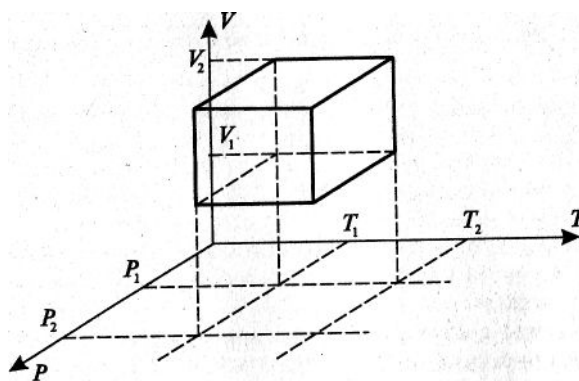


Рис. 13.1. Модель экологической ниши (Hutchinson, 1957)

В модели Хатчинсона принимаются следующие допущения:

- независимый характер воздействия на вид экологических факторов;
- пороговый характер реакции вида на градиент фактора;
- объединение пищевых ресурсов на одной оси.

Поскольку при неблагоприятном (лимитирующем) действии одного фактора, наблюдалось сужение диапазона толерантности по отношению к другим факторам, для более адекватного описания фундаментальной ниши необходимо сгладить прямые углы многомерной фигуры.

Предположим, что величина воздействия какого-либо факторов среды вышла за пределы фундаментальной экологической ниши. В случае невозможности избежать данному виду пороговый уровень фактора возможны два варианта:

- 1) вид мигрирует или погибает, а его экологическое пространство (местообитание) занимает другой вид;
- 2) вид приспосабливается к новым условиям или ресурсам среды, при

этом его экологическая ниша расширяется.

Второй вариант является эволюцией вида путем движущего и дизруптивного отбора.

Филогенетически далекие виды могут образовывать одинаковые экологические ниши в сходных биомах географически удаленных регионах (*экологические эквиваленты*). Например, сумчатая куница (квол) в Австралии и лесная куница в Европе ведут сходный образ жизни и имеют одинаковый способ питания: в лесных экосистемах они выполняют функцию древесных хищников.

Один вид в разных биоценозах может формировать различные экологические ниши, что связано с доступностью пищи и наличием конкурентов и хищников. Например, жук короед-типограф в Сибири и европейской части является, в основном, вредителем ели, а на Кавказе – сосны. Виноградная филлоксера на американских лозах развивается на листьях и на корнях, а на европейских лозах – преимущественно на корнях.

Вместе с тем близкие в систематическом отношении виды могут занимать разные экологические ниши. Например, водяные клопы-гладыши являются хищниками, а гребляки – некро-детритофагами.

Кроме того, один и тот же вид в разные периоды онтогенеза может занимать различные трофические ниши, что повышает экологический потенциал вида. Так, головастик питается, в основном, растительной пищей путем соскабливания, а взрослая лягушка – типичный хищник-хвататель.

13.2. Количественные характеристики экологической ниши: ширина, мерность, степень перекрывания экологических ниш

Ширина ниши – возможность популяции в использовании того или иного ресурса (по отношению к одному фактору). Термин «ширина ниши» используется для обозначения двух аспектов: фенотипического разнообразия популяции по отношению к пищевым ресурсам и пространственным местообитаниям (межфенотипическая компонента) и степени экологической пластичности популяции в их использовании (внутрифенотипическая компонента). *Размер ниши* характеризует степень специализации вида по отдельным осям экологических факторов гиперпространства экологических ниш. При этом экологическая специализация (сужение спектра потребляемых ресурсов), ведущая к уменьшению ширины ниши по одному фактору (пищевых ресурсов), должна компенсироваться соответствующим расширением ниши по другим факторам (пространственных местообитаний). Это соответствует гипотезе компенсации экологических факторов В.В. Алехина – Э. Рюбеля. С другой стороны, видам, имеющим обширный географический ареал, свойственна эврибионтность. Это позволяет ожидать положительной корреляции между шириной экологических амплитуд вида по отдельным осям гиперпространства.

На **рис. 13.2.** показан пример построения модели экологической ниши вида насекомоядной птицы с помощью двух осей: ресурсной и пространственной.

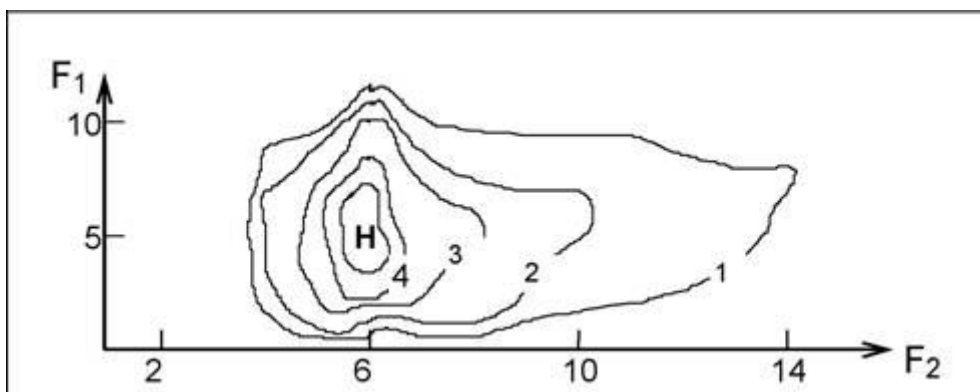


Рис. 13.2. Частота захвата жертв сине-зеленым мошколовом (*Poliophtila caerulea*) в дубовых лесах Калифорнии в двумерном пространстве ниши (F_1 - высота над поверхностью почвы, м; F_2 - длина жертвы, мм); Н - максимальная частота захвата, изолинии показывают целые значения частот, %

Размерность ниши – минимальное количество осей–факторов, достаточных для её адекватного описания. Опираясь на принцип Либиха – Шелфорда, можно свести все многообразие жизненно важных факторов к небольшому числу лимитирующих факторов, использовать комплексные градиенты или методы многомерной статистики (в частности, дисперсионный анализ), позволяющие свести многообразие факторов воздействия к малому числу независимых и обобщенных компонент. Так, Т. Шенер (Schoener, 1974) показал, что для «разделения» совместно обитающих близких видов животных достаточно 2 – 3-х «обобщенных» факторов: местообитание, пищевые ресурсы и время активности (пищедобывания, роста и размножения). Чаще всего наблюдается расхождение видов в пространстве, реже – по пищевым ресурсам и очень редко – по времени активной жизнедеятельности и пищедобывания.

Модель колоколовидного распределения видов вдоль градиентов среды (**рис. 13.3**) дает возможность простейшего представления основных характеристик экологической ниши. Пусть $f(x)$ – функция потребления, по форме соответствующая кривой нормального распределения. Тогда она будет характеризоваться *средним* значением x_0 (центр ниши) и конечной *дисперсией* w^2 (величина w оценивает ширину ниши – малые значения w свидетельствуют об узкой специализации вида по ресурсу x). Если центры кривых распределения видов равномерно расположены вдоль градиента x , то обозначим расстояние между соседними центрами видов через d . Тогда отношение d/w будем рассматривать как меру плотности упаковки видов.

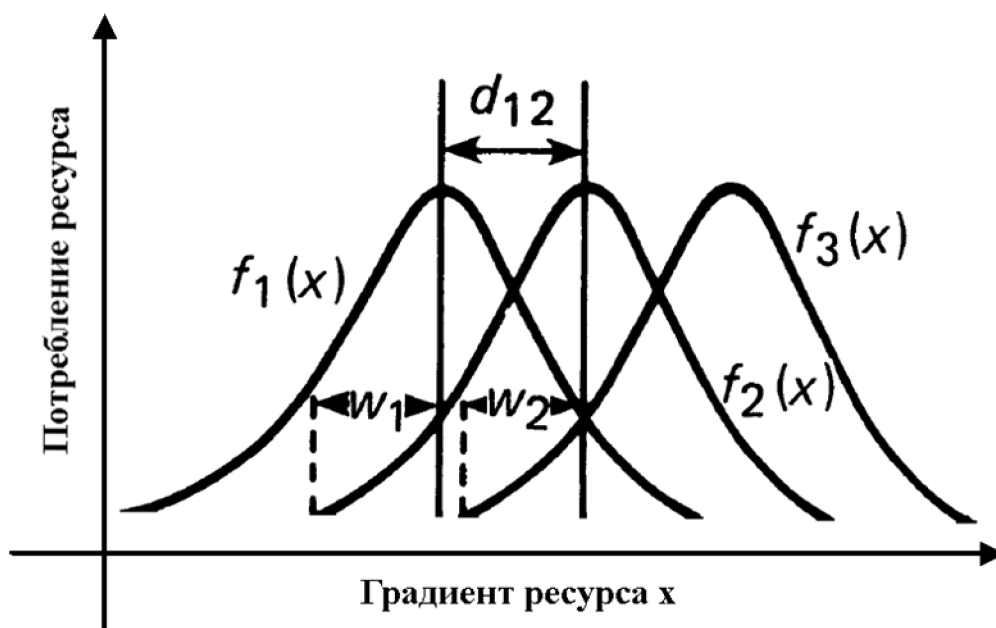


Рис. 13.3. Теоретические кривые использования ресурсов для трёх видов со сходными функциями использования $f(x)$, d_{12} – расстояние между средними значениями, w – среднее квадратичное отклонение (Джиллер, 1988, с. 53)

Перекрытие экологических ниш. Р. Мак-Артур предложил для количественной оценки перекрытия экологических ниш отношение разности средних значений или мод потребления ресурсов каждым видом ($d = X_2 - X_1$) к среднеквадратическому отклонению потребления ресурсов двумя видами:

$$w = \sqrt{(w_1^2 + w_2^2) / 2} \quad (39)$$

Необходимым условием для совместного существования видов является неравенство $d/w > 1$; принцип плотной упаковки видов указывает на тот факт, что популяции в экосистеме стремятся к достижению ситуации, при которой $d/w > 1$ для видов, стоящих рядом на градиенте данного ресурса. Обычно $d/w < 1$ свидетельствует о наличии сильной конкуренции за данный ресурс, $d/w > 3$ позволяет считать, что между видами вообще нет взаимодействия (Джиллер, 1988). Р. Мак-Артур и Р. Левинс (MacArthur, Levins, 1967) установили для модельного сообществ, что для успешной инвазии нового вида в зоны «ослабления конкуренции» (**рис. 13.4**) должно выполняться условие: $d/w > 1,56$.

Перекрытие ниш происходит тогда, когда совместно обитающие популяции видов используют одни и те же ресурсы в одно время. По терминологии Хатчинсона это означает, что каждый n -мерный гиперобъём включает в себя часть другого или некоторые точки двух множеств, которые составляют их реализованные ниши, идентичны. Перекрытие считается полным, если два вида характеризуются идентичными нишами; если две ниши полностью различны, то перекрытие не наблюдается. Обычно ниши перекрываются только частично, при этом одни ресурсы являются общими, а другие используются преимущественно одним из видов.

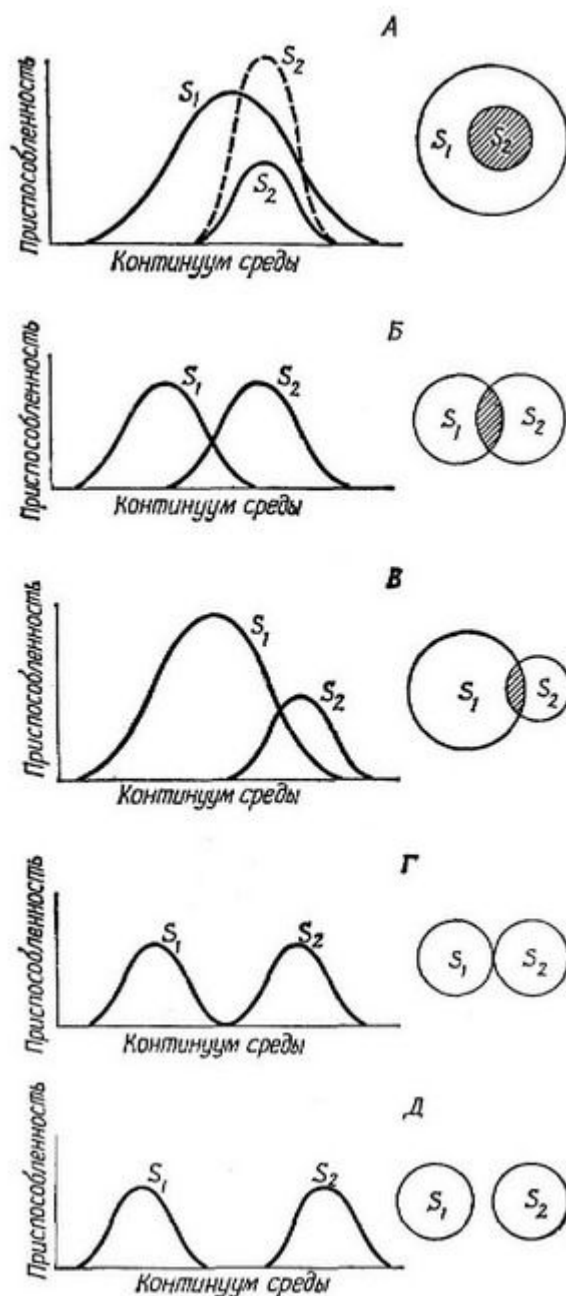


Рис. 13.4. Случаи возможных взаимоотношений ниш, проиллюстрированные с помощью понятия плотности приспособленности (слева) и моделей теории множеств (справа). А. Ниша внутри ниши. Ниша вида 2 расположена внутри ниши вида 1. Возможны два исхода конкуренции: 1) если вид 2 обладает превосходством (прерывистая линия), то он будет сосуществовать при неполном использовании общих ресурсов с видом 1; 2) если превосходством обладает вид 1 (сплошные линии), то он будет использовать весь градиент ресурсов, а вид 2 будет вытеснен. Б. Перекрывание ниш равной ширины. Конкуренция одинакова в обоих направлениях. В. Перекрывание ниш неравной ширины. Конкуренция неодинакова в двух направлениях, поскольку часть нишевого пространства, входящая в область перекрывания у вида 2, больше, чем у вида 1. Г. Соприкосновение ниш. Прямая конкуренция невозможна, но подобная картина может быть следствием протекания конкуренции в прошлом и результатом ее избегания. Д. Полное разделение ниш. Конкуренция происходить не может и ее трудно даже предположить

Правило Хатчинсона (Hutchinson, 1959; Джиллер, 1988) – отношение размеров морфологических признаков пищедобывательных структур или биомасс у сосуществующих видов животных при умеренной их конкуренции постоянно и равно 1,3 (по массе тела – 2,0). Имеются многочисленные примеры, подтверждающие это правило – исследования на пауках, жуках-скакунах, ящерицах, саламандрах, белках, летучих мышах и пустынных грызунах (Джиллер, 1988).

Особенно много примеров дало изучение птиц (размещения ниш у восьми видов голубей (*Ptilinopus* и *Ducula*), обитающих в тропическом дождевом лесу Новой Гвинеи и питающихся плодами разных размеров).

13.3. Эксперименты Г.Ф. Гаузе по изучению конкуренции экологически близких видов. Принцип конкурентного исключения и условия его реализации

Принцип конкурентного исключения. Два вида не могут длительно существовать в ограниченном и экологически однородном пространстве местообитания, если их экологические потребности совпадают. Сформулирован и экспериментально доказан в опытах по конкуренции двух видов инфузорий (*Paramecium aurelia* и *P. caudatum*) Г.Ф. Гаузе (1934).

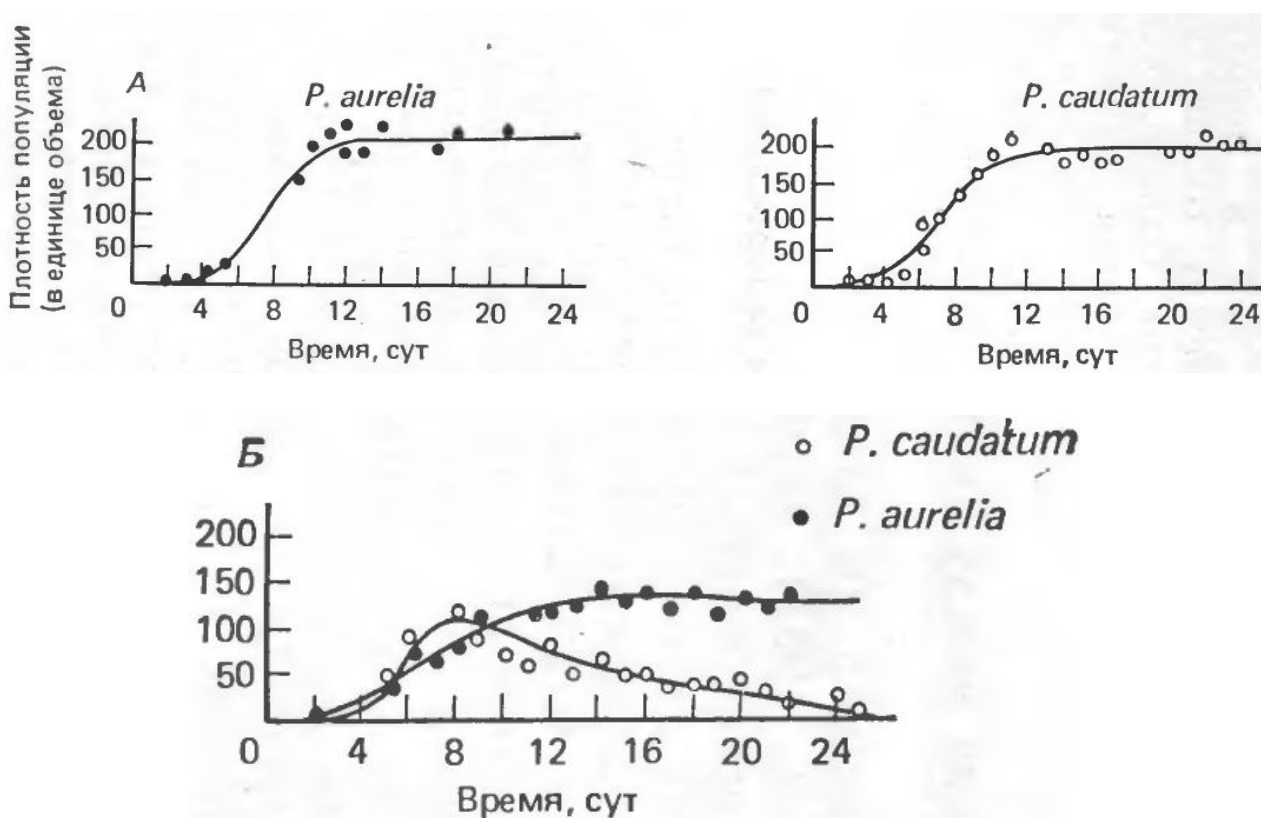


Рис. 13.5. Динамика популяций *Paramecium aurelia* и *P. caudatum* при изолированном (А) и смешанном культивировании (Б)

«В наших опытах главным фактором, регулирующим скорость потока популяции, было следующее техническое мероприятие: ежедневно бралась проба, равная $1/10$ части популяции, которая затем отбрасывалась... Ежедневно биомасса каждого вида уменьшалась на $1/10$ часть. Если бы виды были одинаковы по своим свойствам, то каждый из них снова увеличился бы на $1/10$, и не происходило бы никакого изменения соотношений между видами. Однако так как один вид растет скорее другого, то он успевает не только восполнить свою потерю, но и захватить часть пищевых ресурсов другого вида. В результате, каждое элементарное движение популяции приводит к уменьшению биомассы медленно растущего вида и заканчивается в конце концов полным его исчезновением» (Gause 1934, цит. по: Гаузе, 2002, с. 108) (*рис. 13.5*).

Принцип конкурентного исключения реализуется при выполнении ряда условий:

- 1) виды обитают в ограниченном и экологически однородном пространстве;
- 2) условия среды постоянны и не выходят за границы толерантных диапазонов конкурирующих видов в течение длительного периода;
- 3) хищники и паразиты в среде обитания отсутствуют;
- 4) конкурентные виды не образуют ингибиторов или стимуляторов роста и размножения;
- 5) скорости поступления (возобновления) ресурсов – постоянные положительные величины.

13.4. Концепция нейтрализма экологических ниш Ст. Хаббела

Нейтрализм предполагает, что виды в сообществе сосуществуют благодаря сходству удельных эколого-физиологических и демографических параметров: скорости размножения, смертности и миграционной активности. Это не требует расхождения видов по разным экологическим нишам и, следовательно, потенциальные конкуренты могут обитать совместно благодаря экологическому сходству. Сторонники классической «нишевой» и альтернативной «нейтралистской» концепций структуры сообщества расходятся по вопросу о механизмах, определяющих структуру сообщества: либо это различные типы межпопуляционных взаимодействий (конкуренция, хищничество и др.), либо сходство видов по удельным эколого-физиологическим и демографическим характеристикам. Сторонники «нейтралистской» концепции, не отрицая «нишевой» механизм организации сообществ, пытаются фактически опровергнуть принцип конкурентного исключения Гаузе, запрещающий неопределенно долго сосуществовать конкурирующим видам.

Стивен Хаббел (Stephen P. Hubbell), опираясь на свой опыт изучения тропических лесов острова Панамского канала Барро Колорадо, предложил «гипотезу нейтральности», согласно которой разные виды деревьев тропического леса (более сотни на одном гектаре) сосуществуют благодаря своему экологическому сходству. При этом Хаббел и его сторонники не отрицают того, что разные виды могут занимать разные ниши в сообществе. Они замечают, что виды могут достичь стабильного сосуществования за счёт их экологического сходства, близости значений удельной скорости размножения и популяционного роста, вымирания и заселения свободного пространства.

Концепция базируется на следующих аргументах:

- ✓ неограниченно долгое сосуществование видов необязательно для сообществ;

- ✓ соотношение относительных обилий видов в сообществе (множество редких видов при малом числе массовых) – это результат не только экологических (расселение, конкуренция и др.), но также эволюционных (образование исходного пула видов) процессов;

- ✓ редкие виды имеют определенные преимущества в выживании по сравнению с массовыми;

- ✓ виды в сообществе сосуществуют как благодаря расхождению экологических ниш, так и за счёт достижения экологического сходства.

В моделях Хаббелла рассматривается «*метасообщество*» занимающее обширную территорию с полным набором видов, в котором протекают процессы вымирания, размножения и видообразования. Альтернативой является *локальное сообщество*, содержащее часть видов метасообщества и занимающее сравнительно небольшую территорию, в нём происходят процессы размножения и гибели особей, а восполнение видов происходит за счет иммиграции из метасообществ. В моделях, предложенных как для локального сообщества, так и для метасообщества (Volkov et al., 2003, 2004) удалось получить аналитические выражения, описывающие соотношение численностей видов при равновесном состоянии, соответствующие эмпирическим данным.

Попытки примирения «нишевой» и «нейтралистской» концепций заставили пересмотреть известную точку зрения на два основных типа сообществ: сообщества, организованные в соответствии с «нишевым» принципом и сообщества, сформированные в процессе расселения видов. Объединяющая концепция предполагает на первом этапе расселение видов, определяемое вероятностью попадания вида в то или иное местообитание. Дальнейшее закрепление вида в сообществе зависит от результатов межвидового взаимодействия, ведущую роль в котором могут играть индивидуальные эколого-физиологические и демографические характеристики, сходство которых обеспечивает одинаковость экологических взаимодействий и открывает потенциальную возможность плотной упаковки экологических ниш по Хаббеллу.

13.5. Явление экологической диверсификации видов. Аллопатрическое и симпатрическое видообразование

Расширение экологической ниши вида в условиях отсутствия или ослабления межвидовой конкуренции называется «экологическим высвобождением». Когда заселяются новые местообитания, например острова, местные виды нередко исчезают в результате конкурентного исключения. Например, эндемичные виды цветочниц исчезли с Гавайских островов вскоре после вселения таких материковых птиц, как воробей и скворец. После вселения в Австралию собаки динго и европейской лисицы резко сократил численность, а позднее исчез сумчатый волк. При наличии свободной экологической лицензии она осваивается имеющимися видами с расширением их экологических ниш. Так, на острове Комодо местные вараны увеличили размер тела и перешли на питание копытными. На многих островах ящерицы увеличили размеры тела и заняли экологическое пространство крупных хищников. Быстро размножающимся животным обычно не хватает ресурсов среды, и они вынуждены конкурировать за имеющиеся ресурсы так, чтобы эффективно их расходовать. Происходит одновременно сужение экологических ниш (*экологическая специализация*) и смещение признаков (*сдвиг* или *диверсификация* ниш), что ослабляет межвидовую конкуренцию. Появление нового вида в сообществе становится возможным только в том случае, если какой-то вид ресурса не полностью используется.

Диверсификацию экологических ниш систематически родственных видов в условиях совместного существования (симпатрии) иллюстрирует следующий пример. На Британских островах обитают два представителя куньих – горностай и ласка. На островах Ирландия и Мэн встречается только горностай, тогда как в Великобритании обитают оба вида. Горностай почти в два раза больше ласки, у него крупнее голова, он ловит в целом более крупную добычу. В Англии горностай имеет среднюю длину черепа 50 мм, ласка – 39 мм, а горностай в Ирландии – 46 мм. Объяснение этих соотношений дает гипотеза смещения размерных характеристик в связи с перекрыванием трофических ниш у горностая и ласки. Оба вида охотятся на грызунов, при этом их добыча при симпатрии различается по размерам. Преимущество в конкурентной борьбе получили наиболее крупные особи горностая и самые мелкие ласки. Конкуренция между ними за добычу практически прекратилась.

В Ирландии у горностая очень широкая кормовая база, состоящая из грызунов различных размеров. Особи горностая разных размеров оказываются эффективными хищниками, поэтому средний размер черепа горностая здесь промежуточный между лаской и горностаем, обитающими в условиях симпатрии.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Сформулируйте определение «экологическая ниша». В чем состоят различия понятий «экологическая ниша» и «местообитание» вида?
2. Какие различия имеют представления об экологической нише Д. Гриннелла, Ч. Элтона и Д. Хатчинсона?
3. Какие задачи решает концепция экологической ниши в фундаментальной и прикладной экологии?
4. Как различаются фундаментальная и реализованная ниши видов?
5. Как оценить ширину экологической ниши?
6. Как оценить мерность ниши?
7. Как влияет внутривидовая конкуренция на ширину ниши в условиях аллопатрии?
8. Как влияет межвидовая конкуренция на ширину ниш видов в условиях симпатрии?
9. Что называют экологической диверсификацией ниш?
10. Какие аргументы выдвигают сторонники концепции экологического нейтрализма для объяснения механизмов организации сообществ?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Обоснуйте значение концепции экологической ниши для устойчивого развития.
2. Охарактеризуйте основные параметры экологической ниши.
3. Объясните изменения параметров экологических ниш видов на островах.
4. Приведите примеры конкурентного исключения видов в природе.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Обоснуйте значение концепции экологической ниши для теоретической экологии.
2. Обоснуйте использование концепции экологической ниши для объяснения видообразования.
3. Объясните, какие условия постановки эксперимента Г.Ф. Гаузе необходимы для конкурентного вытеснения одного из видов.
4. Обоснуйте аргументы сторонников теорий конкурентного исключения видов и экологического нейтрализма.

Часть III. СИНЭКОЛОГИЯ

14. БИОТИЧЕСКИЕ СООБЩЕСТВА

Учебные вопросы

14.1. Биотические сообщества разного ранга: гильдия, таксоценоз, консорция, синузия, биоценоз. Критерии и эмерджентные свойства биотического сообщества.

14.2. Видовая структура. Дифференциация видов по их функциональной роли: доминанты и эдификаторы, характерные, редкие и случайные виды. Видовое богатство сообществ и методы его оценки.

14.3. Видовое разнообразие как интегральная характеристика видовой структуры. Выровненность (эквитабильность) видов. Индексы видового разнообразия (Симпсона и Шеннона), выровненности (Симпсона, Пиелу), их математические свойства и экологическая интерпретация.

14.4. Модели рангового распределения обилия видов: SAD (species abundances distribution) – модели. Экологическая интерпретация моделей.

14.5. Иерархия уровней экологического разнообразия по Р. Уиттекеру.

14.6. Факторы, определяющие видовое разнообразие. Связь между разнообразием и связностью, разнообразием и устойчивостью биотических сообществ.

Тематические конспекты ответов

14.1. Биотические сообщества разного ранга: гильдия, таксоценоз, консорция, синузия, биоценоз. Критерии и эмерджентные свойства биотического сообщества

Биоценоз – это совокупность совместно обитающих и взаимосвязанных популяций видов: растений, животных, грибов и микроорганизмов, осуществляющих круговорот вещества и трансформацию энергии.

Биотическое сообщество – совокупность видов, сосуществующих в пространстве и во времени (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1988). Понятие «сообщество» применимо к любым группировкам сосуществующих видов разного пространственно-временного масштаба.

Для конкретизации понятия сообщества используются специальные термины, приведенные ниже.

Гильдия – совокупность сосуществующих популяций видов, конкурирующих за одни ресурсы среды.

Таксоценоз – совокупность сосуществующих родственных видов одного таксона (семейства, отряда, класса).

Консорция – совокупность сосуществующих организмов, приуроченных к одному детерминанту – средообразователю. В качестве детерминанта могут выступать: отдельные особи (индивидуальная консорция паразитоценоза или аутоценоза), биологической популяции (синузальная консорция, демоценоз), группа видов доминантов и субдоминантов одной жизненной формы (синузальная консорция) (*рис. 14.1*).

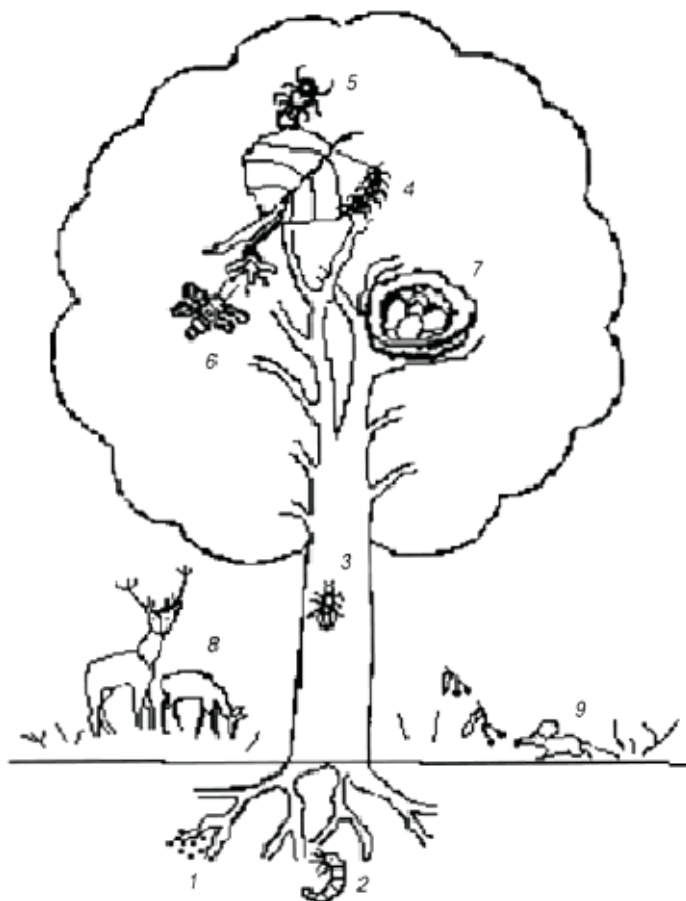


Рис. 14.1. Схема консорции дерева (липы): 1– микориза на корнях липы; 2 – личинки хруща, потребителя корней; 3 – жук–короед; 4 – гусеница шелкопряда; 5 – жук–листоед; 6 – пчела медоносная; 7 – гнездо дрозда; 8 – олени, потребители веточного корма; 9 – лесная мышь, потребитель семян липы (по Дюиньо, Тангу, 1968, с изменениями Воронова, 1987)

Синузия – пространственно и экологически обусловленная часть фитоценоза, сообщество видов растений одной жизненной формы.

Сообщество существует за счет уравнивания сил антагонизма между видами и определяется регуляцией численности одних видов другими, а его размеры зависят от площади *биотопа* – территории с однородными абиотическими условиями среды. Часто в экологической литературе используется близкий по смыслу термин – *экотон*. Функционируя в непрерывном единстве, биоценоз и биотоп образуют биогеоценоз, или

экосистему. Границы биоценоза совпадают с границами биотопа, т.е. и с границами экосистемы.

Критерии биотического сообщества:

- 1) относительная определенность видового состава (композиционная целостность);
- 2) совокупность взаимосвязей (трофических, топических, форических, фабрических, информационных) между видами;
- 3) относительная определенность структуры (ценотическая целостность);
- 4) относительная обособленность (пространственная и функциональная);
- 5) коадаптация видов в ходе длительного сосуществования.

Эмерджентные свойства биотических сообществ:

- 1) видовая структура и её характеристики: видовой состав, видовое богатство, выравненность видов и видовое разнообразие;
- 2) трофическая структура и её характеристики: трофическое разнообразие, пищевые пирамиды численностей, биомасс и продукций вводов;
- 3) пространственно-временная структура и её характеристики: сопряженность распределения видов, клинальность, ярусность, мозаичность, сезонная и сукцессионная динамика;
- 4) экологическая структура и её характеристики: перекрывание пространственных, пищевых и временных экологических ниш видов.

14.2. Видовая структура. Дифференциация видов по их функциональной роли: доминанты и эдификаторы, характерные, редкие и случайные виды. Видовое богатство сообществ и методы его оценки

Видовая структура биоценоза – это совокупность межвидовых (межпопуляционных) взаимодействий, результатом которых является определенное количественное соотношение видов и распределение их экологических ниш. Видовая структура характеризуется видовым богатством и количественным соотношением видов, которые зависят от ряда лимитирующих факторов (температуры, влажности, почвенных условий, пищевых ресурсов и др.).

Видовое богатство – число видов в данном сообществе или регионе. Оно является одной из качественных и количественных характеристик устойчивости экосистемы и взаимосвязано с *разнообразием условий среды обитания*. Чем больше организмов найдут в данном биотопе подходящие для себя условия и ресурсы, тем больше видов в нем поселится.

Виды, которые преобладают по численности, называют *доминантами*. Среди них есть средообразователи, формирующие условия местообитаний других видов. Их называют *эдификаторами* (лат. строителями), их удаление грозит полным разрушением биоценоза: в хвойных лесах – ель, сосна, кедр; в степи – ковыль, типчак и др. Выделяются также виды-субдоминанты, немного

уступающие по численности доминантам, выполняющие роль их экологических дублеров

«Второстепенные» виды – малочисленные и даже редкие также важны для устойчивого существования сообщества. Многие виды по своей природе являются редкими, но это не означает, что им грозит вымирание. Сохранение редких видов: пациентов и эксплерентов является гарантией выживания сообщества в условиях средового стресса. В наиболее богатых биоценозах практически все виды малочисленны, но чем бедней видовой состав, тем больше видов доминантов и при этом могут наблюдаться «вспышки» численности отдельных видов.

Поскольку провести полный учет видов в биоценозах большого объема не представляется возможным, видовое богатство определяется выборочным методом и оценивается относительным числом видов в расчете на единицу площади или объема местообитания (бонитировочные показатели) либо на определенную численность особей (100 или 1000) (нумерические показатели). Среди нумерических показателей видового богатства наиболее широкое применение имеет индекс Маргалефа (d):

$$d = \frac{S - 1}{\ln N} \quad (40)$$

где S – число видов в сообществе;

N – общая численность видов в сообществе.

14.3. Видовое разнообразие как интегральная характеристика видовой структуры. Выровненность (эквитабильность) видов. Индексы видового разнообразия (Шеннона и Симпсона), выровненности (Симпсона, Пиелу), их математические свойства и экологическая интерпретация

Индексы видового разнообразия учитывают не только число видов, но и количественное соотношение представленности разных видов.

Индекс видового разнообразия Шеннона (H):

$$H = -\sum_{i=1}^s p_i \cdot \log_2 p_i = -\sum_{i=1}^s \frac{n_i}{N} \cdot \log_2 \frac{n_i}{N} \quad (41)$$

где p_i – доля вида в сообществе;

n_i – численность конкретного вида;

N – общее число особей в биоценозе.

Чем больше индекс Шеннона, тем больше сложность видовой структуры сообщества. Это следует из того, что увеличение величины индекса указывает

на возрастание неопределенности или неоднородности структуры системы. При этом следует помнить, что обычно значения индекса лежат в пределах от 1,5 до 3,5, редко превышая 4,5 (при использовании логарифма с основанием 2). Индекс Шеннона имеет максимальное значение при равной представленности всех видов (отсутствие доминирования), минимальное значение индекса равно нулю в случае монокультуры (1 вид).

Для характеристики выравненности (эквитабельности) видов в сообществе используется индекс Пиелу (e), который рассчитывается на основе индекса Шеннона: Эта величина изменяется от 0 до 1, причем $e = 1$ при равном обилии всех видов.

Индекс выравненности (эквитабельности) Пиелу:

$$e = \frac{H}{H_{\max}} = \frac{H}{\log_2 S} \quad (42)$$

где H – индекс видового разнообразия Шеннона;
 S – число видов в сообществе.

Меры доминирования чувствительны к обилию массовых видов, но не чувствительны к видовому богатству. Лучшим среди индексов доминирования считается индекс Э. Симпсона. Он описывает вероятность принадлежности любых двух особей, случайно отобранных из неопределенно большого сообщества к одному виду.

Индекс доминирования Э. Симпсона (C):

$$C = \sum_{i=1}^s p_i^2 \quad (43)$$

где p_i – доля вида в сообществе

Часто индекс Симпсона рассчитывается в виде $1 - C$ или $1/C$, что отражает видовое разнообразие сообщества. Максимальное значение равное 1,0 индекс достигает в случае, если все виды обладают одинаковым обилием.

Индекс видового разнообразия Э. Симпсона (D):

$$D = \frac{1}{\sum_{i=1}^s p_i^2} = \frac{1}{\sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i}{N}\right)^2} \quad (44)$$

Индекс выравненности Э. Симпсона (E):

$$E = \frac{1}{S \sum_{i=1}^s p_i^2} = \frac{1}{S \sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i}{N}\right)^2} \quad (45)$$

где n_i – численность i -го вида;
 N – численность всех видов, входящих в сообщество;
 p_i – доля вида в сообществе;
 S – число видов.

14.4. Модели рангового распределения обилия видов: SAD (species abundances distribution) – модели. Экологическая интерпретация моделей

Видовое разнообразие сообществ можно изучать с помощью кривых рангового распределения обилия видов (кривых доминирования-разнообразия). Эти кривые можно формализовать с помощью четырех основных моделей (рис. 14.2).

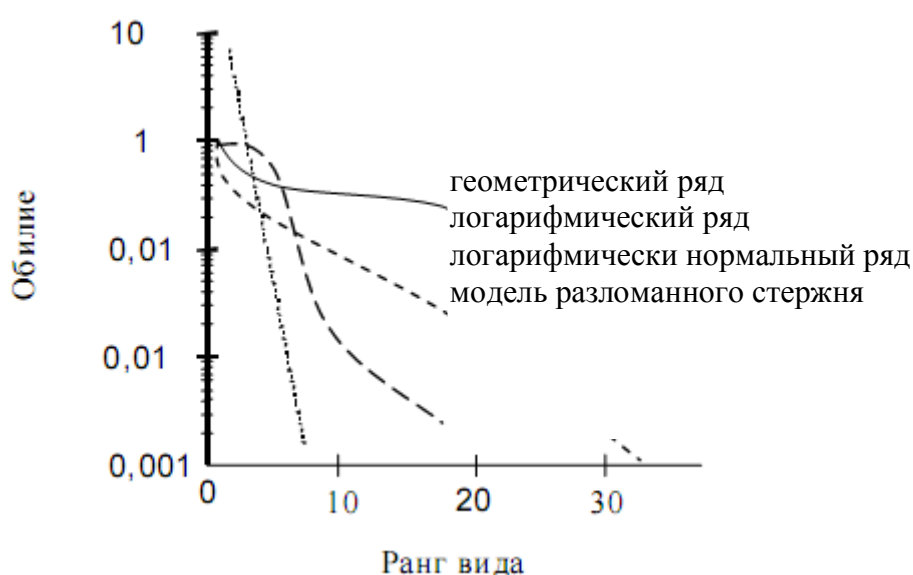


Рис. 14.2. Модели рангового распределения видов по обилию

Модель геометрического ряда И. Мотомуры (Motomura, 1932) основана на гипотезе о захвате равной доли свободного экологического пространства (пищевых ресурсов) видами пропорционально их численности или биомассе. Если вид-доминант захватывает 60 % пространства, то вид субдоминант – 60 % от оставшегося свободным 40 % пространства $(0,6 \cdot (100-60) \%) = 0,6 \cdot 40 \% = 24 \%$. Следующий вид получает соответственно $0,6 \cdot (100-60-24) \% = 0,6 \cdot 16 \% = 9,6 \%$. Математически ряд описывается формулой:

$$p_i = C * kN(1 - k)^{i-1} \quad (46)$$

где k – константа геометрической прогрессии (в примере равная 0,6);
 $C = 1 / (1 - (1 - k)^S)$ – константа, при которой $\sum p_i = N$.

Модель подходит для описания сообществ в экстремальных условиях среды, сильно нарушенных сообществ или пионерных сообществ экологической сукцессии.

Модель логарифмического ряда основана на математической функции Р. Фишера (Fisher, 1912), описывающей распределение числа видов, представленных возрастающим числом особей (от 1 до i): αx , $\alpha x^2/2$, $\alpha x^i/i$, где: α – параметр лог-ряда (индекс видового разнообразия Р. Фишера).

$$\alpha = N(1-x)/x \quad (47)$$

Число видов связано с общим числом особей соотношением:

$$S = \alpha \ln(1+N/\alpha) \quad (48)$$

Данная модель подходит для описания сообществ с малым числом массовых и большим числом редких видов, что наблюдается в случае постоянного лимитирования одним фактором среды (недостаток света, тепла, биогенных элементов, сильный пресс хищников или фитофагов).

Модель логарифмически нормального распределения Ф. Престона (Preston, 1948) основана на гауссовом распределении числа видов по их обилию, т.е. преобладают виды со средним уровнем обилия, тогда как доминанты и редкие виды составляют меньшие части видового богатства (*рис. 14.3*).

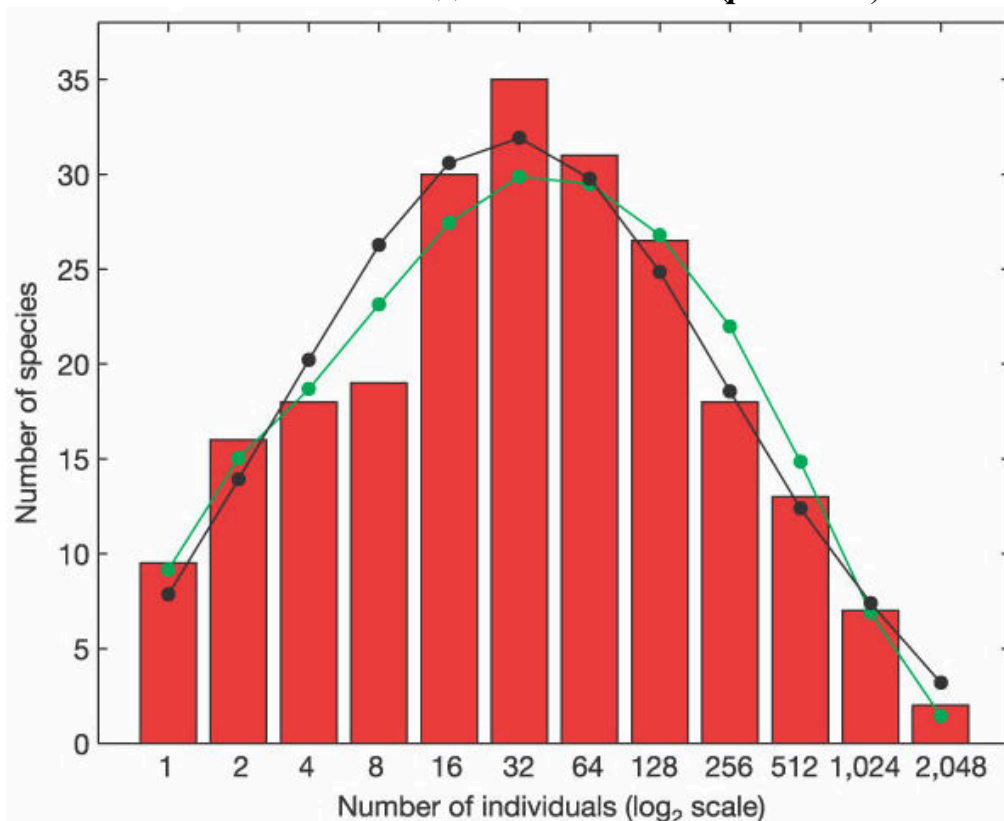


Рис. 14.3. Пример SAD- зависимости числа видов от логарифма численности для 225 видов деревьев тропического леса (логарифмически нормальное распределение)

Математически эту модель можно выразить через выделение октав видов:

$$S_R = S_m e^{-R^2/2\sigma^2} \quad (49)$$

где S_R – теоретическое число видов в октаве, расположенной в R октавах от модальной;

S_m – число видов в модальной октаве;

σ^2 – дисперсия лог–нормальной кривой октав численности.

Эта модель подходит для зрелых ненарушенных сообществ с высоким видовым богатством (предклимаксная и климаксная стадии экологических сукцессий). Лимитирование обилия видов осуществляется взаимодействием комплекса абиотических и биотических факторов среды.

Модель разломанного стержня Р. Мак–Артура (MacArthur, 1967) основана на предположении о случайном характере разделения видами экологического пространства на соприкасающиеся и неперекрывающиеся участки экологических ниш. Такая картина характерна для сообществ видов, обитающих в неоднородном пространстве, образующих территориальные участки (например, лесные виды птиц).

Математически модель выглядит так:

$$n_i = N / S \sum_i^S 1/i \quad (50)$$

Используется эта модель для описания таксоценозов (гильдий таксономически родственных видов) в стабильной среде.

14.5. Иерархия уровней биологического разнообразия по Р. Уиттекеру

Связь между уровнем биологического разнообразия и пространственным масштабом сообществ дает классификация, предложенная Р. Уиттекером (1980):

Уиттекер (Whittaker, 1977) различал две формы разнообразия – *инвентаризационное* (внутреннее разнообразие экосистем разного масштаба – биогеоценоза, ландшафта, биома) и *дифференцирующее* (пространственная изменчивость экосистем разного масштаба).

Инвентаризационное разнообразие Уиттекера подразделяет на:

1. Точечное α -разнообразие (англ. point diversity) – разнообразие в пределах пробной площадки, субвыборки для небольших проб или микроместообитаний в пределах сообщества.

2. α -разнообразие – внутреннее разнообразие местообитания для описания или образца, представляющего гомогенное сообщество.

3. γ -разнообразие – разнообразие для ландшафта или серии проб, включающей более чем один тип сообщества.

4. ϵ -разнообразие – разнообразие для биома, крупной географической территории, включающей различные ландшафты.

Дифференцирующее разнообразие Уиттекера подразделяет на:

1. Внутреннее β -разнообразие – мозаичное разнообразие, изменение между частями мозаичного сообщества.

2. β -разнообразие (англ. *between habitat diversity*) – разнообразие местообитаний, изменение вдоль градиента среды между различными сообществами.

3. δ -разнообразие – географическая дифференциация, изменение вдоль климатических градиентов или между географическими территориями.

14.6. Факторы, определяющие видовое разнообразие. Связь между разнообразием и связностью, разнообразием и устойчивостью биотических сообществ

Различают следующие факторы среды, влияющие на видовое разнообразие:

1. Абиотические.

1.1. Климатические (солнечная радиация, температура и влажность определяют чистую первичную продукцию и общую продуктивность экосистем, а также разнообразие пространственных местообитаний и пищевых ресурсов для видов-консументов и редуцентов).

1.2. Эдафические (плодородие, влажность и механический состав почв связаны с типом климата и определяют чистую первичную продуктивность и условия обитания видов-герпетобионтов, геобионтов и геофилов).

1.3. Орографические и гидрологические (пространственная неоднородность рельефа, экспозиции склонов, степени увлажнения) формируют высокое экотопическое разнообразие, что определяет высокое видовое разнообразие.

2. Биотические.

2.1. Межвидовая конкуренция (перекрывание экологических ниш видов) стимулирует эмиграцию видов, освоение новых экологических условий, микроэволюционные сдвиги признаков, симпатрическое видообразование. Сильная межвидовая конкуренция приводит к вытеснению отдельных видов и сильной экологической специализации сосуществующих видов (сужению ниш).

2.2. Фитофагия. Интенсивное выедание растительности фитофагами (перевыпас скота) приводит к сокращению видового богатства и разнообразия растительных сообществ. Умеренный пресс фитофагов устраняет конкурентное преимущество доминирующих видов растений и стимулирует рост видового разнообразия растений.

2.3. Хищничество. Специализированное хищничество, направленное на выедание высоко конкурентноспособных видов, создает условие для размножения низко конкурентноспособных видов. Влияние неспециализированных хищников аналогично прессу неспециализированных фитофагов.

2.4. Паразитизм. Влияние облигатных и факультативных паразитов на численность и видовое разнообразие их хозяев аналогично прессу специализированных и слабо специализированных хищников.

3. Антропогенные.

3.1. Умеренная нагрузка. Слабые нарушения сообществ (сенокошение, выборочные рубки, рациональный промысел, регулирование численности хищников) стимулируют видовое разнообразие за счет увеличения выровненности и появления эксплерентных видов.

3.2. Сильная нагрузка и загрязнение среды. Вызывает гибель отдельных видов и разрушение связей между видами. Усиливается доминирование выживших эврибионтных экологически пластичных видов. Возможно их массовое размножение в условиях ослабления межвидовой конкуренции (например, мышевидных грызунов на поле, синезеленых водорослей в водохранилище).

4. Исторические.

4.1. Стабильность климата. Относительно стабильный климат в экваториальном поясе на протяжении сотен тысяч лет создает условия для сохранения реликтовых видов и формирования при интенсивной солнечной радиации новых видов и таксономических групп. Длительное сосуществование большого числа видов в сообществах приводит к их взаимной экологической специализации (коадаптации) и симпатрической коэволюции.

4.2. Нестабильность климата. Постепенно изменяющийся климат позволяет видам приспособиться путем усиления борьбы за существования и интенсивного естественного отбора. Узко специализированные и реликтовые виды, как правило, при этом вымирают. Резко меняющийся климат (быстрое оледенение) вызывает экологический кризис с вымиранием основного числа видов.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Сформулируйте определение «биотическое сообщество». В чем заключаются различия понятий «таксоценоз», «гильдия видов» и «биоценоз»?

2. Назовите основные критерии биотического сообщества.

3. Какие признаки и уровни имеет консорция организмов, какие организмы могут быть детерминантами консорций?
4. Сформулируйте основные эмерджентные свойства биоценоза.
5. Чем различаются понятия «видовое богатство» и «видовое разнообразие» сообществ?
6. Какие показатели используются для оценки видового богатства сообществ?
7. Какие индексы используются для оценки видового разнообразия, выравненности и доминирования сообществ?
8. Какие свойства сообществ лучше отражают индексы видового разнообразия Шеннона и Симпсона?
9. Какие типы моделей видового разнообразия отражают функции рангового распределения видов по относительной представленности?
10. Чем различаются уровни инвентаризационного и дифференцирующего разнообразия по Р. Уиттекеру?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Обоснуйте критерии выделения и эмерджентные свойства биотических сообществ.
2. Объясните значение биологического разнообразия для устойчивости экосистем.
3. Обоснуйте причины уменьшения биологического разнообразия экосистем.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Охарактеризуйте различия понятий и индексов видового богатства и видового разнообразия сообществ.
2. Объясните процессы, определяющие видовое разнообразие биотических сообществ.
3. Обоснуйте преимущества и недостатки использования индексов видового разнообразия Шеннона и Симпсона для оценки видовой структуры сообществ.
4. Объясните экологические условия, приводящие к формированию видовой структуры сообществ по типу разных моделей рангового распределения видов.

15. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗОВ

Учебные вопросы

15.1. Пространственное распределение видов: дискретность и континуум. Концепции «континуализма» и «организмизма».

15.2. Горизонтальная и вертикальная неоднородности сообществ (на примере фитоценозов).

15.3. Экотон и краевой эффект. Индексы пространственного видового и ценотического сходства. Понятие о градиентном подходе (прямой ординации) и непрямой ординации.

15.4. Зависимость видового богатства сообществ от площади: SAR (species area relationship) – модели.

15.5. Основы равновесной теории островной биогеографии Р. Мак-Артура и Е. Уилсона.

Тематические конспекты ответов

15.1. Пространственное распределение видов: дискретность и континуум. Концепции «индивидуализм» и «организмизм»

Наука, занимающаяся изучением пространственного размещения сообществ, называется хорология (от греч. *chora* – место, пространство, область). Термин предложен Э. Геккелем (1866). Пространственным границам биоценоза соответствует понятие биотопа – подразделение биохора (ландшафтной зоны), характеризующиеся единым типом фитоценоза.

Дискретный (зональный) подход основан на анализе растительности определенного региона, при котором дискретные сообщества опознаются, классифицируются и заносятся в контрольный список типов сообществ с учетом их зонального распределения. Сторонником этого подхода был Ф. Клементс (1936), который рассматривал сообщество как «организм, который рождается, развивается и умирает». Поэтому это направление получило название «организмизм». Организмизм – организменные аналогии в биоценологии, система взглядов, имеющая в своей основе параллелизм свойств биоценоза и отдельного организма (Экологический словарь, 2001). Организмизм характерен для сторонников дискретности и экологических консорций фитоценозов. Фитоценоз – реальная, исторически обусловленная совокупность популяций растений с четкими границами в пределах одного местообитания.

Континуум характеризует весь градиент пространственно расположенных сообществ. Сообщества редко являются дискретными образованиями, обычно они постепенно переходят друг в друга. Сторонники этого направления считают, что фитоценоз – это условно установленная и относительно

однородная часть растительного континуума, с нечеткими границами. Число фитоценозов бесконечно. Различают следующие формы континуума: *топографический* (постепенное изменение растительности в пространстве); *временной* (постепенное изменение растительности в ходе сукцессии); *синтаксономический* (наличие переходов между классификационными единицами); *биоценотический* (отсутствие четких границ у каналов трансформации вещества и энергии). Степень непрерывности зависит от наличия доминантов и видового разнообразия. Сильные доминанты и высокое разнообразие обуславливают непрерывность.

Экоклин – непрерывное замещение одних видов растений другими вдоль градиента местообитания (градиентное сообщество, Уиттекекр, 1967).

15.2. Горизонтальная и вертикальная неоднородности сообществ (на примере фитоценозов)

Пространственную структуру сообщества изучают в различных аспектах. Так, пространственная структура растительного сообщества проявляется в закономерном размещении разных видов относительно друг друга в пространстве, например, *ярусность* леса. Прежде всего, это вертикальное ярусное строение в лесах умеренного и субтропического поясов. Например, в широколиственных лесах выделяют до шести ярусов: 1-ый – деревья первой величины (дуб); 2-ой – деревья второй величины (рябина, груша); 3-ий – подлесок кустарниковый (жимолость); 4-ый – состоит из высоких трав; 5-ый и 6-ой, соответственно, – из более низких трав. Ярусность позволяет растениям более полно использовать световой поток. В верхних ярусах располагаются светолюбивые, в нижних – теневыносливые, а в самых нижних – тенелюбивые растения. Ярусность выражена, и в травянистых сообществах.

В пространственной структуре биоценоза также наблюдается горизонтальная неоднородность – *мозаичность* изменения состава и структуры видов. Она обусловлена неоднородностью экотопических условий, а также случайным характером пространственного распределения экологических нарушений (усыхания и ветровала деревьев, пожаров, выборочных рубок, поселений муравьев, бобров и др.).

Кроме того, пространственную структуру сообщества можно охарактеризовать с помощью понятий *консорция* и *синузия* (см. занятие 14.1) – структурных единиц сообщества, объединяющих автотрофные и гетеротрофные организмы, тесно взаимосвязанные на основе пространственных (*топических*) и пищевых (*трофических*) связей.

В водных экосистемах важное значение приобретает вертикальное распределение гидробионтов в водоеме. Количественных характеристики, описывающие пространственную структуру, могут связывать распределение числа особей с параметрами поверхности или объема пространства, а также формализовать зависимость параметров сообщества от пространственных

координат. Размещение биомов в зависимости от географической широты местности и количества влаги образует растительные пояса, это горизонтальная зональность. Известно также такое природное явление, как вертикальная зональность или поясность, наблюдаемая в горах (*рис. 15.1*).

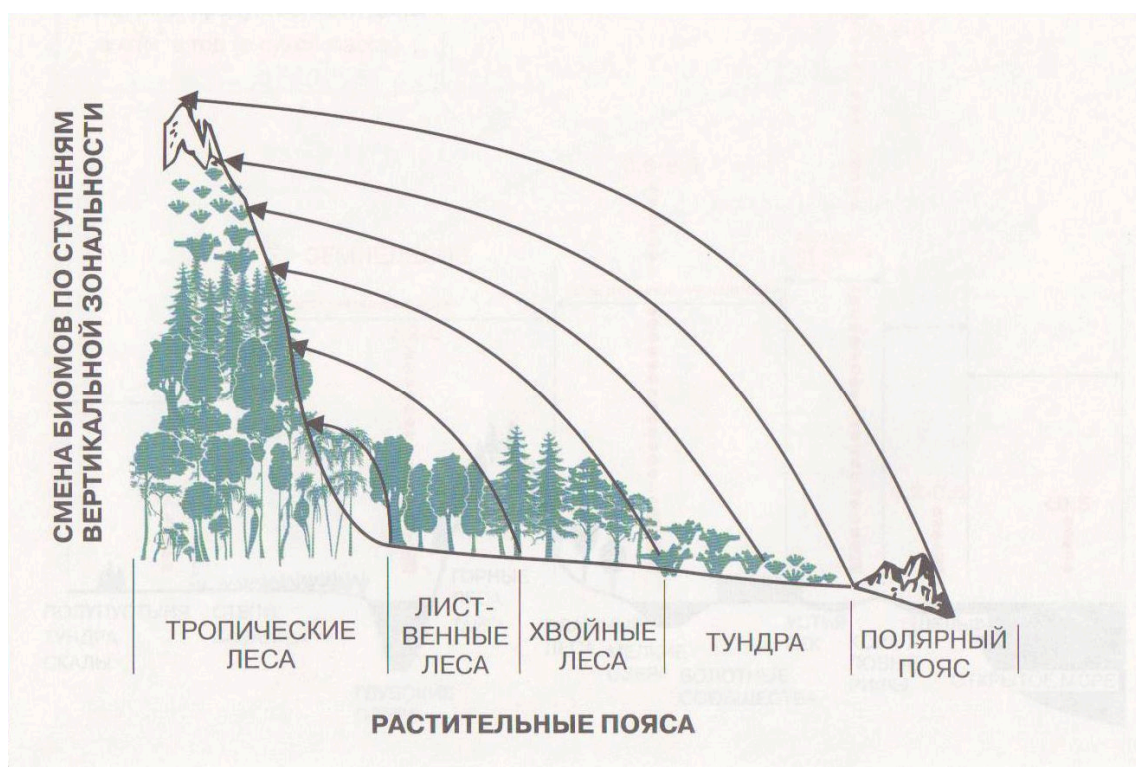


Рис. 15.1. Сравнение горизонтальной и вертикальной зональности (по Квасничковой, Калиной, 2001)

С повышением высоты местности над уровнем моря понижается температура воздуха (на 100 м высоты среднегодовая температура понижается на $0,5^{\circ}\text{C}$). Одновременно меняются и другие факторы среды – понижается плотность воздуха, повышается интенсивность солнечного излучения и др. Эти изменения условий среды являются причиной возникновения биомов, характерных для определенного уровня высотности.

15.3. Экотон и краевой эффект. Индексы пространственного видового и ценогического сходства. Понятие о градиентном подходе (прямой ординации) и непрямой ординации

Экотон – это переходная зона между сообществами или экосистемами.

Экотоны часто имеют сложные, мозаично-прерывистые контуры, их суммарная площадь в некоторых случаях может быть сопоставима с площадью граничащих сообществ.

В зоне экотона наблюдается *краевой (пограничный) эффект* – повышение общей биомассы и видового разнообразия. Это объясняется как смешиванием

видов из граничных экосистем, так и высокой степенью пространственной неоднородности экологических условий в переходной зоне. Экотон может иметь и специфические виды. Также большую роль в его сложении играют эксплерентные и пациентные виды, которые здесь увеличивают численность и биомассу. Примерами экотонов могут служить лесная «опушка», прибрежная полоса, литораль, речная пойма.

Индекс краевого эффекта (α_{EI}):

$$\alpha_{EI} = \frac{TP}{2\sqrt{\pi A}} \quad (51)$$

где TP – общий периметр зоны экотона, плюс длина всех линейных границ, внутри этой площади;

A – площадь обследуемой территории;

π – 3,1515926... – трансцендентное число.

Для выявления пространственных различий сообществ широко используются следующие индексы видового и ценотического сходства.

Индекс видового сходства Сьеренсена-Чекановского (S):

$$S = \frac{2C}{A + B} \quad (52)$$

Индекс видового сходства Жаккара (J):

$$J = \frac{C}{A + B - C} \quad (53)$$

Индекс биотической дисперсии Коха (Koch, 1957):

$$Id = \frac{100 \cdot (T - S)}{(n - 1) \cdot S} \quad (54)$$

где T – сумма видов в списках ($S_1 + S_2 + S_3 + \dots + S_n$);

S – общее число видов;

n – число списков.

В случае $n=2$ формула превращается в коэффициент сходства Жаккара.

Индекс ценотического сходства Сьеренсена-Чекановского (H):

$$H = \frac{2 \sum \min(n_a, n_b)}{N_a + N_b} \quad (55)$$

где A – численность видов первого сообщества;

B – численность видов второго сообщества;

C – количество общих видов, встречающихся в двух сообществах;

$\min(n_a, n_b)$ – наименьшая численность вида в одном из двух сравниваемых сообществ (a или b);

N_a, N_b – общая численность видов в сообществах a и b .

Индекс ценотического несходства – евклидово расстояние (E):

$$E = \sqrt{\sum_i^{a,b} (p_{ia} - p_{ib})^2 / 2} \quad (56)$$

где p_{ia}, p_{ib} – относительная представленность i -го вида в каждом из двух сравниваемых сообществ (a и b).

Размерность евклидова расстояния от 0 до 1. Если вычесть из 1,0 значения этого индекса, получим меру ценотического сходства сообществ.

Исследования, целью которых является установление закономерностей пространственного распределения популяций видов и биотических сообществ по отношению к градиентам факторов среды, носят название *градиентного анализа*.

Сочетание факторов среды, сопряженно изменяющихся в пространстве, называется *комплексным градиентом*. Постепенное изменение состава и структуры сообществ, обусловленное комплексным градиентом, называется *ценоклином (экоклин)* или *ландшафтной катеной*.

В том случае, когда факторы среды изменяются в пространстве несогласованно, т.е. невозможно выделить экоклины, применяются методы, математической (*непрямой*) *ординации*, из которых простейшим и наиболее распространенным в экологии является метод полярной ординации. Для его выполнения берется представительная выборка описаний сообществ, которые нужно сравнить по степени сходства. Все описания сравниваются друг с другом с помощью коэффициента общности, процентного сходства или коэффициента несходства (евклидово расстояние).

15.4. Зависимость видового богатства сообществ от площади: SAR (species area relationship) – модели

Пространственные распределения отдельных видов формируют пространственную структуру биологических сообществ. Одной из важнейших характеристик пространственной структуры сообществ является зависимость числа видов от площади (SAR). Несмотря на отмеченную «простоту» оценки видового богатства, сводящейся к инвентаризации видов, практическое выполнение этой задачи сопряжено с известными трудностями, обусловленными зависимостью конечного результата от размера взятой выборки. Важный аспект проблемы – существование предела ожидаемому числу видов, другими словами, насыщение видового богатства. В общем виде задача сводится к выяснению зависимости ожидаемого видового богатства (S)

от площади территории (A) (species area relationship, SAR), либо от затраченного выборочного усилия (species-sampling effort relationship, SSER): SSER показывает как растет число видов при сборе дополнительных проб на заданной территории, в то время как SAR показывает как растет число видов при увеличении площади. Эти различия во многом определяются условиями пробоотбора и интерпретацией понятия «площадь». При изучении SAR площадь – это общая площадь обследованной территории, тогда как в случае SSER суммарная площадь отобранных проб может выступать мерой выборочного усилия. Эта зависимость на качественном уровне может быть сформулирована очень просто: с ростом обследованной площади растет число обнаруженных видов. Поиски же количественной формы SAR уже почти век предоставляют обширное поле для дискуссий. И все же, несмотря на большое разнообразие математических зависимостей, используемых для аппроксимации SAR, исторически наибольшее распространение имела степенная функция:

$$S = cA^z \quad (57)$$

или

$$\lg S = \lg c + z \lg A \quad (58)$$

где S – число видов;

A – площадь;

c и z – постоянные.

Таблица 15.1

Значение параметра z зависимости «число видов – площадь» для различных местообитаний (по Бигон и др., 1989, с изменениями)

Местообитание	Диапазон значений
Произвольно выбранные участки материковой суши	0.10÷0.16
Океанические острова	0.18÷0.37
Изолированные местообитания	0.17÷0.72

Характер степенной зависимости иллюстрируют примеры, приведенные в табл. 15.1 и *рис. 15.2*.

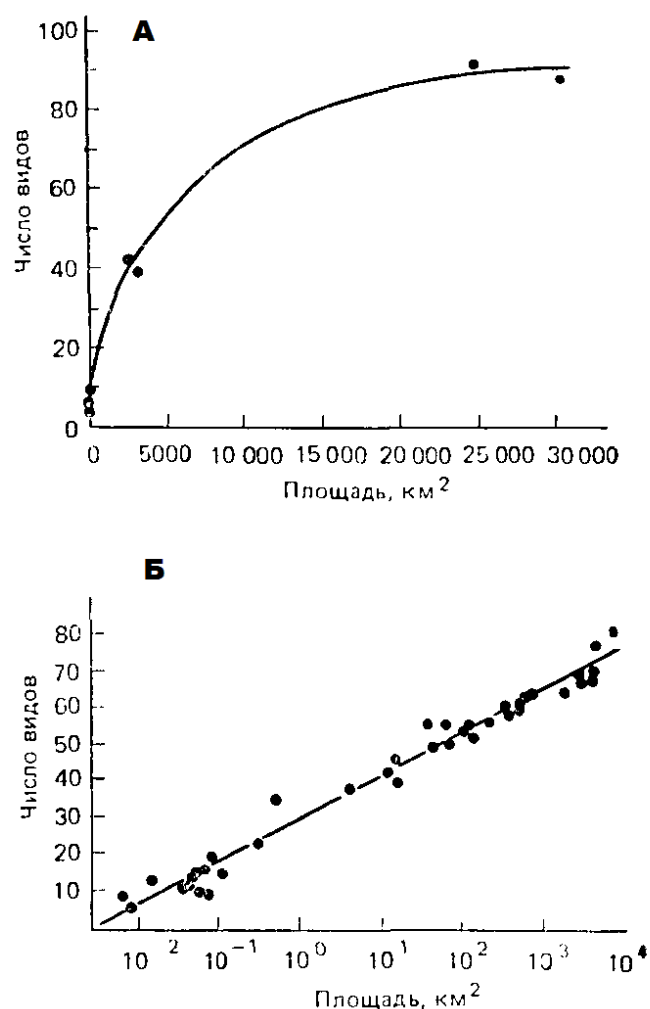


Рис. 15.2. График зависимости «число видов-площадь» для различных групп организмов на островах в натуральных (А) и билогарифмических (Б) координатах (по Бигону и др., 1989)
 А. Земноводные и пресмыкающиеся островов Вест-Индии (MacArthur, Wilson, 1976).
 Б. Птицы Соломоновых островов (Diamond, May, 1976)

15.5. Основы равновесной теории островной биогеографии Р. Мак-Артура и Е. Уилсона

Равновесная теория островной биогеографии Р. Мак-Артура и Е. Уилсона (1963, 1967) основана на математическом аппарате описания динамического процесса миграции видов на острова и их вымирания, а также характера устанавливающегося видового равновесия. Ученые предложили особые подходы к изучению динамики островных фаун и обратили внимание на связи между числом видов и площадью острова, на соотношения процессов колонизации и вымирания видов (оборот видов). «Островом» в экологии может быть и наземный изолированный участок суши. Суть равновесной теории состоит в том, что количество видов, населяющих остров, определяется равновесием между иммиграцией и вымиранием (*рис. 15.3*).

Представим незаселенный остров. Интенсивность иммиграции видов для него будет высокой, потому что любая поселившаяся здесь особь представляет собой новый для экосистемы вид. По мере увеличения числа обосновавшихся видов скорость внедрения новых (еще не представленных) снижается. Она обратится в нуль, когда на острове поселятся все виды соседнего материка или близлежащих островов. Кривая иммиграции зависит от степени удаленности острова от источника его потенциальных вселенцев (*рис. 15.3,а*). Нуль будет отмечаться всегда в одной и той же точке (на острове представлены все виды "исходной совокупности"), но при этом функция в целом будет иметь тем более высокие значения, чем ближе источник иммиграции, т.е. чем больше у мигрантов шансов добраться до острова. Скорость внедрения на крупные острова, как правило, выше, чем на мелкие, так как первые более доступны. Скорость вымирания равна нулю, когда на острове нет ни одного вида, и в целом низка при небольшом их количестве. Однако по мере роста числа обосновавшихся видов она, согласно теории, увеличивается (*рис. 15.3,б*).

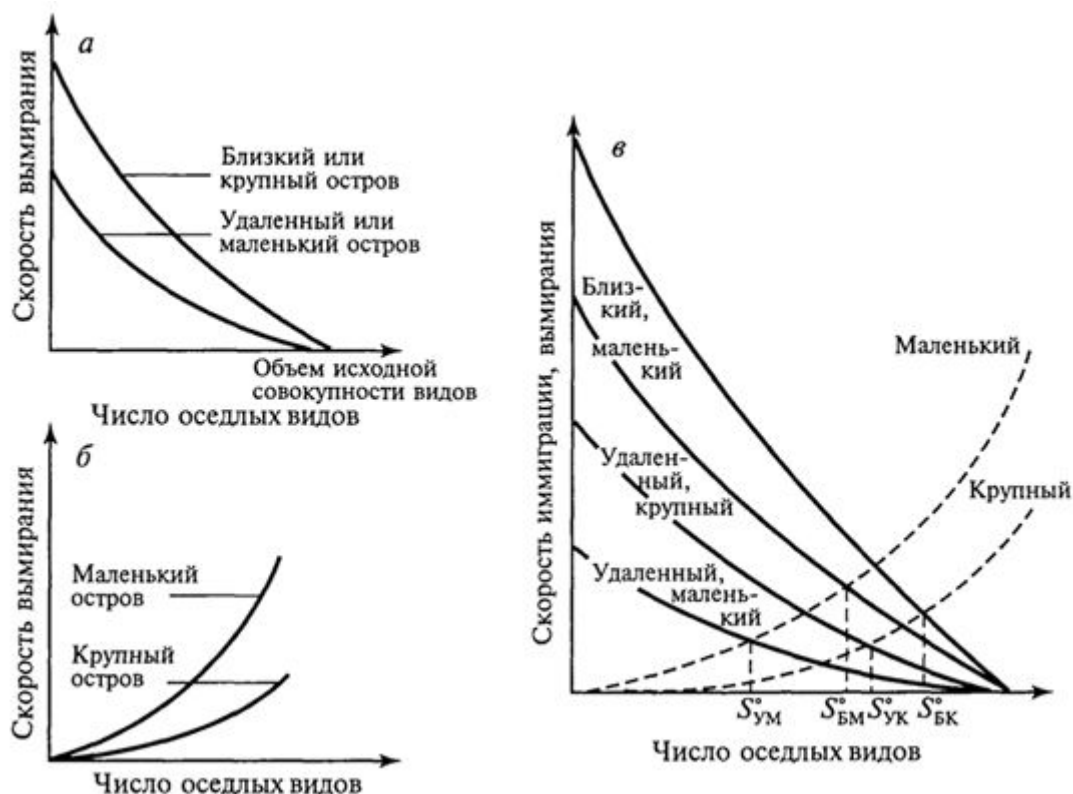


Рис. 15.3. Равновесная теория островной биogeографии (Мак-Артур, Уилсон, 1976)

а – зависимость скорости иммиграции от числа обосновавшихся видов для крупных и мелких островов, лежащих вблизи и вдали от континента;

б – зависимость скорости вымирания от числа обосновавшихся на острове видов для крупных и мелких островов;

в – баланс между иммиграцией и вымиранием для крупных и мелких островов и для близких и удаленных от континента; в каждом случае S° обозначает равновесное видовое богатство:

$S_{\text{ум}}^{\circ}$ для удаленных мелких островов, $S_{\text{бм}}^{\circ}$ – близких мелких островов, $S_{\text{ук}}^{\circ}$ – удаленных крупных островов, $S_{\text{бк}}^{\circ}$ – близких крупных островов

Чтобы рассмотреть суммарный результат иммиграции и вымирания, наложим оба графика друг на друга (*рис. 15.3, в*). Число видов, соответствующее точке пересечения кривых, S^0 , отражает состояние динамического равновесия, т. е. потенциальное видовое богатство острова. Ниже этой точки видовое богатство растёт (скорость иммиграции превышает скорость вымирания), а выше – снижается (вымирание интенсивнее иммиграции).

Данная теория позволяет высказать ряд предположений о формировании островных сообществ:

- ✓ число видов на острове в конечном итоге должно стабилизироваться;
- ✓ стабилизация числа видов – результат не постоянства видового состава, а непрерывной смены видов, когда одни формы вымирают, а другие – вселяются;
- ✓ на крупных островах больше видов, чем на мелких;
- ✓ видовое богатство острова снижается по мере удаления от источников заселения.

Равновесная теория предполагает для «острова» не только наличие характерного видового богатства, но и постоянный «круговорот» видов, т.е. непрерывное поселение новых форм и вымирание уже присутствующих, следовательно, состав островной биоты в каждый момент времени должен быть во многом случайным.

Основные положения теории островной биогеографии должны быть обязательно учтены при организации заповедников, а именно, требуется учитывать многие географические особенности среды, в том числе наличие вокруг ландшафтов-аналогов, которые могли бы выполнять функции «буферных зон», «зеленых коридоров» для мигрирующих видов, возможности устойчивого самовозобновления растительного покрова, характер землепользования в округе и др.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Сформулируйте, в чём заключается различие представлений о «дискретности» и «континууме» сообществ.
2. Приведите основные аргументы сторонников концепций организмизма и континуума биотических сообществ.
3. Назовите основные типы континуума сообществ.
4. Объясните, как проявляется горизонтальная и вертикальная неоднородности биоценоза.
5. Дайте определения понятию экотон и приведите его примеры.
6. Напишите формулу и объясните алгоритм расчета краевого индекса.

7. Какие индексы используются для оценки пространственного сходства видового состава и видовой структуры сообществ?

8. Напишите формулу, объясните алгоритм расчета и область применения в синэкологии евклидового расстояния.

9. В чем заключается зависимость видового богатства от площади территории (акватории) местообитаний?

10. Объясните модель равновесного видового богатства сообществ на островах.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Объясните, какие причины вызывают дискретность, а какие – континуум сообществ.

2. Объясните значение пространственной неоднородности для биологического разнообразия экосистем.

3. Обоснуйте, в каком случае для объяснения структуры сообществ можно применить концепцию организмизма.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Объясните, почему на островах по сравнению с материком быстрее вымирают виды.

2. Обоснуйте применение SAR-модели пространственного разнообразия для объяснения различий видового богатства сообществ на островах.

3. Напишите формулу, объясните алгоритм расчета и область применения в синэкологии евклидового расстояния.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Какие преимущества и недостатки имеют индексы видового по сравнению с индексами ценотического сходства?

2. Обоснуйте, какие условия необходимы для применения метода прямого градиентного анализа в исследованиях пространственной организации сообществ.

3. Объясните модель равновесного видового богатства для островных сообществ.

16. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗОВ

Учебные вопросы

16.1. Основные трофические группы организмов: продуценты, консументы, редуценты. Трофические уровни. Условность границы между консументами и редуцентами.

16.2. Способы представления трофической структуры биоценозов. Пастбищные, детритные пищевые цепи. Пищевая сеть. Трофические пирамиды чисел, биомасс и энергий. Причины перевернутых трофических пирамид чисел и биомасс в наземных и водных биоценозах.

16.3. Коэффициенты экологической эффективности: потребления, ассимиляции и продуцирования.

16.4. Соотношения пресса хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции трофической структуры биоценозов.

Тематические конспекты ответов

16.1. Основные трофические группы организмов: продуценты, консументы, редуценты. Трофические уровни. Условность границы между консументами и редуцентами

Основная функция биоценозов – поддержание биологического круговорота веществ основывается на системе трофических взаимосвязей видов. В конкретных биоценозах продуценты, консументы и редуценты представлены популяциями многих видов, состав которых специфичен для каждого отдельного сообщества. Функционально же все виды распределяются на несколько групп в зависимости от их места в общей системе круговорота веществ и потока энергии. Равнозначные в этом смысле виды образуют определенный *трофический уровень*, а взаимоотношения между видами разных уровней – систему *цепей питания*. Трофическая цепь – это последовательный ряд организмов, питающихся друг другом. Трофические цепи можно разделить на три важнейшие группы.

1. Цепи зеленых растений, или так называемые «пастбищные» (или «выедания») пищевые цепи, начинаются зелеными растениями или водорослями, создающими органическое вещество путем фотосинтетической фиксации CO₂. Затем эта цепь разветвляется на несколько потоков, в том числе продолжается фитофагами (потребителями зеленых растений) – насекомыми, нематодами, моллюсками, млекопитающими, птицами, – а далее потребителями фитофагов: хищниками и паразитами.

2. Детритные пищевые цепи (или цепи «разложения») начинаются с мертвого органического вещества, созданного ранее растениями и неиспользованного в пастбищной цепи. Здесь возможно несколько вариантов, в том числе цепи морского и пресноводного планктона, где первое звено

гетеротрофов представлено бактериями – потребителями растворенного или дисперсного органического вещества, а далее цепь продолжают бактериофаги и хищники нескольких трофических уровней. Другой вариант - цепи почвенных микофагов (потребителей грибов), которые начинают грибы, разлагающие мертвые растительные остатки, а продолжают бесчисленные потребители грибов, их хищники и паразиты. Существуют и цепи «собственно детритофагов» (дождевых червей, моллюсков, грунтоедов морей и пресных вод), которые, заглатывая разлагающиеся органические вещества, переваривают в первую очередь микробов, осуществляющих это разложение, и продукты их метаболизма. У этих животных есть множество своих врагов (хищников и паразитов), поэтому детритная цепь, особенно в море, может состоять из 5 – 6 звеньев.

3. Цепи «хемобиоса», образующиеся в донных осадках, на разломах океанической коры и в почвах автотрофными бактериями, способными к получению энергии за счет восстановления серы или окисления неорганических веществ.

16.2. Способы представления трофической структуры биоценозов. Пастбищные, детритные пищевые цепи. Пищевая сеть. Трофические пирамиды чисел, биомасс и энергий. Причины перевернутых трофических пирамид чисел и биомасс в наземных и водных биоценозах

Совокупность трофических цепей, включающих прямые и косвенные взаимоотношения составляющих их видов, формирует целостную трофическую структуру биоценоза.

Каждое звено пищевой цепи называют *трофическим уровнем*. Первый трофический уровень занимают автотрофы, иначе именуемые первичными продуцентами. Организмы второго трофического уровня называют первичными консументами, третьего — вторичными консументами и т. д. Обычно бывают четыре или пять трофических уровней и редко более шести (*рис. 16.1*).

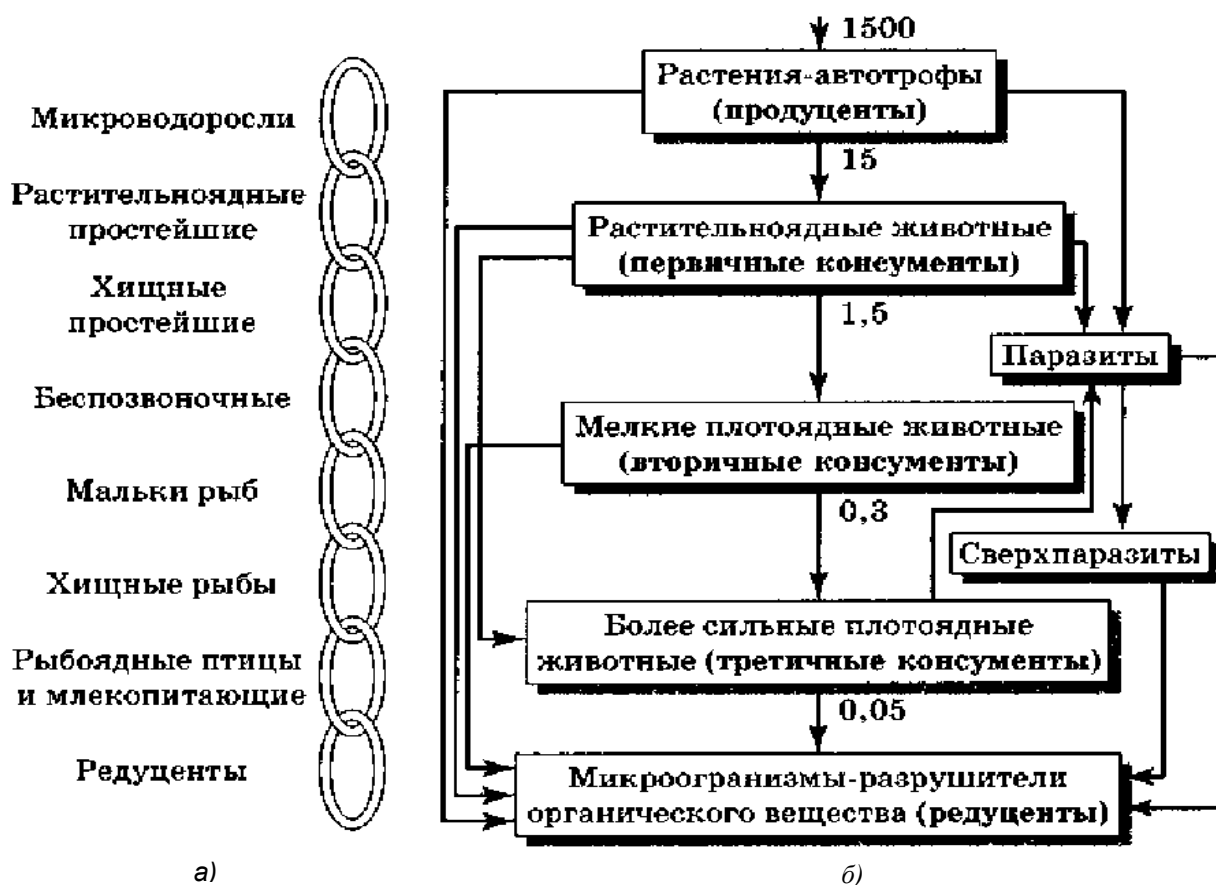


Рис. 16.1. Пищевые цепи биоценоза: обобщенная (а) и реальная (б) (по Реймерсу, 1990). Стрелками показано направление перемещения энергии, а цифрами – относительное количество энергии, приходящейся на трофический уровень

Несмотря на многообразие пищевых цепей, у них есть общие закономерности: от зеленых растений к первичным консументам, от них к вторичным консументам и т. д., далее – к детритофагам. На последнем месте всегда стоят детритофаги, они замыкают пищевую цепь.

Правило 10% (закон пирамиды энергий) ввел Р. Линдеман (1942): с одного трофического уровня экологической пирамиды переходит на другой, более высокий ее уровень (по «лестнице»: продуцент – консумент – редуцент), в среднем около 10% энергии, поступившей на предыдущий уровень экологической пирамиды.

Основной принцип функционирования экосистем, а, следовательно, и построения пирамид: чем больше биомасса популяции, тем ниже должен быть занимаемый ею трофический уровень. Очевидно, что существование большего числа трофических уровней невозможно из-за быстрого приближения биомассы к нулю.

Правило экологических пирамид Ч. Элтона (1927): суммарная биомасса, продукция и энергия, а часто и численность особей прогрессивно уменьшаются по мере восхождения по трофическим уровням.

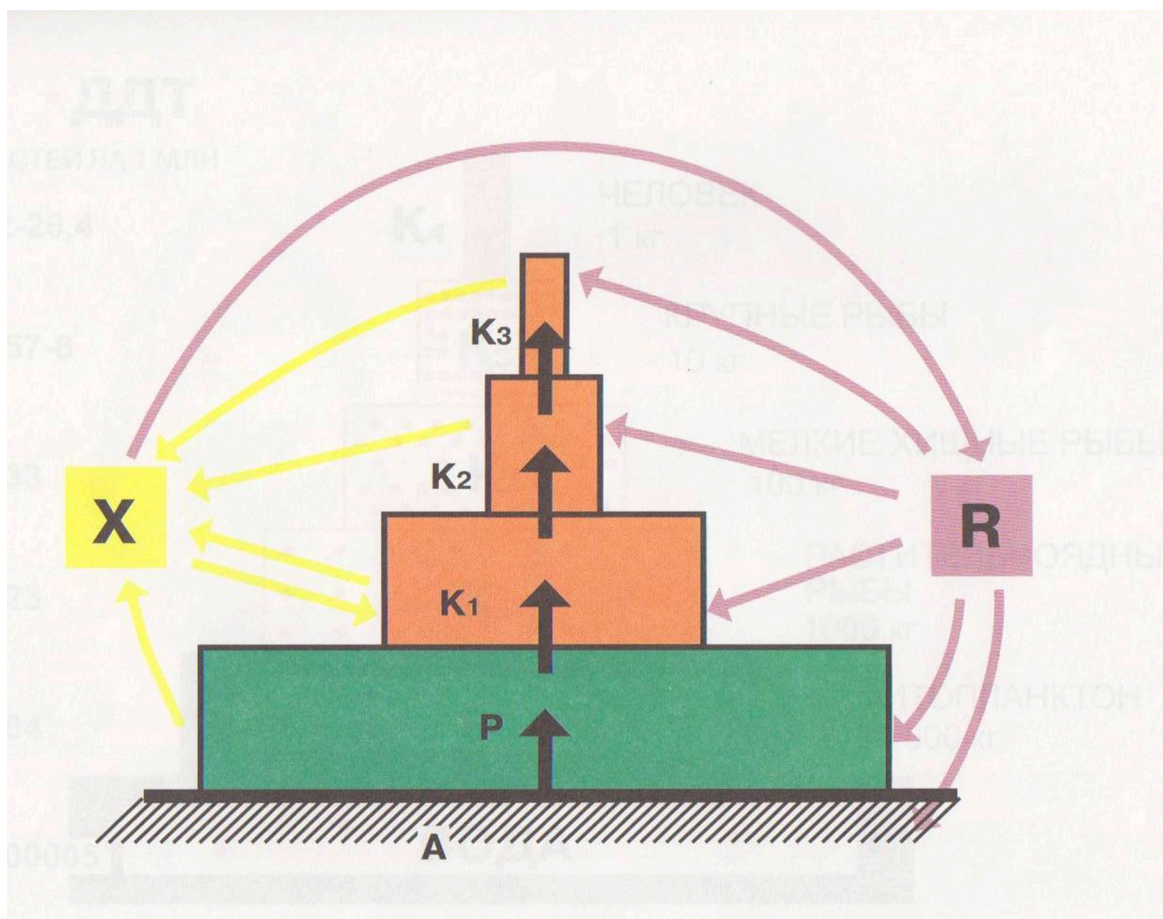


Рис. 16.2. Трофическая пирамида (по Квасничковой, Калиной, 2001)
 Черный цвет почва (А); зеленый – продуценты (Р); оранжевый консументы различных порядков (K₁, K₂, K₃); желтый – паразиты (Х); фиолетовый – редуценты (R)

Пирамиды изображают в виде сужающихся к верху прямоугольников равной высоты, поставленных друг на друга (**рис. 16.2**). Длина этих прямоугольников соответствует масштабам продукции на соответствующих трофических уровнях. Для экосистемы Мирового океана пирамида биомасс имеет перевернутый вид, т. е. основание пирамиды уже, чем ее вершина. Основными продуцентами в океане являются одноклеточные водоросли, их годовая продукция может в десятки раз превышать запас биомассы на данный момент времени. Вся чистая первичная продукция быстро вовлекается в цепи питания, и биомасса водорослей накапливается в незначительном количестве, но его хватает для поддержания скорости воссоздания органического вещества. На высших трофических уровнях преобладает тенденция к накоплению биомассы, в результате достаточно большой длительности жизни крупных морских хищников скорость их размножения в отличие от водорослей очень мала и в их телах задерживается значительная часть вещества, поступающего по цепям питания.

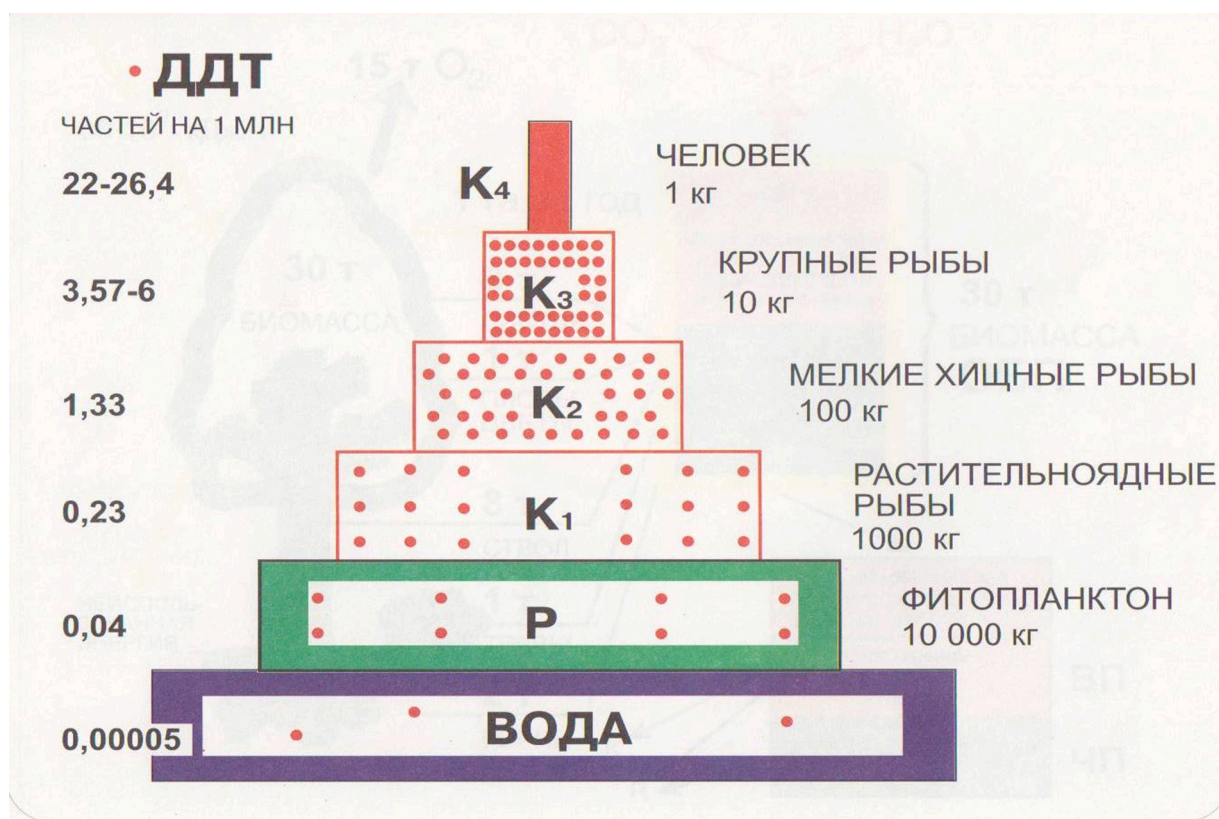


Рис. 16.3. Трофическая пирамида водной экосистемы (по Квасничковой, Калиной, 2001)
 Фиолетовый цвет – вода (среда обитания организмов); зеленый – уровень продуцентов (фитопланктон); красный – уровень консументов (K₁ –растительноядные рыбы; K₂ – мелкие хищные рыбы; K₃ – крупные рыбы; K₄ – человек).
 Красными точками на схеме представлено постепенное накопление молекул ДДТ в цепи питания

Пирамида энергии характеризует скорость возобновления биомасс. На каждом уровне пирамида энергии отражает удельное количество энергии, прошедшей через предыдущий трофический уровень за данный отрезок времени. Пирамиды потоков энергии никогда не бывают перевернутыми: на трофическом уровне может быть лишь часть энергии, усвоенной на предыдущем уровне.

Правило накопления токсических веществ (биотического усиления) в пищевой цепи: вместе с полезными веществами с одного трофического уровня на другой поступают и «вредные» вещества, накопление которых при переходе на более высокий уровень экологической пирамиды увеличивается примерно в десять раз.

На схеме изображена пищевая пирамида водной экосистемы (**рис. 16.3**), поясняющая механизм накопления токсичных веществ в живых организмах. Находящиеся в неживой природе вредные для организмов вещества (тяжелые металлы, яды и др.), продвигаясь по пищевым цепям, постепенно накапливаются в последующих уровнях пищевой пирамиды, концентрируясь во все меньших объемах биомассы на высших пищевых уровнях. Чем выше

пищевой уровень организма, тем больше ему угрожают находящиеся в его пище вредные вещества.

16.3. Коэффициенты экологической эффективности: потребления, ассимиляции и продуцирования

Экологическая эффективность — это выраженные в процентах отношения величин энергетического потока в разных точках пищевой цепи. Эти соотношения могут быть использованы применительно к составляющим популяцию и к целым трофическим уровням.

Выделяют:

1. *Коэффициент потребления или эффективности консументов* выражает отношение энергии потребленной пищи консументами определенного трофического уровня к продукции, создаваемой предыдущим трофическим уровнем:

$$\text{ЭК} = \frac{I_n}{P_{n-1}} \cdot 100\% \quad (59)$$

где: I_n – энергия потребленной пищи;

P_{n-1} – продукция нижележащего уровня пищевых ресурсов.

2. *Коэффициент эффективности ассимиляции* выражает % энергии пищи, которая усваивается организмом:

$$\text{ЭА} = \frac{A_n}{I_{n-1}} \cdot 100\% \quad (60)$$

где: A – используемая или ассимилируемая часть энергии пищи;

I_{n-1} – энергия потребленной пищи.

3. *Коэффициент эффективности продуцирования* отражает долю ассимилированной энергии, которая пошла на создание новой продукции:

$$\text{ЭП} = \frac{P_n}{A_n} \cdot 100\% \quad (61)$$

где: P_n – продуктивность трофического уровня консументов.

A_n – используемая или ассимилируемая часть энергии.

При определении экологической эффективности использовать можно только показатели, выраженные в одинаковых единицах измерений. При определении экологической эффективности важно точно указывать, о каком соотношении идет речь и к какой схеме потоков энергии оно относится (табл. 16.1).

Типы экологической эффективности (по Ю. Одуму, 1975)

Отношение	Название
А. Отношения между трофическими уровнями	
I_t / I_{t-1}	Эффективность поглощения энергии трофическим уровнем (или эффективность Линдемана). Для первичного уровня это P_G/L_A
A_t / A_{t-1}	Эффективность ассимиляции
P_t / P_{t-1}	Эффективность продукции
I_t / P_{t-1} или A_t / P_{t-1}	Эффективность использования
Б. Отношения внутри трофических уровней	
P_t / A_t	Эффективность роста тканей, или продукции
P_t / I_t	Экологическая эффективность роста
A_t / I_t	Эффективность ассимиляции

Примечание: L_A – поглощенный свет; P_G – общий фотосинтез (валовая продукция); P – продукция биомассы; I – поступление энергии; A – ассимиляция

16.4. Соотношения пресса хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции трофической структуры биоценозов

Во многих наземных экосистемах проявляется связь типа регуляции с положением вида в трофической цепи. И при возрастании плотности популяции одни регулирующие механизмы закономерно сменяются другими. При невысокой плотности популяций их динамика эффективно контролируется неспециализированными хищниками. В ответ на повышение плотности жертв потребление их каждой особью хищника обычно возрастает, но лишь до определенного предела. Если же плотность жертв превысила этот предел, то сдержать дальнейший ее рост хищник может, только увеличив свою собственную численность. Способность быстро реагировать ростом своей популяции, на рост числа жертв наиболее выражена у специализированного хищника, прошедшего длительную коэволюцию со своей жертвой. Специализированные хищники и паразиты могут сдерживать рост популяций в гораздо более широком диапазоне величин плотности, чем неспециализированные. Хищники, как и другие организмы, легко могут подорвать свои пищевые ресурсы, и именно поэтому для хищников столь важны поведенческие механизмы ограничения плотности, в частности, связанные с территориальностью.

В основу концепции трофического каскада легли две гипотезы:

1) первичные продуценты определяют состояние популяций консументов разных уровней (контроль «снизу»= эффект «bottom-up»);

2) хищничество рыб создает каскад биотических воздействий, направленный вниз и вызывающий чередование эффектов подавления и стимулирования популяций на четных и нечетных трофических уровнях (контроль «сверху»= эффект «top-down»).

Концепцию трофического каскада можно коротко сформулировать так: нагрузка биогенными элементами определяет только лишь потенциальную продуктивность водоема, отклонение от которой обусловлено структурой водного биоценоза и каскадными взаимоотношениями по типу «хищник-жертва».

Показано (McQueen et al., 1986), что эффект «bottom-up» наиболее выражен в основании трофической пирамиды (в цепи фосфор – фитопланктон) и ослабевает по направлению к вершине пастбищных цепей. Наоборот, у вершины трофической пирамиды (рыбы – зоопланктон) сильнее выражен эффект «top-down». Воздействия «снизу» и «сверху» близки к равновесию между звеньями: «фитопланктон – зоопланктон». В этой части цепи происходит ослабление трофического каскада.

Для работы трофического каскада необходимы следующие условия:

1) энергия передается по нескольким магистральным пастбищным пищевым цепям;

2) поток энергии в детритных цепях питания существенно меньше, чем в пастбищных;

3) экосистема относительно однородна в пространстве;

4) экосистема в состоянии динамического равновесия.

В эвтрофных озерах изменения в ихтиоценозе отражаются на зоопланктоне в меньшей степени, чем в олиготрофных озерах, так как выедание планктонных животных отчасти компенсируется их более высокой плодовитостью, и, кроме того, много вещества и энергии поступает в микробные пищевые петли.

Практика биоманипулирования позволяет путем вселения или повышения численности существующих видов хищных рыб регулировать биомассу мирного зоопланктона и контролировать рост биомассы фитопланктона для борьбы с «цветением» воды. Это лучше всего удастся для прудов или малых неглубоких озер.

Механизм следующий: хищные рыбы (щука, окунь, судак) выедают планктоноядных рыб (плотва, красноперка, синец) или мальков–планктонофагов, высвобождая мирный зоопланктон из-под пресса хищника. Размножаются крупные виды–фильтраторы: ветвистоусые рачки и диаптомиды, которые эффективно выедают фитопланктон.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Объясните различия детритных и пастбищных цепей питания.
2. Почему разделение функциональных групп консументов и редуцентов условное (относительное)?
3. Какие организмы среди растений являются консументами. Объясните, почему.
4. Составьте три пастбищные и три детритные цепи для наземных и водных экосистем.
5. Назовите причины и приведите примеры частично обращенных экологических пирамид численностей и биомасс.
6. Сформулируйте правило пирамиды энергий и объясните причины рассеивания энергии в пищевых цепях.
7. Укажите причины наибольшего накопления ксенобиотиков в организме верховых хищников.
8. Напишите формулу и объясните, что отражает коэффициент эффективности потребления.
9. Напишите формулу и объясните, что отражает коэффициент эффективности продуцирования.
10. Напишите формулу и объясните, что отражает коэффициент эффективности ассимиляции.
11. Объясните, как регулируется биомасса трофического уровня «снизу» и «сверху» в пищевой пирамиде экосистемы.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Почему разделение функциональных групп консументов и редуцентов условное (относительное)?
2. Объясните причины наибольшего накопления ксенобиотиков в организме у верховых хищников.
3. Объясните, почему в водных экосистемах биомасса зоопланктона может превышать биомассу фитопланктона?

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Составьте и объясните три пастбищные и три детритные цепи для экосистемы озера (пруда).
2. Составьте и объясните три пастбищные и три детритные цепи для экосистем тундры, тайги и степи.

3. Объясните, как регулируется биомасса трофического уровня «снизу» и «сверху» в пищевой пирамиде экосистемы.

17. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ЭНЕРГЕТИКА ЭКОСИСТЕМ

Учебные вопросы

17.1. Экосистема как функциональное единство биоценоза и биотопа. Сходство и различие понятий «биогеоценоз» (В.Н. Сукачев) и «экосистема» (А. Тенсли).

17.2. Продуктивность экосистемы. Первичная продукция: валовая и чистая, методы их оценки. Правило одного процента. Концепция энергетической субсидии. Вторичная продукция. Общая продуктивность экосистем.

17.3. Применение основ термодинамики в экологии. Экологические аспекты энтропии и термодинамики неравновесных процессов.

17.4. Теорема И.Р. Пригожина. Принцип А. Ле Шателье – К. Брауна и его применение в экологии. Энергия как валюта.

17.5. Гомеостаз экосистемы. Понятие об устойчивости экосистем и её формах: резистентности и упругости. Импульсная стабильность экосистем.

Тематические конспекты ответов

17.1. Экосистема как функциональное единство биоценоза и биотопа. Сходство и различие понятий «биогеоценоз» (В.Н. Сукачев) и «экосистема» (А. Тенсли)

Любую совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ, называют *экосистемой*.

Экосистема – функциональная система, включающая в себя сообщество организмов и физико-химическую среду обитания. Термин ввел А. Тенсли (1935). Термин приложим к обозначению систем, обеспечивающих круговорот любого ранга.

Для поддержания круговорота веществ в системе необходимо наличие запаса неорганических молекул в усвояемой форме и трех функционально различных экологических групп организмов: продуцентов, консументов и редуцентов. Автор учения о биогеоценозах академик В.Н. Сукачев (1942).

Биогеоценоз – это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющих свою специфику взаимодействия этих

слагаемых 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 биогеоценозе В.Н. Сукачев выделял два блока: *экотоп* – совокупность условий абиотической среды и *биоценоз* – совокупность всех живых организмов. *Экотоп* часто рассматривают как абиотическую среду, не преобразованную растениями (первичный комплекс факторов физико-географической среды), а *биотоп* – как совокупность элементов абиотической среды, видоизмененных средообразующей деятельностью живых организмов. Понятие биогеоценоз применяют обычно к сухопутным природным системам, где в качестве основного звена обязательно присутствует фитоценоз. Биогеоценоз – это экосистема в рамках фитоценоза (Дылис, 1978).

17.2. Продуктивность экосистемы. Первичная продукция: валовая и чистая, методы их оценки. Вторичная продукция. Правило одного процента. Концепция энергетической субсидии. Общая продуктивность экосистем.

Первичная продуктивность экосистемы – скорость, с которой солнечная энергия усваивается продуцентами в процессе фотосинтеза и накапливается в форме химических связей.

Валовая первичная продуктивность (валовый фотосинтез или общая ассимиляция) – это общая скорость накопления в процессе фотосинтеза органического вещества, создаваемого растениями на единице площади за единицу времени (тонн/км²/год; мг/см²/сутки и т.п.). Часть этой продукции идет на поддержание жизнедеятельности самих растений (*R* – затраты на дыхание).

Чистая первичная продуктивность (наблюдаемый фотосинтез или чистая ассимиляция) – это скорость накопления органического вещества за вычетом той ее части, которая пошла на дыхание за изучаемый период.

$$P_N = P_G - R \quad (62)$$

где P_N – чистая первичная продуктивность;

P_G – валовая первичная продуктивность;

R – затраты на дыхание.

Чистая первичная продуктивность – это энергетический резерв для консументов и редуцентов. Перерабатываясь в цепях питания, она идет на пополнение массы гетеротрофных организмов.

Вторичная продуктивность – скорость потребления органического вещества на уровне консументов ($P_{2,3...n}$). Вторичную продукцию вычисляют отдельно для каждого трофического уровня, так как прирост массы на каждом из них происходит за счет энергии, поступающей с предыдущего.

Чистая продуктивность сообщества – скорость накопления органического вещества, не потребленного гетеротрофами за вегетационный период или год. Это чистая первичная продуктивность за минусом вторичной продукции всех уровней.

$$Ч_n = P_{N\_} - \sum P_{2,3,...n} \quad (63)$$

где: $P_{N\_}$ – чистая первичная продуктивность;

$P_{2,3,...n}$ – скорость потребления органического вещества на уровне консументов.

Правило 1%. В процессе фотосинтеза в энергию химических связей органического вещества, преобразуется не более 1% потока солнечной энергии. Для биосферы в целом доля возможного потребления чистой первичной продукции (на уровне консументов высшего порядка) не превышает 1 %. Формулировка правила 1% по Горшкову В.Г. (1985): изменение энергетики природной системы в пределах до 1%, как правило, не выводит систему из равновесного состояния.

Постулат нулевого максимума Р. Маргалефа: экосистема в своем развитии стремиться к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности (практически нулевой).

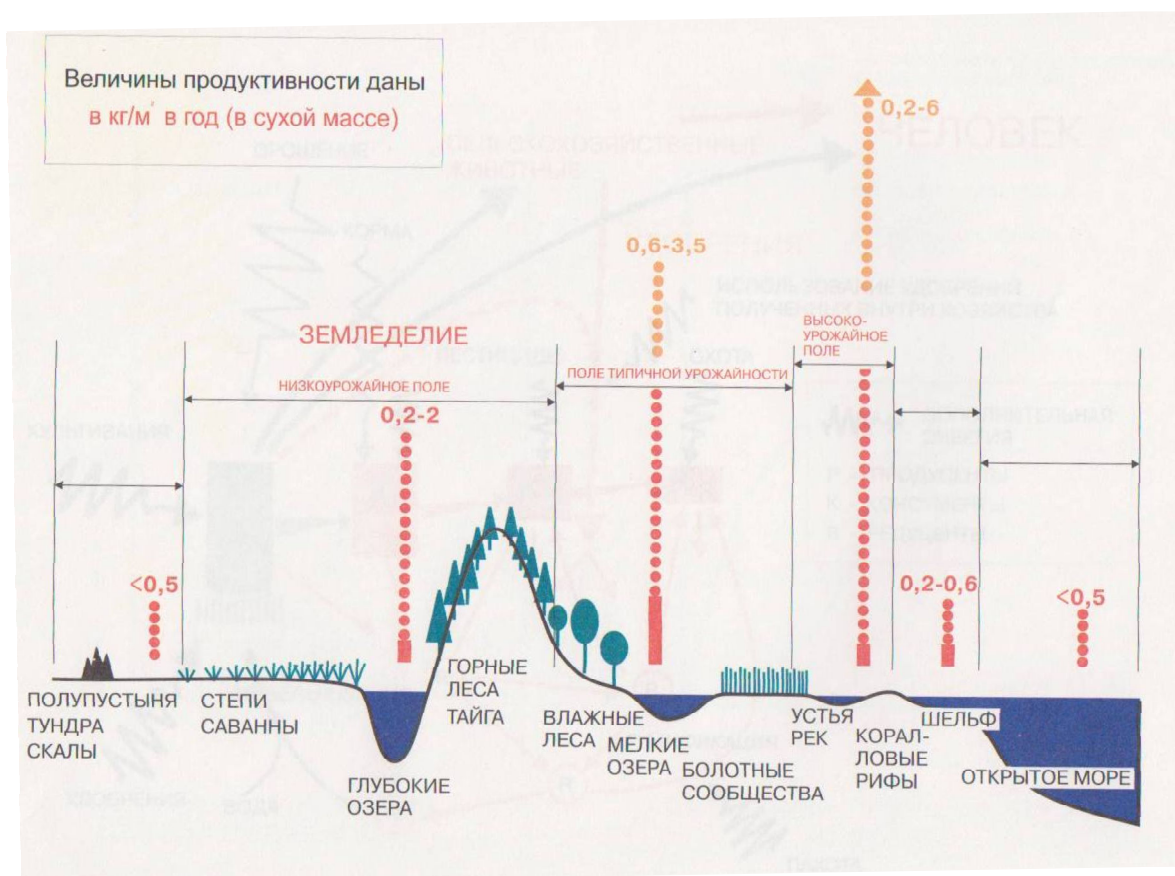


Рис. 17.1. Продуктивность различных экосистем (в кг/м^2 /за год) (по Кваснической, Калиной, 2001)

Цветом обозначено: черный, зеленый, синий – схематическое изображение отдельных биомов; красный – возможные объемы биологической продукции; оранжевый – продуктивность (в среднем) агроэкосистем

На *рис. 17.1.* представлена продуктивность различных экосистем (в $\text{кг}/\text{м}^2$ за год в сухой массе). Теоретическая возможная скорость создания первичной биологической продукции определяется возможностями фотосинтетического аппарата растений. В целом по земному шару усвоение растениями солнечной энергии не превышает 0,1%, так как фотосинтетическая активность растений ограничивается множеством факторов.

Самая высокая продукция достигает в среднем $25 \text{ г}/\text{м}^2$ сутки в очень благоприятных условиях, например в эстуариях рек и в лиманах аридных районов, при высокой обеспеченности растений водой, светом и минеральным питанием. На больших площадях продуктивность автотрофов не превышает $0,1 \text{ г}/\text{м}^2$ /сутки. Таковы жаркие пустыни, где жизнь лимитируется недостатком воды, полярные пустыни, где не хватает тепла, и обширные внутренние пространства океанов с крайним дефицитом питательных веществ для водорослей. Общая годовая продукция сухого органического вещества на Земле составляет 150–200 млрд т. Более трети его образуется в океанах, около двух третей – на суше.

17.3. Применение основ термодинамики в экологии. Экологические аспекты энтропии и термодинамики неравновесных процессов

Энергия – это общая количественная мера движения и взаимодействия всех видов материи. Энергию определяют, как способность производить работу. Существование экосистемы, как открытой по энергии системы, возможно лишь при условии постоянного поступления извне энергии, способной совершать работу. Это может быть солнечная энергия, либо энергия, высвобождающаяся при химических реакциях, либо энергия, эквивалентная количеству поступающих в экосистему различного рода органических веществ, содержащихся, например, во вносимых загрязнителях или других веществах. В экосистеме происходит постоянный *обмен веществ*, поддерживаемый *односторонним потоком энергии солнца*.

Процессы трансформации энергии в экосистемах организуются в результате жизнедеятельности живых организмов, различных взаимоотношений между организмами, главным образом через их трофические связи.

При каждом *переходе энергии* из одного пищевого звена в другое часть энергии высвобождается в виде *тепла* (*рис. 17.2*).

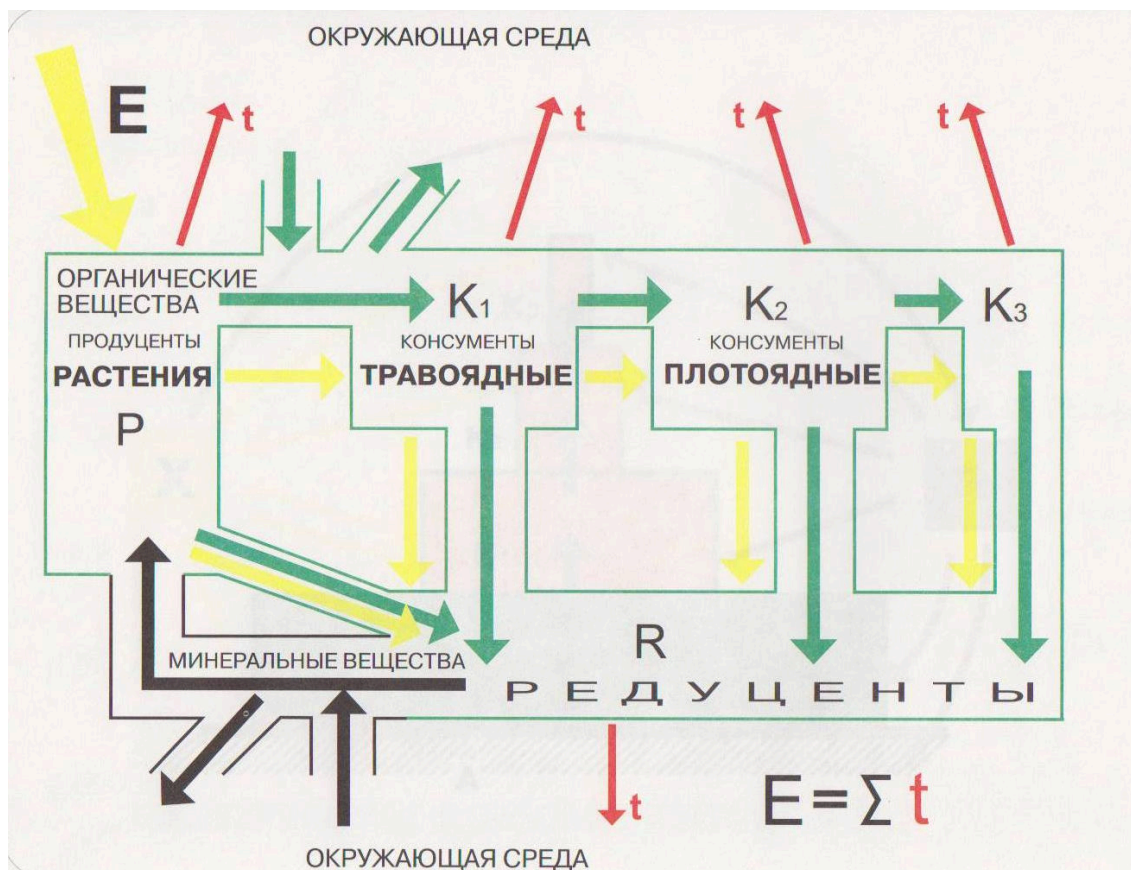


Рис. 17.2. Круговорот веществ и поток энергии в экосистеме (по Квасничковой, Калиной, 2001)

Цветом на рисунке обозначено: желтый – энергия солнца (источник энергии, солнце – E); красный – тепло, высвобождающееся при переходе энергии из одного пищевого звена в другое (t); зеленый – движение органического вещества; черный – движение минеральных веществ.

P – продуценты (растения); K₁ – консументы первого порядка (травоядные);

K₂, K₃ – консументы следующих порядков (плотоядные, всеядные);

R – редуценты (почвенные организмы)

Организмы представляют собой *открытые* биологические системы, так как они связаны с окружающей средой постоянным потоком вещества, энергии и информации, проходящими через их тела. *Изолированная* система (*замкнутая* система) – термодинамическая система, которая не обменивается с окружающей средой ни веществом, ни энергией.

Свойство энергии описывается законами термодинамики.

Первый закон термодинамики. Закон сохранения энергии: при любых процессах, происходящих в изолированных системах, ее энергия сохраняется, она может только превращаться в другие виды энергии и (или) переходить между компонентами системы, но не создается заново и не исчезает.

Энергетический принцип изучения биотического круговорота веществ отражает это фундаментальное положение термодинамики: энергия, в отличие от вещества, в цепи трофических (пищевых) превращений не исчезает, а переходит из одной формы в другую.

Количество производимой организмами энергии может быть определено расчетным путем, с учетом того, что в процессе дыхания организмы рассеивают энергию, эквивалентную количеству потребленного ими кислорода или деструкции соответствующего количества органических веществ. Установлена зависимость между количеством потребленного кислорода, или скоростью обмена (C), у разных видов животных с массой их тела (W):

$$C = aW^b \quad (64)$$

При этом в целом для животного мира $b > 0,75$. Выявление закономерностей трансформации энергии в экосистемах облегчается тем, что биомасса организмов, скорости ее построения (продукция) и разрушения (деструкция) могут быть выражены в единицах энергии или иных эквивалентных единицах, отнесенных к конкретному моменту или отрезку времени. Этому же способствует использование установленных количественных закономерностей роста, размножения, метаболизма, питания животных и влияния факторов среды на эти процессы, которые исследует экологическая физиология организмов.

Второй закон термодинамики. Закон энтропии. Процессы, связанные с превращением энергии могут происходить самопроизвольно при условии, что энергия переходит в рассеянную форму (диссипатирует). Поскольку некоторая часть энергии всегда рассеивается в виде недоступной для использования тепловой энергии, эффективность самопроизвольного превращения кинетической энергии в потенциальную всегда меньше 100%.

Важнейшая термодинамическая характеристика организмов, экосистем и биосферы, в целом, способность создавать и поддерживать высокую степень внутренней упорядоченности, т.е. состояние с низкой энтропией. Чем более упорядоченная система, тем ее энтропия ниже, чем менее упорядоченная – тем выше.

17.4. Теорема И.Р. Пригожина. Принцип А. Ле Шателье – К. Брауна и его применение в экологии. Энергия как валюта

Теорема И.Р. Пригожина. Принцип сохранения упорядоченности: в открытых системах энтропия не возрастает, а уменьшается до тех пор, пока не достигается минимальная постоянная величина, всегда большая нуля. Все имеющиеся экспериментальные и наблюдательные факты показывают, что для существования в системе упорядоченных структур (исключая равновесные структуры типа кристаллов) система должна быть открытой, *т.е. обмениваться с окружающей средой энергией и энтропией, переносимых веществом и/или радиацией*. При этом обмен должен быть так велик, чтобы система находилась вдали от термодинамического равновесия в области нелинейной зависимости обобщенных термодинамических потоков от термодинамических сил. В любой

реальной системе всегда идут необратимые диссипативные процессы (вязкость, диффузия, теплопроводность, химические реакции, фазовые переходы), в которых растет энтропия. Причина необратимости кроется в неустойчивости траекторий атомов и молекул при наличии их взаимодействий (столкновений). Единственная функция состояния, которая различается в необратимых и обратимых процессах это энтропия: в необратимых процессах она растет, в обратимых – не меняется. Изменение энтропии открытой системы dS складывается из ее изменение за счет притока из окружающей среды dS_e и её увеличения $dS_i > 0$ за счет внутренних диссипативных процессов:

$$dS = dS_e - dS_i \quad (65)$$

В открытой системе, обменивающейся веществом и энергией с окружающей средой, может быть как приток, так и отток энтропии, т.е. dS_e иметь любой знак и энтропия системы может увеличиваться, или уменьшаться, но *энтропия системы вместе с окружающей средой всегда увеличивается в соответствии со вторым законом термодинамики*. Если система находится в стационарном состоянии, то из системы происходит отток энтропии в окружающую среду, т.е. $dS_e < 0$, который компенсирует производство энтропии внутри системы dS_i , которое по определению всегда > 0 . Если ввести понятие *отрицательной энтропии, т.е. негэнтропию* ($-dS_e$) (Шредингер, 1943), то можно сказать имеется приток отрицательной энтропии, который расходуется в диссипативных процессах и поддерживает систему в неравновесном состоянии. Следовательно, в стационарном неравновесном состоянии приток негэнтропии равен производству энтропии и может служить мерой всех диссипативных процессов. В состоянии равновесия параметры системы не меняются со временем. В состояние термодинамического равновесия система приходит через достаточно большой промежуток времени в условиях изоляции от окружающей среды. При равновесии прекращаются все необратимые процессы, связанные с диссипацией энергии – т.е. жизнь.

Принцип А. Ле Шателье – К. Брауна: при внешнем воздействии, выводящим систему из состояния устойчивого равновесия, это равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабляется.

Принцип экономии энергии (Л. Онсагер): при вероятности развития процесса в некотором множестве направлений, допускаемых началами термодинамики, реализуется то, которое обеспечивает минимум рассеивания энергии.

Энергию рассматривают как универсальную «экологическую валюту», которой организм расплачивается за получаемую из окружающей среды отрицательную энтропию (негэнтропию). Источником негэнтропии для сообщества служат фотоны света. Способность организма запасать энергию связана с предотвращением ее рассеивания, т.е. со способностью системы к поддержанию упорядоченного состояния. В этом случае, система имеет

положительный баланс энергии. Если отношение количества израсходованной энергии (А) к количеству полученной энергии (В) < 1 – это приводит к наращиванию биомассы. Если отношение количества израсходованной энергии (А) к количеству полученной энергии (В) $= 1$ – система развивается нормально и характеризуется стационарным состоянием. Если отношение количества израсходованной энергии (А) к количеству полученной энергии (В) > 1 – наблюдается расход биомассы.

17.5. Гомеостаз экосистемы. Понятие об устойчивости экосистем и её формах: резистентности и упругости. Импульсная стабильность экосистем

Стабильность экосистем – их способность сохранять свою структуру и функциональные свойства при воздействии внешних факторов. Обеспечивается эврибионтностью ключевых видов.

Устойчивость (пластичность) экосистем – способность экосистемы возвращаться в исходное (или близкое к нему) состояние после воздействия факторов, выводящих ее из равновесия. Пластичными экосистемами для лесной зоны являются лиственные леса, как промежуточные стадии сукцессии. Они выносят в несколько раз больше рекреационных (связанных с посещением населения) и других (пастьба скота, разного рода загрязнения) нагрузок, чем климаксные экосистемы, в которых эдификаторами выступают хвойные виды.

Упругость экосистем – способность воспринимать значительные воздействия, не изменяя существенно своей структуры и свойств (хвойные леса в лесной зоне, типчаково–ковыльные степи и т.п.). Вместе с тем при определенных (запороговых) воздействиях такая система обычно разрушается или переходит в новое качество.

Импульсная стабильность – промежуточная стадия развития экосистемы, некий компромисс между молодой и зрелой системой. Примером являются экосистемы с колеблющимся уровнем воды: лиманы, литораль остаются на ранних, относительно плодородных стадиях, благодаря приливам, поставляющим энергию для быстрого круговорота биогенных веществ.

Для экосистем с низкой устойчивостью характерны вспышки численности отдельных видов. Последнее связывается с тем, что в маловидовых экосистемах слабо проявляются силы, уравнивающие численность различных видов (конкуренция, хищничество, паразитизм). Так, для тундровых экосистем типичны периодические резкие увеличения численности мелких грызунов – леммингов. В качестве результата низкой устойчивости этих экосистем рассматривается легкое разрушение их под влиянием внешних воздействий (перевыпаса, технических нагрузок и т.п.).

К неустойчивым и низкостабильным относят агроценозы, создаваемые человеком и представленные обычно одним преобладающим видом.

Гомеостаз экосистем – динамическое равновесие, поддерживаемое регулярным возобновлением основных ее компонентов и постоянной саморегуляцией во всех звеньях.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки к семинарскому занятию

1. Объясните различия понятий «экосистема» и «биогеоценоз».
2. Напишите уравнение зависимости валовой и чистой первичной продукции.
3. Объясните, что отражает отношение продукции к дыханию для трофического уровня.
4. Объясните, почему в водных экосистемах по сравнению с наземными эффективность продуцирования первичных консументов выше.
5. Напишите уравнение изменения энтропии и сформулируйте теорему И. Пригожина для экосистем.
6. Сформулируйте принцип саморегуляции Ле Шателье – Брауна.
7. Сформулируйте принцип экономии энергии Л. Онсагера.
8. Объясните, чем упругая устойчивость отличается от резистентности экосистемы.
9. Объясните понятие «импульсной стабильности экосистем», приведите примеры экосистем, характеризующихся импульсной стабильностью.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Объясните, почему в водных экосистемах по сравнению с наземными, эффективность продуцирования первичных консументов выше.
2. Объясните условия применения второго начала термодинамики к природным экосистемам.
3. Объясните, почему в разных природно-географических зонах в экосистемах преобладают разные типы устойчивости.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Объясните причины и подтвердите примерами существование экосистем с разной биологической продуктивностью.
2. Сформулируйте и подтвердите примерами постулат нулевого максимума Маргалефа.

3. Объясните, почему изменяется соотношения продукции к затратам на дыхание в автотрофных и гетеротрофных экосистемах?

18. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ ЭКОСИСТЕМ

Учебные вопросы

18.1. Учение об экологической сукцессии. Пионерная, сериальные и климаксная стадии сообщества. Закономерности изменения структуры и функционирования экосистем в ходе сукцессий.

18.2. Концепции экологического климакса. Климатический, эдафический и катастрофический климаксы. Климакс-мозаика.

18.3. Первичные и вторичные автотрофные сукцессии: автогенная и аллогенная компоненты. Демутационные процессы.

18.4. Гетеротрофные и деградационные сукцессии. Дисклимакс.

Тематические конспекты ответов

18.1. Учение об экологической сукцессии. Пионерная, сериальные и климаксная стадии сообщества. Закономерности изменения структуры и функционирования экосистем в ходе сукцессий

Экологическая сукцессия (от лат. *succession* – преемственность) – направленное развитие экосистемы, результатом которого является установление равновесия между биотическим сообществом и физической средой. Термин ввел в 1901 г. американский ботаник Г. Каульс (1869–1939). Развитие учения о сукцессии связано с именем Ф. Клеменса (1874–1945).

В зависимости от причин сукцессии различают **экзодинамические** сукцессии, вызванные внешними по отношению к данной экосистеме факторами (изменениями климата, понижением уровня грунтовых вод, подъемом уровня мирового океана), и **эндодинамические** сукцессии, вызванные внутренними механизмами экосистемы.

Последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется **сукцессионной серией**.

В зависимости от исходных условий принято различать первичные сукцессии и вторичные (восстановительные) сукцессии, начинающиеся с более благоприятных стартовых условий, например, после пожара, вырубке леса или на заброшенном поле (*рис. 18.1*). Если сукцессия начинается, когда идет активное накопление органического вещества, ее называют **автотрофной сукцессией**.

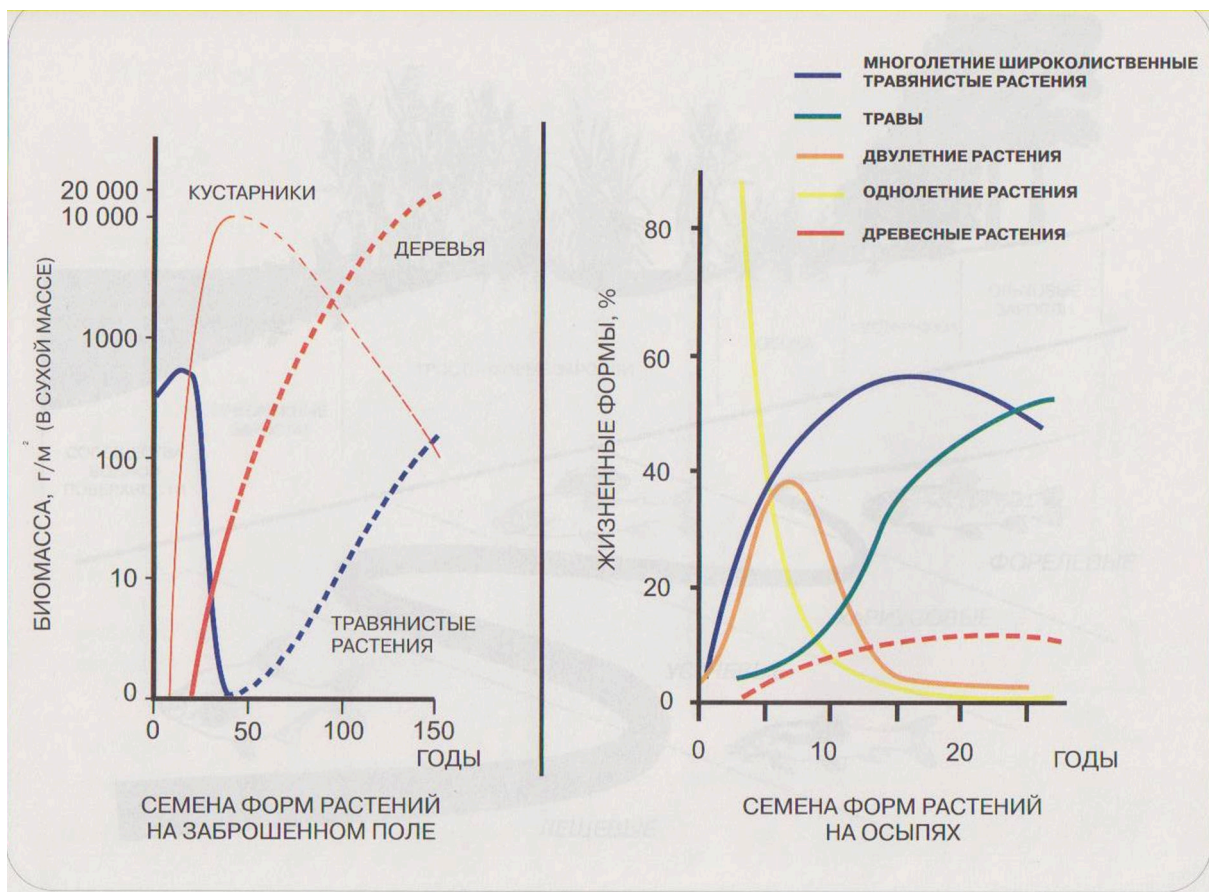


Рис. 18.1. Схема развития первичной сукцессии на осыпях и вторичной сукцессии на заброшенном поле (по Квасничковой, Калиной, 2001)

В любом сукцессионном процессе можно выявить ряд закономерностей:

1. Изменение энергетики. В экосистеме отношение общего дыхания сообщества (R) к его суммарной биомассе (B) рассматривают, как отношение затрат энергии на поддержание жизни, к энергии и, заключенной в структуре системы. Отношение R/B – мера термодинамической упорядоченности или соотношение Шредингера.

Выделяют также группу энергетических отношений: B/R , P/R и P/B , где: B – биомасса; R – затраты на дыхание; P – продуцирование органического вещества. На ранних стадиях автотрофной сукцессии скорость образования валовой первичной продукции (P) превышает скорость дыхания сообщества (R) (расходы на жизнеобеспечение плюс потребление гетеротрофами), т. е. $P/R > 1$. В результате биомасса (B) будет постоянно накапливаться. Поэтому по мере развития сукцессии и первичная продуктивность и расходы на дыхание сообщества растут, но при этом отношение P/R стремится к балансу $P/R = 1$, характерному для стадии климакса. На этой стадии вся первичная продукция расходуется на дыхание и потребление гетеротрофами. Это значит, что на стадии климакса чистая продукция экосистемы теоретически равна нулю, а количество биомассы максимально.

Гетеротрофная сукцессия, наоборот, начинается с отношения $P/R < 1$, но также по мере развития сукцессии стремится к $P/R = 1$, т. е. в обоих случаях наблюдается тенденция к равновесию между связанной энергией и энергией, затрачиваемой на поддержание биомассы. В зрелых экосистемах отношения $P/R \sim 1$, отношение P/B имеет низкие значения. В развивающихся экосистемах $P/R < 1$, а отношение P/B имеет более высокие значения. Таким образом, в зрелых экосистемах максимальна биомасса, а на ранних стадиях развития сообщества максимальна чистая продукция сообщества (урожай). Отношение P/R является показателем зрелости сообщества. Пока $P > R$, в системе будет накапливаться органическое вещество и биомасса (B), в результате отношение P/B будет уменьшаться, а B/R – увеличиваться.

2. Изменение разнообразия. В ходе сукцессии постепенно нарастает видовое многообразие. Это ведет к усложнению связей внутри ценоза, разветвлению цепей питания и усложнению трофической сети, умножению симбиотических отношений, усилению регуляторных возможностей внутри системы. Тем самым уменьшается вероятность слишком сильного размножения отдельных видов и снижается степень доминирования наиболее массовых форм. На ранних стадиях сукцессии преобладают виды с высокой скоростью размножения и роста, но низкой способностью к индивидуальному выживанию. На стадии равновесия давление естественного отбора благоприятствует видам с низкой скоростью роста, но большей способностью к выживанию.

3. Совершенствование круговоротов биогенных элементов. По мере усложнения трофической структуры экосистемы увеличивается время оборота биогенных веществ. Кроме того, циклы многих биогенных элементов, таких, как азот, фосфор и кальций, замыкаются в пределах данной экосистемы. Все это способствуя накоплению запаса биогенных элементов, т. е. в процессе сукцессии количество этих элементов на входе оказывается большими, чем их количество на выходе. В зрелой климаксовой системе вход и выход биогенных элементов почти уравниваются, однако некоторое накопление все же происходит.

4. Относительное равновесие климаксовых стадий. После достижения климакса динамические процессы вовсе не прекращаются, но динамика экосистемы изменяет свой характер. Она становится более замедленной. Одни организмы сменяют другие, происходит внедрение новых видов, формируются новые экологические ниши, совершенствуются адаптации и т.д.

18.2. Концепции экологического климакса. Климатический, эдафический и катастрофический климаксы. Климакс – мозаика

В любой сукцессионной серии темпы происходящих изменений постепенно замедляются. Конечным итогом является формирование относительно устойчивой стадии – **климаксового сообщества**, или **климакса** (Клементс, 1916). Климаксные экосистемы способны к длительному

самоподдерживанию в соответствующем диапазоне условий, так как приобретают такие черты организации биоценозов, которые позволяют поддерживать сбалансированный круговорот веществ.

Климакс – это результат автогенных и аллогенных сукцессии, не абсолютно устойчивое состояние, а фаза относительно медленного развития. Изменения, происходящие в основных структурных и функциональных характеристиках экосистем, представлены в таблице 18.1.

Таблица 18.1

Тенденции, которые следует ожидать в процессе сукцессии экосистем (по Одум, 1975, с добавлениями)

Признаки экосистемы	Стадии сукцессии	
	начальные (развивающиеся)	Климаксовые (зрелые)
Энергетика сообщества P/R (отношение валовой продукции к дыханию) P/B (отношение валовой продукции к биомассе) B/E (отношение биомассы к единице потока энергии) Чистая продукция сообщества Пищевые цепи	$>1<$ высокое низкое высокая линейные (пастбищные)	~ 1 Низкое Высокое низкая ветвящиеся (детритные)
Структура сообщества Общее органическое вещество Неорганические биогенные вещества Видовое разнообразие Биохимическое разнообразие Структурное разнообразие (ярусность и пространственная гетерогенность)	мало экстрабиотические мало мало мало	много интрабиотические велико велико велико
Жизненный цикл Специализация по нишам Размеры организмов Жизненные циклы	широкая небольшие короткие и простые	узкая крупные длинные и сложные
Круговороты биогенных веществ Круговороты минеральных веществ Скорость обмена биогенных веществ между организмами и средой Роль детрита в регенерации биогенных веществ	открытые высокая незначительная	замкнутые низкая значительная

Признаки экосистемы	Стадии сукцессии	
	начальные (развивающиеся)	Климаксовые (зрелые)
Изменения «вперед» Изменения «назад» (ретрогрессия)	медленные быстрые	
<i>Давление отбора</i> Характер роста Продукция	быстрый (r-отбор) количество	медленные (K-отбор) качество
<i>Всеобщий гомеостаз</i> Внутренний симбиоз Стабильность Энтропия	не развит низкая высокая	развит высокая низкая

Гипотеза климакс – мозаики Р. Уиттекера (Дедю, 1990) – признание наличия непрерывно варьирующих под воздействием эдафических факторов климаксов в однородной в климатическом отношении территории; климакс в каждой точке признается индивидуальным и трактуется как мозаика видовых популяций, совмещенных условиями среды.

В 1953 году Р. Уиттекер предложил гипотезу сукцессионного развития, основанную на представлениях о непрерывности и стохастичности сообществ (в отличие от организменных аналогий Ф. Клементса) и получившую название климакс – мозаики (англ. climax-pattern). Он считал, что между климаксовыми сообществами существуют переходы и количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности, т.е. в каждой точке - свой индивидуальный климакс (рис. 18.2).

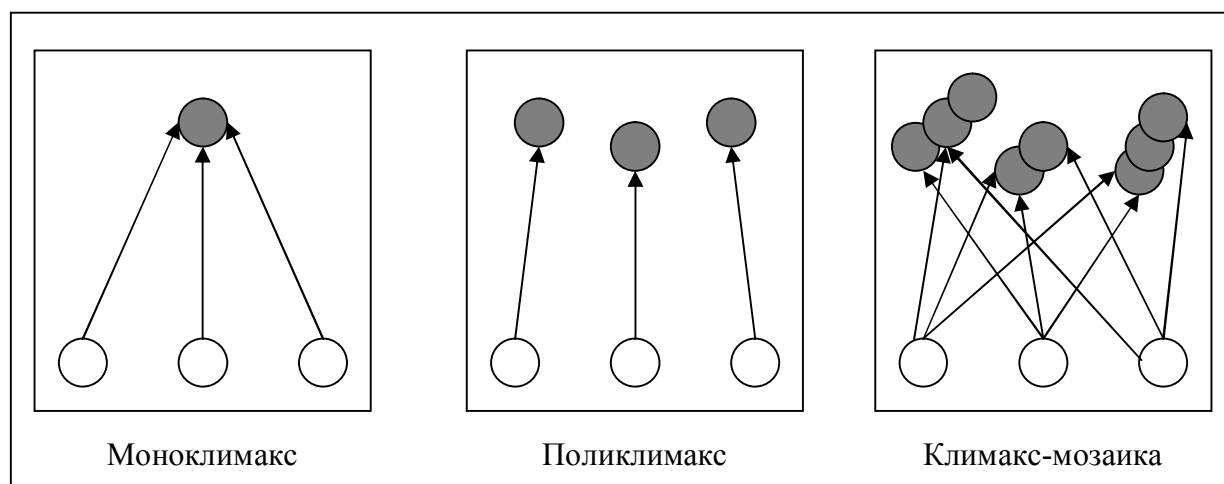


Рис. 18.2. Схемы, иллюстрирующие гипотезы достижения климакса

Для каждой климатической зоны различают единственный климатический климакс и разное число эдафических климаксов.

Климатический климакс – это теоретическое сообщество, к достижению которого направлено все развитие экосистемы в данном регионе, находящееся в равновесии с общими климатическими условиями. Это сообщество реализуется там, где физические условия среды не экстремальны и не изменяют воздействие преобладающего на территории климата. Если же рельеф местности, пожары и другие причины препятствуют развитию климатического климакса, сукцессия заканчивается формированием эдафического климакса, изменяющегося в зависимости от локальных условий субстрата.

Катастрофический (циклический) климакс – терминальное состояние экосистемы, возникающее благодаря периодически появляющимся катастрофам, пожарам, вредителям и пр. Природные катастрофы уничтожают климаксное сообщество и способствуют повторению сукцессии.

18.3. Первичные и вторичные автотрофные сукцессии: автогенная и аллогенная компоненты. Демутационные процессы

Первичные сукцессии начинаются на лишенных жизни местах – на скалах, обрывах, наносах рек, сыпучих песках и т. п. При заселении таких участков живые организмы необратимо меняют местообитание и сменяют друг друга. Основная роль принадлежит накоплению отмерших растительных остатков или продуктов разложения, что зависит как от характера растительности, так и от комплекса разрушителей мертвой растительной массы – животных, грибов и микроорганизмов. Постепенно формируется почвенный профиль, изменяется гидрологический режим участка, его микроклимат. Такие сукцессии называют **экогенетическими**, так как они ведут к преобразованию самого местообитания. Если при этом усиливающееся влияние фактора приводит к постепенному упрощению структуры сообществ, обеднению их состава, снижению продуктивности, то подобные смены называют **дигрессионными** или **дигрессиями**.

Вторичные сукцессии представляют собой восстановительные смены. Они начинаются в том случае, если в уже сложившихся сообществах частично нарушены установившиеся взаимосвязи организмов, например, удалена растительность одного или нескольких ярусов (в результате вырубki, пожара, вспашки и т.д.). **Демутационные (восстановительные) процессы (демутации)** – восстановление искусственно нарушенного сообщества. Примером вторичных сукцессий демутационного типа может служить **пирогенная сукцессия** – восстановление после лесного пожара.

Экогенетические (аллогенные) сукцессии обусловлены влиянием геохимических сил (абиотических факторов), действующих на экосистему извне.

Эндогенетические (автогенные) сукцессии вызываются изменениями структуры и системы связей в существующих сообществах. Оба вида сукцессий взаимосвязаны и могут переходить одна в другую. Например, эвтрофикация

озер происходит под действием населяющих их сообществ, толчком к изменению которых служит поступление в озера биогенных элементов извне.

18.4. Гетеротрофные и деградационные сукцессии. Дисклимакс

Если сукцессия начинается с активного потребления органического вещества, то ее называют **гетеротрофной сукцессией**.

В естественных экосистемах центральным звеном является растительность, и все процессы изменения в данных сообществах относятся к автотрофным сукцессиям. Динамика гетеротрофов целиком подчинена динамике автотрофов – смена животных сообществ зависит от смены растительных сообществ. Автотрофные сукцессии могут длиться теоретически вечно, так как источником энергии служит Солнце.

В гетеротрофных сукцессиях участвуют только животные (гетеротрофы, консументы). Примером гетеротрофной сукцессии может служить разрушение поваленного дерева. Первыми на мертвом или ослабленном дереве поселяются насекомые-короеды, которые повреждают кору, давая возможность проникнуть в места повреждений спорам грибов. Грибы–пионеры размягчают древесину, окрашивая ее в разные цвета. Это облегчает появление следующей волны насекомых, которые питаются уже древесиной (ксилофаги). И поврежденной ими древесине развиваются грибы–деструкторы, способствующие появлению мягкой гнили. Затем их сменяют грибы-гумификаторы, превращающие гнилую древесину в гумус. На всех стадиях гетеротрофной сукцессии также идет соответствующая смена видов микроорганизмов. В конечном итоге все органическое вещество разлагается до конечных продуктов: минеральных веществ и углекислого газа. Аналогичные процессы идут и при разложении трупов животных, а также в экскрементах животных, в лесной подстилке, в загрязненных водах.

Гетеротрофная сукцессия предполагает обязательное наличие определенного запаса энергии, аккумулированной в органическом веществе. Она заканчивается вместе с исчерпанием ресурса энергии, т. е. после полного разложения исходного субстрата. После этого экосистема перестает существовать, т. е. для нее не определено понятие климакса. В отличие от биогеоценозов, такие экосистемы смертны.

Когда сообщество, не представляющее собой климатический или эдафический климакс для данной местности, поддерживается человеком или домашними животными, то его называют **дисклиматиксом** или антропогенным субклимаксом. Например, чрезмерный выпас скота может породить пустыню там, где могла бы быть степь. В этом случае: пустыня-дисклимакс, степь – климатический климакс.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Сформулируйте определение понятий «экологическая сукцессия» и «экологический климакс».
2. Приведите примеры и объясните различия автотрофной и гетеротрофной сукцессий.
3. Приведите примеры и объясните различия экзогенной и эндогенной сукцессий.
4. Приведите примеры и объясните различия первичной и вторичной автотрофных сукцессий.
5. Объясните понятия моноклимакса, поликлимакса и климакс–мозаики.
6. Укажите не менее 12 различий климаксного и пионерного состояния биоценозов.
7. Объясните понятие и приведите примеры дигрессионных сукцессий, приведите примеры.
8. Объясните понятие и приведите примеры экогенетических сукцессий.
9. Объясните понятие и приведите примеры демутиационных сукцессий.
10. Объясните понятие и приведите примеры дисклимакса.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Приведите примеры и объясните различия дигрессионных и демутиационных экологических сукцессий.
2. Приведите примеры и объясните различия экзогенной и эндогенной сукцессий.
3. Приведите примеры и объясните различия первичной и вторичной автотрофных сукцессий.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Составьте последовательности и объясните ход первичных и вторичных автотрофных сукцессий для наземных и водных экосистем.
2. Составьте последовательности и объясните ход гетеротрофных сукцессий для наземных и водных экосистем.
3. Объясните характер изменения структуры и функционирования биоценоза на разных этапах автотрофной сукцессии.

19. ЗОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ ЭКОСИСТЕМ

Учебные вопросы

19.1. Понятие биома. Критерии выделения биомов. Основные типы биомов и их сравнительная характеристика. Биохоры и биоциклы.

19.2. Экосистемы Мирового океана. Океанические «плёнки жизни» и «узлы жизни». Хемоавтотрофные гидротермальные экосистемы и их обитатели.

19.3. Экосистемы ветландов (болот). Распространение, экологическое значение. Последствия осушения болот.

Тематические конспекты ответов

19.1. Понятие биома. Критерии выделения биомов. Основные типы биомов и их сравнительная характеристика. Биохоры и биоциклы

Биом – совокупность различных растительных организмов и среды их обитания в определенной ландшафтной зоне. Термин ввёл Ф. Клементс (1916). Выделено более 40 биомов. Классификация основана на типах растительности и основных стабильных физических чертах климата и ландшафта. Ландшафт – природный географический комплекс, в котором все основные компоненты (рельеф, верхние горизонты литосферы, климат, воды, почвы, растительность, животный мир) находятся в сложном взаимодействии, образуя однородную по условиям развития единую систему. По происхождению выделяют два типа ландшафтов – природный и антропогенный.

Природный ландшафт формируется исключительно под влиянием природных факторов и не преобразован хозяйственной деятельностью человека. Выделяют следующие природные ландшафты:

- *геохимический* – обозначает участок, выделенный на основе единства состава и количества химических элементов и соединений;
- *элементарный ландшафт* обозначает участок, сложенный определенными породами, находящимися на одном элементе рельефа, в равных условиях залегания грунтовых вод, с одинаковым характером растительных ассоциаций и одним типом почв;
- *охраняемый ландшафт*, на котором в установленном порядке регламентированы или запрещены все или отдельные виды хозяйственной деятельности.

Антропогенный ландшафт – это преобразованный хозяйственной деятельностью бывший природный ландшафт настолько, что изменена связь природных компонентов (занимают 50% суши). Сюда относятся ландшафты:

- *агрокультурный (сельскохозяйственный)* – растительность в значительной степени заменена сельскохозяйственными и садовыми культурами;

- *техногенный* – структура обусловлена техногенной деятельностью человека, с использованием мощных технических средств (нарушение земель, загрязнение промышленными отходами). Сюда входит ландшафт *индустриальный*, образующийся под воздействием на него промышленных комплексов;

- *городской (урбанистический)* – структура обусловлена компактным проживанием, с многочисленными постройками и инфраструктурой, автодорогами, парками и скверами.

Определяющими условиями для больших естественных экосистем является температура среды, количество и распределение по времени доступной влаги. Эти факторы во взаимодействии определяют начальное распределение биомов по земной поверхности. Вода в твердом состоянии – лед и снег – для растений не доступна, так как их корни всасывают воду только в жидком состоянии. На схеме представлено распределение биомов в зависимости от температуры и осадков (*рис. 19.1*):

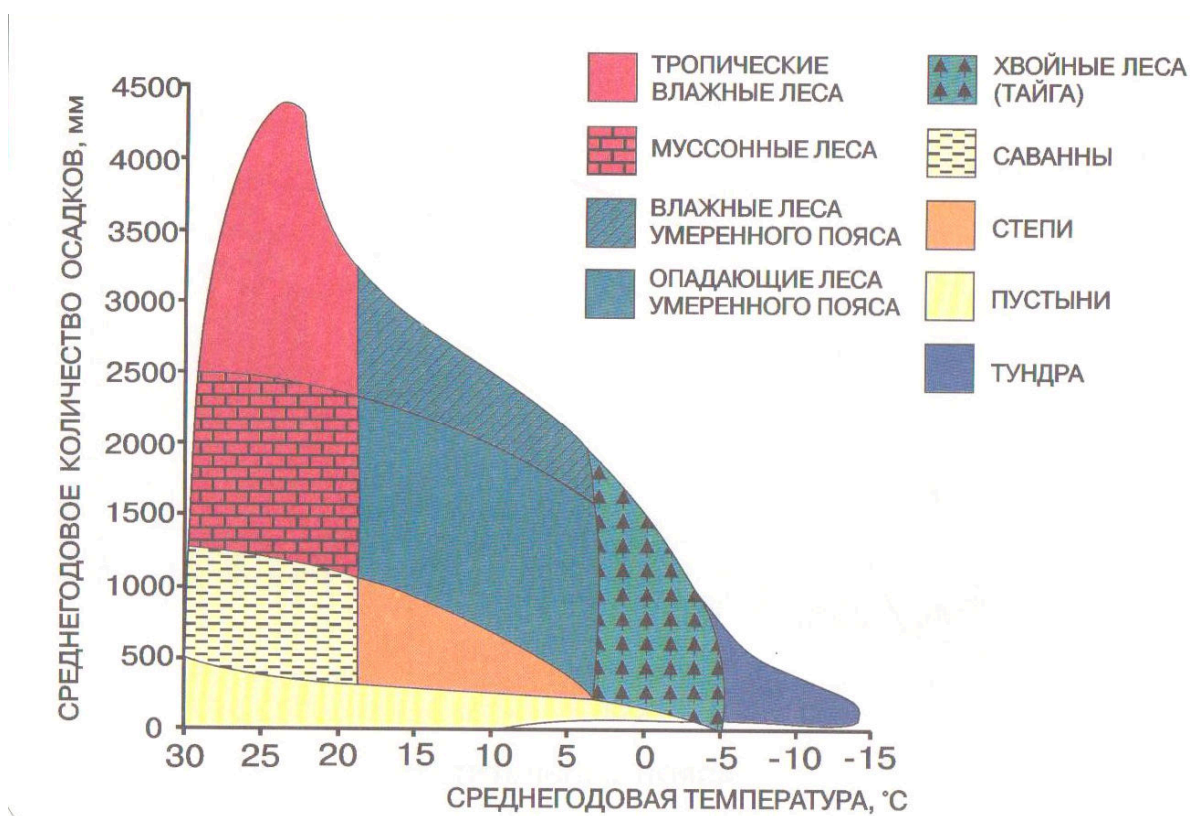


Рис. 19.1. Соотношение тепла и влаги в основных биомов суши (по Квасничковой, Калиной, 2001)

- постоянный достаток влаги и постоянно благоприятная температура среды создают условия для богатой в видовом отношении экосистемы – *вечнозеленого влажного леса* (в тропиках – для тропического влажного леса, в умеренном поясе – для влажных лесов этого пояса);

- в условиях периодического недостатка влаги развиваются экосистемы *муссонных лесов* (тропических и субтропических);
 - высокие температуры среды с сезонным поступлением не слишком большого количества влаги создают условия для разреженного тропического леса, кустарников и *саванн*;
 - при низкой температуре среды и сезонном выпадении небольшого количества осадков создаются благоприятные условия для преобладания *степей* различного типа;
 - при явном недостатке влаги и колебании температур образуются *полупустыни и пустыни*;
 - сезонные колебания температур и связанные с этим недостаток влаги в зимний период является условием для произрастания *лесов умеренного пояса*, сбрасывающих зимой листву;
 - низкие температуры среды в сочетании с сезонным зимним недостатком влаги создают условия для существования *тайги*;
 - еще более низкие температуры среды и связанный с этим недостаток воды в течение большей части года создают условия для образования *тундры*.
- Ю. Одум предложил следующую классификацию природных экосистем биосферы на принципах биомного подхода:

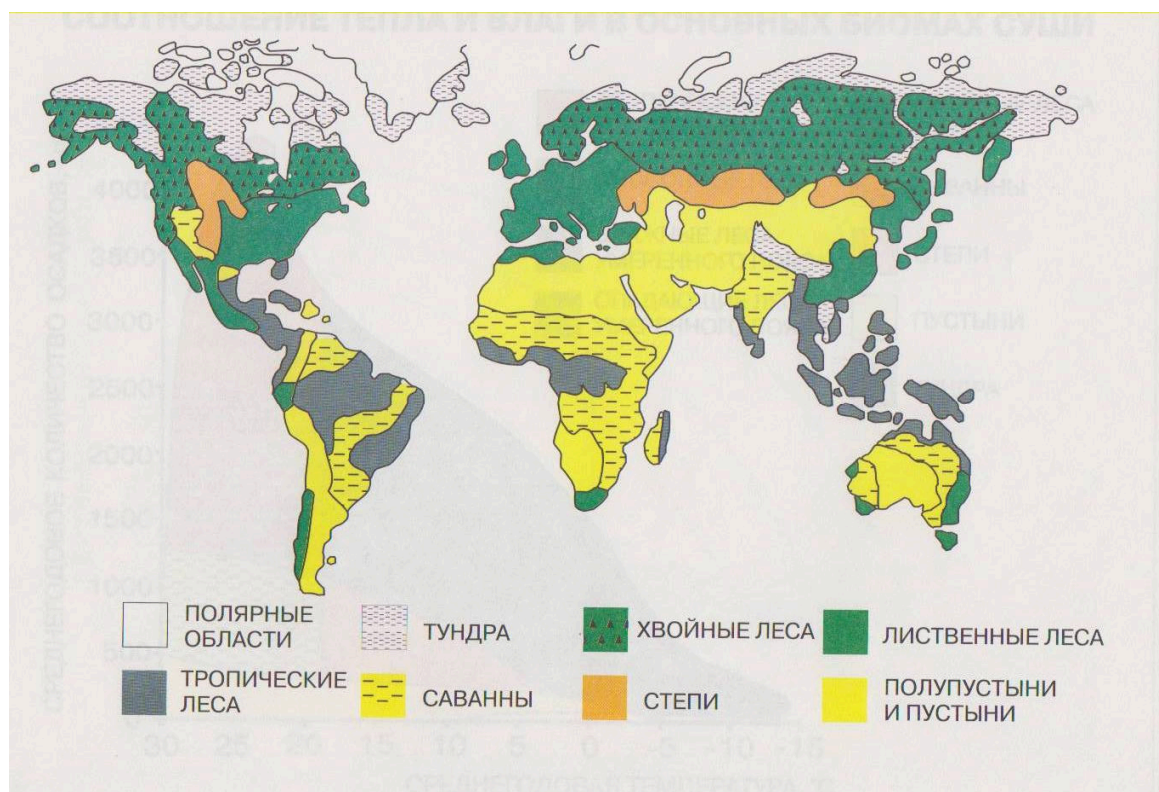


Рис. 19.2. Карта основных сухопутных биомов (по Квасничковой, Калиной. 2001)

1. Наземные биомы (рис. 19.2). Тундра: арктическая и альпийская. Бореальные хвойные леса. Листопадный лес умеренной зоны. Степь умеренной

зоны. Тропические степи и саванны. Пустыня: травянистая и кустарниковая. Полувечнозеленый тропический лес: выраженный влажный и сухой сезоны. Вечнозеленый тропический дождевой лес.

2. Типы пресноводных экосистем. Лентические (стоячие воды): озера, пруды и т.д. Лотические (текучие воды): реки, ручьи и т. д. Заболоченные угодья: болота и болотистые леса.

3. Типы морских экосистем. Открытый океан (пелагическая). Воды континентального шельфа (прибрежные воды). Районы апвеллинга.

19.2. Экосистемы Мирового океана. Океанические «плёнки жизни» и «узлы жизни». Хемоавтотрофные гидротермальные экосистемы и их обитатели

К океаническим пленкам жизни относятся:

- а) планктонная;
- б) бентосная.

К океаническим узлам жизни относятся:

- а) шельфовый;
- б) апвеллинговый;
- в) саргассовый;
- г) гидротермальный.

В планетарном масштабе выделяются высокопродуктивные пояса – субполярные и частично умеренные, относительно продуктивный – экваториальный, малопродуктивные – субтропические и тропические, неблагоприятные для ведения промысла, с малоизвестной величиной продуктивности – полярные пояса.

В шельфовых морях скоплений рыб значительно больше, чем в глубоководном открытом океане. Над шельфом много пищи, на самом шельфе находятся удобные места для нереста, естественные убежища.

В пелагических водах, как в высоких, так и в низких широтах рыбы скапливаются в основном в зонах гидрологических фронтов, где встречаются воды разного происхождения и свойств (температура, соленость), приносимые в эти районы разнонаправленными течениями. Особо выделяется зона полярного фронта, идущая извилистой прерывистой полосой между водами теплого и холодных течений. Это районы Ньюфаундленда, Гренландии, Исландии, Норвежское море в Атлантике, Курильских и Японских островов в Тихом океане с обилием планктона и рыб. Кроме того, многие рыбы, встречая на пути своих миграций стену других вод, вынуждены перед ней останавливаться, двигаться вдоль нее, постепенно приспособляясь к изменению условий.

Советский исследователь профессор Т.С. Расс разделил всех рыб океана на промыслово-географические комплексы: арктический, насчитывающий

около 20 промысловых видов (в том числе многие проходные); северобореальные (атлантический и тихоокеанский), включающий 40–50 видов и большое количество особей (сельдь, треска, горбуша, кета и др.); южнобореальный, охватывающий более 50 видов и значительное количество особей (сардина, скумбрия, ставрида, анчоус); в южном полушарии этому комплексу соответствует севернотатальский; тропический, содержащий 100–120 видов, но меньшее число рыб каждого вида (тунцы, меч-рыба, рифовые рыбы).

Над шельфом, на 5% площади океана, добывается около 90% рыбы. По географическим поясам добыча (в %) распределяется следующим образом (по Мартинсену):

- ✓ северные внетропические пояса – 54;
- ✓ южные внетропические пояса – 29;
- ✓ тропические пояса – 17.

Гидротермы расположены на глубине 1,5–3,5 км в рифтовых зонах разлома океанических плит и характеризуются выходом вулканических газов и гейзеров с высоким содержанием метана, водорода, сероводорода и сульфида железа. Хемоавтотрофные серо-, метано- и железо-бактерии осуществляют анаэробный хемосинтез за счет окисления этих соединений. Хемоавтотрофы гидротермов обитают в симбиозе с консументами: гигантскими червями – погонофорами – рифтиями и олигохетами – помпейскими червями. Благодаря эффективному хемосинтезу в гидротермах формируются оазисы жизни – зоны повышенной продуктивности дна океана.

19.3. Экосистемы ветландов (болот). Распространение, экологическое значение. Последствия осушения болот

Болота – это участки суши, покрытые в определенные периоды времени небольшим слоем воды и более или менее высыхающие в другое время. Согласно другому определению, болото – переувлажненный участок поверхности земли, характеризующийся накоплением в верхних горизонтах мертвых неразложившихся растительных остатков, превращающихся затем в торф. При слое влажного торфа более 0,3 м – болото, менее 0,3 м – заболоченные земли. Переувлажненные земли более характерны для тропических районов, и торф в них не накапливается.

Болота препятствуют развитию парникового эффекта. Это обусловлено тем, что реакция образования органических веществ из углекислого газа и воды при фотосинтезе по суммарному эффекту противоположна реакции окисления органических веществ при дыхании, и поэтому при разложении органики углерод, связанный до этого растениями, выделяется назад в атмосферу (в составе углекислого газа в основном за счёт дыхания бактерий). Один из главных процессов, способных уменьшить содержание углекислого газа в атмосфере – это захоронение неразложившейся органики, что и происходит в болотах, образующих залежи торфа, трансформирующегося затем в каменный

уголь. Болота умеренных и высоких широт – это своеобразные «ловушки» органического углерода, в которых происходит его накопление и захоронение в виде не полностью разложившихся остатков растительности, образующих торф. С другой стороны, болота являются одним из источников бактериального метана (одного из парниковых газов) в атмосфере.

Болота, расположенные вдоль русел рек и особенно в устьях, во время паводков принимают избыточную воду, обогащенную илом и биогенами. При движении воды по болотам ил и связанные с ним биогены оседают, а вода очищается по мере просачивания в грунтовые воды. Таким образом, важнейшей ролью болот является фильтрация воды перед тем, как она попадает в озера, заливы, эстуарии, грунтовые воды.

Болота, обогащенные биогенами, представляют собой самые продуктивные экосистемы, в которых обитают стаи водной дичи и многие другие животные. Общая площадь болот и переувлажненных земель на планете составляет примерно 3 млн. км². Больше всего болот в Южной Америке (почти половина) и Евразии, мало – в Австралии. Болота и заболоченные территории есть во всех географических зонах, но особенно много их в тайге. В нашей стране болота занимают около 9,5% территории, причем особую ценность представляют торфяные болота, аккумулирующие в себе значительные запасы теплоты.

Болота не пригодны для сельского хозяйства, строительства, судоходства. Поэтому «бросовые земли» длительное время пытались «улучшать», что привело ко многим ошибкам как в нашей стране, так и во многих других странах. Резюмируя мировой опыт использования болот, Ю. Одум пришел к выводу, что их в большинстве случаев выгоднее применять не для сельского хозяйства, а для хранения воды и местообитания диких животных.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Сформулируйте определение понятий «биом» и «ландшафт».
2. Назовите виды и приведите примеры природных ландшафтов.
3. Назовите виды и приведите примеры антропогенных ландшафтов.
4. Приведите примеры и объясните природно-географические условия формирования наземных биомов.
5. Приведите примеры и объясните экологические условия материковых водных экосистем разного типа.
6. Приведите примеры и объясните экологические условия материковых морских экосистем разного типа.
7. Приведите примеры и объясните причины образования пленок и узлов жизни.

8. Приведите примеры и объясните особенности гидротермальных хемоавтотрофных экосистем.

9. Сформулируйте определение и обоснуйте биосферную значимость болотных экосистем.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Назовите виды и приведите примеры природных ландшафтов и обоснуйте их значение для поддержания устойчивости биосферы.

2. Приведите примеры и объясните причины образования пленок и узлов жизни.

3. Сформулируйте определение и обоснуйте биосферную значимость болотных экосистем.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Охарактеризуйте определенный тип биома по природно-географическим и экологическим условиям, спектру жизненных форм растительности, ключевым видам консументов и цепям питания.

2. Составьте последовательности и объясните ход гетеротрофных сукцессий для наземных и водных экосистем.

3. Приведите примеры и объясните особенности гидротермальных хемоавтотрофных экосистем.

Часть IV. БИОСФЕРОЛОГИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

20. БИОСФЕРА – ГЛОБАЛЬНАЯ ЭКОСИСТЕМА ЗЕМЛИ

Учебные вопросы

20.1. Основы учения о биосфере В.И. Вернадского. Состав и границы биосферы.

20.2. Доантропогенная эволюция биосферы и её основные этапы.

20.3. Антропогенная эволюция биосферы. Этапы техногенного преобразования биосферы. Концепция ноосферы В.И. Вернадского.

20.4. Биогеохимические циклы наиболее важных биогенных элементов и их глобальное значение. Основные различия между глобальным биотическим круговоротом и антропогенным материально-энергетическим балансом.

20.5. Биологическая регуляция геохимической среды: «гипотеза Геи». Теория биотической регуляции окружающей среды В.Г. Горшкова.

Тематические конспекты ответов

20.1. Основы учения о биосфере В.И. Вернадского. Состав и границы биосферы

Биосфера – область Земли, охваченная влиянием живого вещества. Термин ввел австрийский геолог Э. Зюсс (1875). Учение о биосфере создал В.И. Вернадский (1926). Он разработал представление о биосфере как глобальной единой системе Земли, где весь основной ход геохимических и энергетических превращений определяется жизнью.

В состав биосферы входит: нижняя часть атмосферы, вся гидросфера и верхняя часть литосферы Земли, населенные живыми организмами, «область существования живого вещества» (*рис. 20.1*). По новейшим данным, масса Земли составляет $64 \cdot 10^{21}$ т, объем – $1,0834 \cdot 10^{12}$ км³, площадь поверхности – 510,2 млн. км². Она состоит из внутренних и внешних концентрических оболочек (геосфер). К внутренним оболочкам относится ядро, мантия, а к внешним – литосфера (земная кора), гидросфера, атмосфера и сложная оболочка Земли – биосфера.

Литосфера (от греч. литое – камень) – каменная оболочка Земли, включающая земную кору мощностью (толщиной) от 6 (под океанами) до 80 км (горные системы). *Земная кора* сложена горными породами, среди которых более 70% магматических пород, 17% метаморфических (преобразованных давлением и температурой) и чуть больше 12% приходится на осадочные породы. Она является важнейшим ресурсом для человечества: содержит

топливно-энергетическое сырье, рудные и нерудные полезные ископаемые, естественные строительные материалы.

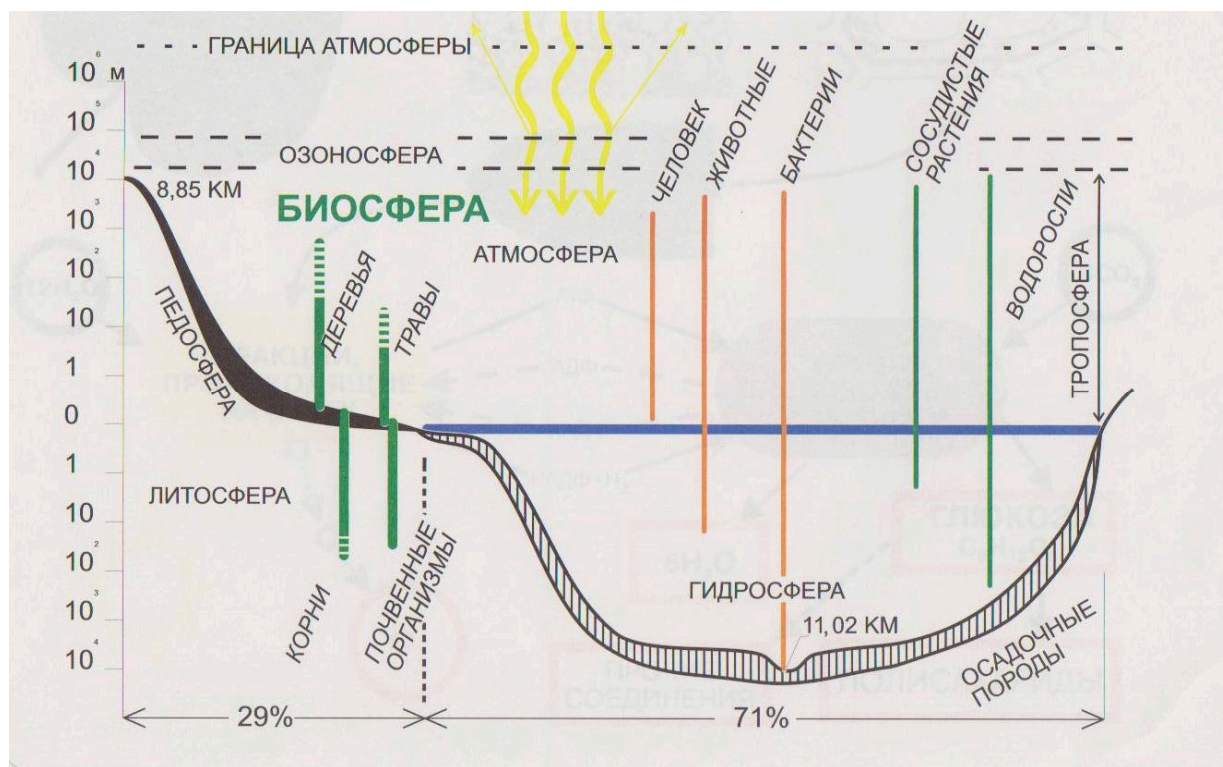


Рис. 20.1. Сферы Земли, образующие биосферу: часть литосферы, почвенный слой, нижняя часть атмосферы, гидросфера (по Квасничковой, Калиной, 2001)

Гидросфера (от греч. гидора – вода) – водная оболочка Земли. Ее подразделяют на поверхностную и подземную. Объем гидросферы не превышает 0,13% объема земного шара. Мировой океан составляет 96,53% от общего объема гидросферы, подземные воды – 1,69% (23,4 млн. км³), остальное – воды рек, озер и ледников. От всех водных ресурсов Земли соленые воды составляют 98%, пресные – около 2% (28,25 млн. км³). Основная часть пресных вод сосредоточена в ледниках, воды которых пока используются очень мало. На долю пресных вод, пригодных для водоснабжения, приходится всего 0,3% (4,2 млн. км³). Гидросфера играет огромную роль в формировании природной среды нашей планеты. Весьма активно она влияет и на атмосферные процессы (нагревание и охлаждение воздушных масс, насыщение их влагой и т.д.).

Атмосфера (от греч. атмос – пар) – газовая оболочка Земли, состоящая из смеси различных газов, водяных паров и пыли. Общая масса атмосферы – $5,5 \cdot 10^{15}$ т. На высоте от 10 до 50 км, с максимумом концентрации на высоте 20–25 км, расположен слой озона, защищающий Землю от чрезмерного ультрафиолетового облучения, губительного для организмов. В формировании природной среды Земли велика роль тропосферы – нижний слой атмосферы до высоты 8–10 км в полярных; 10–12 в умеренных и 16–18 км в тропических широтах. В тропосфере происходят глобальные вертикальные и

горизонтальные перемещения воздушных масс, во многом определяющие круговорот воды, теплообмен, трансграничный перенос пылевых частиц и загрязнений.

Большой круговорот веществ в природе (геологический) обусловлен взаимодействием солнечной энергии с глубинной энергией Земли и перераспределяет вещества между биосферой и более глубокими горизонтами Земли. Этот круговорот в системе «магматические породы – осадочные породы – метаморфические породы (преобразованные температурой и давлением) – магматические породы» происходит за счет глубинных (эндогенных) и поверхностных (экзогенных) процессов.

Малый круговорот веществ в биосфере (биогеохимический) совершается лишь в пределах биосферы. Сущность его – в образовании живого вещества из неорганического в процессе фотосинтеза и в превращении органического вещества при разложении вновь в неорганические соединения.

Химические элементы образуют замкнутую систему (цикл), в которой атомы используются многократно. Круговороты отдельных веществ В.И. Вернадский назвал *биогеохимическими циклами*. Суть цикла в следующем: химические элементы, поглощенные организмом, впоследствии его покидают, уходя в абиотическую среду, затем, через какое-то время, снова попадают в живой организм и т.д. Такие элементы называют *биофильными*.

В биогеохимических круговоротах следует различать две части: 1) *резервный фонд* – это огромная масса движущихся веществ, не связанных с организмами; 2) *обменный фонд* – значительно меньший, но весьма активный, обусловленный прямым обменом биогенным веществом между организмами и их непосредственным окружением. В биосфере в целом можно выделить:

1) круговорот газообразных веществ с резервным фондом в атмосфере и гидросфере (океан);

2) осадочный цикл с резервным фондом в земной коре.

Всю совокупность организмов на планете В.И. Вернадский назвал **живым веществом**, рассматривая в качестве его основных характеристик суммарную массу, химический состав и энергию. Выделены следующие функции живого вещества в биосфере:

Энергетическая. Связана с запасанием энергии в процессе фотосинтеза, передачей ее по цепям питания, рассеиванием.

Газовая. Способность изменять и поддерживать определенный газовый состав среды обитания и атмосферы в целом. Основные газы атмосферы Земли, азот и кислород, биогенного происхождения, как и все подземные газы – продукт разложения отмершей органики.

Окислительно–восстановительная. Связана с интенсификацией под влиянием живого вещества процессов как окисления, благодаря обогащению среды кислородом, так и восстановления, прежде всего в тех случаях, когда идет разложение органических веществ при дефиците кислорода. Организмы, обитающие в водоемах, регулируют кислородный режим и создают условия для растворения или же осаждения ряда металлов (V, Mn, Fe) и неметаллов (S)

с переменной валентностью. Восстановительные процессы обычно сопровождаются образованием и накоплением сероводорода, а также метана. Это, в частности, делает практически безжизненными глубинные слои болот, а также значительные придонные толщи воды (например, в Черном море). Данный процесс, в связи с деятельностью человека, прогрессирует.

Концентрационная. Способность организмов концентрировать в своем теле рассеянные химические элементы, повышая их содержание, по сравнению с окружающей организмы средой, на несколько порядков (по марганцу, например, в теле отдельных организмов – в миллионы раз). Результат концентрационной деятельности – залежи горючих ископаемых, известняки, рудные месторождения и т.п.

Деструктивная. Разрушение организмами и продуктами их жизнедеятельности, в том числе и после их смерти, как самих остатков органического вещества, так и косных веществ. Основной механизм этой функции связан с круговоротом веществ. Наиболее существенную роль в этом отношении выполняют низшие формы жизни – грибы, бактерии (деструкторы, редуценты).

Транспортная. Перенос вещества и энергии в результате активной формы движения организмов. Часто такой перенос осуществляется на колоссальные расстояния, например, при миграциях и кочевках животных. С транспортной функцией в значительной мере связана концентрационная роль сообществ организмов, например, в местах их скопления (птичьи базары и другие колониальные поселения).

Средообразующая. Эта функция является в значительной мере интегративной (результат совместного действия других функций). С ней, в конечном счете, связано преобразование физико-химических параметров среды. Эту функцию можно рассматривать в широком и более узком планах. В широком понимании результатом данной функции является вся природная среда. Она создана живыми организмами, они же и поддерживают в относительно стабильном состоянии ее параметры практически во всех геосферах.

Рассеивающая. Проявляется через трофическую (питательную) и транспортную деятельность организмов. Например, рассеивание вещества при выделении организмами экскрементов, гибели организмов при перемещениях в пространстве, смене покровов. Железо гемоглобина крови рассеивается, например, кровососущими насекомыми и т.п.

Информационная. Эта функция живого вещества, выражается в том, что живые организмы и их сообщества накапливают определенную информацию, закрепляют ее в наследственных структурах и затем передают последующим поколениям.

Косное вещество – это совокупность тех веществ в биосфере, в образовании которых живые организмы не участвуют.

Биогенное вещество создается и перерабатывается жизнью, совокупностями живых организмов. Это источник чрезвычайно мощной

потенциальной энергии (каменный уголь, битумы, известняки, нефть). После образования биогенного вещества живые организмы в нем малодеятельны.

Биокосное вещество. В.И. Вернадский писал, что оно «создается в биосфере одновременно живыми организмами и косными процессами, представляя системы динамического равновесия тех и других». Организмы в биокосном веществе играют ведущую роль. Биокосное вещество планеты – это почвы, кора выветривания, все природные воды, свойства которых зависят от деятельности на Земле живого вещества.

Вглубь Земли живые организмы проникают на небольшое расстояние. В литосфере жизнь ограничивает, прежде всего, температура горных пород и подземных вод, которая постепенно возрастает с глубиной и на уровне 1,5–15 км уже превышает 100°C. В нефтяных месторождениях на глубине 2–2,5 км бактерии регистрируются в значительном количестве. В океане жизнь распространена на всех глубинах и встречается даже на дне океанических впадин в 10–11 км от поверхности, так как температура там около 0°C.

Верхняя граница жизни в атмосфере определяется нарастанием с высотой ультрафиолетовой радиации. На высоте 25–27 км большую часть ультрафиолетового излучения Солнца поглощает находящийся здесь тонкий слой озона – озоновый экран. Все живое, поднимающееся выше защитного слоя озона, погибает. Места наибольшей концентрации организмов в биосфере В.И. Вернадский назвал «пленками жизни».

20.2. Доантропогенная эволюция биосферы и её основные этапы

Современная биосфера – продукт длительной эволюции самой нашей планеты и жизни на ее поверхности. В кратком изложении развитие биосферы Земли можно рассматривать как последовательную смену трех этапов.

Первый этап, восстановительный – завершился на Земле появлением гетеротрофной биосферы более 4 млрд. лет назад. Для первого этапа характерно появление малых сферических анаэробов. Присутствуют только следы свободного кислорода. Ранний способ фотосинтеза был, по существу, анаэробным. Развилась фиксация азота, чему способствовало то, что часть ультрафиолетовой радиации проникала через атмосферу и быстро разлагала присутствующий аммиак. Самые древние горные породы, преимущественно метаморфические, залегают в докембрийских щитах почти на всех материках земного шара. Возраст их древнейших участков определяется радиологическими методами в 3,8–3,5 млрд. лет. В той или иной степени они ассоциированы со следами древней жизни. Биохимические следы существования древних организмов представлены в виде наиболее устойчивых химических соединений в осадочных горных породах земной коры. В целом органическое вещество биологического происхождения широко распространено.

Второй этап, слабоокислительный – отмечен появлением фотосинтеза не менее 3,8 млрд лет назад. Аэробный фотосинтез начался у предков цианобактерий, древнейших фотосинтезирующих прокариот. Кислород производили морские водоросли и цианобактерии, строящие строматолиты – известняковые тонкослоистые образования. Но лишь малое количество его накапливалось в атмосфере, так как он реагировал с железом, растворенным в воде. При этом оксиды железа осаждались, образуя полосчатые железистые формации докембрия. Только когда океан освободился от железа и других поливалентных металлов, концентрация кислорода начала возрастать.

Третий этап характеризуется формированием окислительной фотоавтотрофной среды. Он начался с завершения отложений полосчатых железистых кварцитов примерно 1800 млн. лет назад. Для этого этапа характерно наличие такого количества свободного кислорода, которого достаточно для появления и развития животных, потребляющих его при дыхании. Возникает кислородное дыхание, озоновый слой, что ведет к расширению осваиваемых жизнью условий.

Последние два этапа в развитии биосферы фиксированы в каменной летописи геологической истории. В породах, возраст которых порядка 3 млрд. лет, обнаружен пигмент фикобилин, используемый при фотосинтезе современными цианобактериями. Некоторые организмы раннего докембрия, относящиеся к сине-зеленым водорослям, или цианобактериям, мало изменились в ходе геологической истории; очень близкие им формы и сейчас обитают на Земле. Древнейшая жизнь, вероятно, существовала в качестве гетеротрофных бактерий, получавших пищу и энергию от органического материала абиогенного происхождения, образовавшегося еще раньше. Отсюда можно себе представить, что начало жизни как таковой отодвигается еще дальше, за пределы каменной летописи земной коры, т.е. более чем на 4 млрд. лет назад.

Нетрудно прийти к общему заключению о том, что жизнь на Земле существует примерно столько же времени, сколько существует и сама планета. Уже в отложениях возраста 4,5–4 млрд. лет находят следы присутствия фотосинтезирующих организмов, использовавших энергию излучения Солнца для усвоения CO_2 и H_2O . Однако автотрофы имели предшественников. Видный советский биолог А.А. Заварзин отмечал, что окислительные процессы (дыхание) имеют вторичное происхождение. Освобождение энергии в первоначальном живом веществе было связано с молекулярными перестройками, аналогичными процессам брожения. Отсюда следует, что вначале должны были возникнуть организмы гетеротрофные с интрамолекулярным дыханием, не требовавшим свободного кислорода. По имеющимся данным можно заключить, что первичная биосфера нашей планеты, во-первых, ограничивалась водной средой, во-вторых, была насыщена гетеротрофными организмами, которые питались растворенными в воде органическими веществами, ранее возникшими преимущественно в

космохимических условиях. Длительность существования подобной биосферы, скорее всего, занимала небольшой отрезок геологического времени.

Устойчивое содержание свободного кислорода в биосфере привело к полной перестройке биоты, в первую очередь за счет появления эукариот примерно 2 млрд. лет назад. Первые эукариоты возникли в планктонных ассоциациях открытых вод. Конец исключительного господства прокариот наступил приблизительно 1,4 млрд. лет назад, хотя первые эукариоты появились значительно раньше. По мнению академика Б.С. Соколова (1979), многоклеточные растения и животные появились почти одновременно. В отложениях позднего докембрия встречаются разнообразные представители водных растений. Наиболее видное место занимают многоклеточные водоросли, слоевища которых нередко переполняют толщи некоторых пород этого периода: аргиллитов, глин, песчаников. Часто встречаются макропланктонные водоросли, колониальные, спирально-нитчатые водоросли и др.

Для этого же периода надежно установлены многочисленные морские беспозвоночные, среди которых 70% составляют кишечнополостные, особенно медузообразные плавающие формы, либо неприкрепленные колониальные организмы вроде современных сифонофор. Кроме этих животных в состав фауны входили морские черви, напоминавшие современных полихет, существа без панциря, похожие на членистоногих животных, и трехлучевые дискообразные организмы типа морских звезд.

На смену докембрийской, в своей основе прокариотной биосфере, приходит фанерозойская. Наиболее существенные изменения в развитии мира животных произошли на нижней границе кембрия. По меткому выражению геологов, это «величайшая биостратиграфическая граница». Она характеризовалась тем, что у морских животных стали формироваться твердые части тела: покровы, раковины, внутренний скелет; произошла так называемая кембрийская скелетная революция. Твердый скелет должен был служить опорой для организма и способствовать увеличению его размеров. Кроме того, твердый скелет, например, у морских губок позволил им занять большее пространство и, соответственно, поглощать большее количество пищи. У других животных скелет усилил их прочность за счет жесткости конструкции. Раковины у ранее мягкотелых животных предохраняли их от физических повреждений. Они стали служить защитой от хищников, которые появились позднее. В результате образования скелетов в кембрии возникли новые способы обитания в области морских мелководий. Губки приобрели возможность фильтровать бактерии, трилобиты – зарываться в донные отложения, моллюски – ползать по поверхности морского дна. Брахиподы, мшанки и иглокожие с помощью скелетов смогли подниматься вертикально из воды, держась чуть-чуть над ее поверхностью, что позволило им более эффективно фильтровать воду с микроорганизмами в целях получения пищи. Без твердых частей тела подобный образ жизни был бы невозможен или, во всяком случае, менее продуктивен.

Вся последующая эволюция биосферы происходила в относительно стабильных геохимических условиях при бурной, все ускоряющейся эволюции живых организмов, особенно растений и животных.

В конце силура происходит одно из ключевых событий в истории биосферы – появление сосудистых растений; эта группа живых организмов по своей средообразующей функции не имеет себе равных. С их появлением связано увеличение интенсивности образования органического вещества.

Уже в ту эпоху направление эволюции растительного и животного мира шло различными путями. Для растений были характерны: широкая экологическая пластичность, связанная с неподвижностью и, следовательно, с невозможностью уйти от неблагоприятных условий; возрастание относительной поверхности соприкосновения со средой, что способствовало повышению энергии фотосинтеза. Для наземных растений оказались важными: развитие механической ткани, что позволило существовать длинным стеблям; развитие проводящей системы, обеспечивающей доставку воды в концевые части стеблей. Огромную роль в жизни организмов сыграла редукция и совершенствование гаметофитов (полового поколения) в процессе размножения и возрастание роли спорофитов (бесполого поколения). Это изменение сопровождалось уменьшением роли воды в процессе оплодотворения.

При эволюции животных (если не учитывать некоторых боковых ветвей развития) возрастала подвижность, обеспечивающая возможность ухода от неблагоприятных условий, развивались более сложные формы поведения, связанные с усилением деятельности органов чувств, осуществлялся переход от лучевой к двусторонней симметрии, обеспечивающей большие скорости передвижения. При выходе на сушу передвижение стало более быстрым, образовались надежные защитные покровы, предохраняющие как от высыхания, так и от повреждения врагами. Прохождение первых стадий развития на суше привело к образованию плотных яйцевых оболочек и созданию запасов питательных веществ в яйцах.

Следующим важным моментом в эволюции биосферы явилось мощное развитие в течение мезозоя древовидных споровых растений - плауновидных, клинолистных (предков современных хвощевых) и голосеменных (беннеттитовых, саговниковых, кордаитовых и др.).

Резкое изменение планетарной биоты в меловом периоде, часто называемое «великим вымиранием», затронуло различные группы живых организмов как морских, так и сухопутных. Одним из ключевых моментов в становлении растительного мира было появление и распространение покрытосеменных растений, сопоставимое по своим масштабам с появлением сосудистых растений и "скелетной революцией". Покрытосеменные, как ни одна из ранее господствующих групп живых организмов, представлены широким спектром биоморф, среди которых особое место занимают травянистые формы растений. Огромную роль в становлении таксономического разнообразия покрытосеменных растений сыграла их коэволюция (сопряженное развитие) с насекомыми и совершенствование способов

опыления, в том числе перекрестного опыления цветков, т.е. переноса пыльцы одного цветка на другие. В течение мелового периода в наземных экосистемах среди позвоночных возрастает роль птиц и млекопитающих, хотя гигантские палеозойские рептилии исчезают только к его концу. С этого времени развитие и эволюция экосистем суши связано с покрытосеменными или цветковыми растениями, насекомыми опылителями (шмелями, бабочками, жуками), общественными насекомыми (пчелами, муравьями, термитами), из позвоночных преобладают плацентарные млекопитающие и птицы. Уже в кайнозое (более 60 млн. лет назад) происходит становление травяных биомов (исходных по отношению к степям, прериям, саваннам), основанное на коэволюции злаков и крупных травоядных млекопитающих.

Огромное влияние на эволюцию органического мира, развитие наземных и водных экосистем оказывали эпохи орогенеза, движение литосферных плит, трансгрессии и регрессии Мирового океана, глубокие изменения климатов, вызывавшие неоднократно повторяющиеся великие оледенения. Это вызывало коренную перестройку биоты, вымирание или снижение роли целых групп организмов, ранее господствовавших на планете, и, соответственно, появление новых, более прогрессивных форм развития жизни в результате эволюции.

Возраст современных систематических групп различен. Некоторые крупные систематические категории (типы губок, членистоногих, класс радиолярий) существуют на Земле еще с верхнего протерозоя. Другие появились позднее: рыбы – в силуре, насекомые – в девоне, голосеменные растения – в пермском, покрытосеменные – в меловом периодах.

В прошлые геологические эпохи нередко достигали широкого развития группы, ныне не сохранившиеся или не играющие в настоящее время прежней роли. Так, трилобиты были широко распространены в начале палеозоя; вымершие группы голосеменных растений – в юрском периоде; аммониты, белемниты и гигантские пресмыкающиеся – в юрском и триасовом периодах; папоротникообразные и плаунообразные растения – в каменноугольном периоде и т.д.

В настоящее время преуспевают покрытосеменные растения, млекопитающие и птицы из наземных позвоночных, насекомые из наземных беспозвоночных, брюхоногие моллюски из наземных и водных беспозвоночных. Хотя родственные связи многих видов растений и животных прослеживаются преимущественно с неогена, но и более древние периоды истории нашей планеты представляют для познания эволюции морских и наземных экосистем огромный интерес.

В ходе эволюции биосферы происходило усложнение строения организмов, повышение таксономического разнообразия флоры и фауны, усложнение структуры и увеличение разнообразия экосистем, возрастание роли живых организмов в формировании химического состава атмосферы и гидросферы, организации потоков вещества и энергии.

20.3. Антропогенная эволюция биосферы. Этапы техногенного преобразования биосферы. Концепция ноосферы В.И. Вернадского

Один из важнейших этапов развития биосферы связан с появлением гоминид, древних предков человека, конечным звеном эволюции которых стал в четвертичном периоде человек разумный (*Homo sapiens*). Согласно современным данным, эволюция гоминид, которые ближе всего стоят к африканским человекообразным обезьянам, на самом раннем этапе протекала в Африке. Есть свидетельства присутствия гоминид в африканских регионах к югу от Сахары и в Юго-Восточной Азии 2,5–1,0 млн. лет назад, когда они, возможно, колонизировали и промежуточные тропические регионы Старого Света, включая части Среднего Востока и полуостров Индостан.

Считается, что освоение гоминидами теплых умеренных зон, включая и средиземноморские области Европы, началось в промежутке между 1,0 и 0,7 млн. лет назад. Хотя и высказывались многочисленные предположения о более раннем освоении Европы, древнейшие из известных находок, обнаруженные в Италии, датируются возрастом 1,0 млн. лет. В промежутке между 300 тыс. и 40 тыс. лет назад гоминиды «включили» в сферу своего обитания северные широты. Этот период совпал с дальнейшей эволюцией человека прямоходящего (*Homo erectus*) и появлением человека разумного (*Homo sapiens*). Весь последующий отрезок истории Земли получил название «антропоген», вследствие особой роли человека в судьбе биосферы.

Как биологический объект, человек тесно зависит от физических факторов среды и связаны с нею через питание, дыхание, обмен веществ. Однако главной особенностью человека, отличающей его от других видов, является новый способ взаимодействия с природой через создаваемую им культуру. Как мощная социальная система, человечество создает на Земле свою, интенсивно развивающуюся культурную среду, передавая от поколения к поколению трудовой и духовный опыт.

Процесс этот противоречив. Масштабы взаимодействия современного общества с природой определяются в основном небиологическими потребностями человека. Они связаны с непрерывно нарастающим уровнем технического и социального развития. Техническая мощь человека достигла масштабов, соизмеримых с биосферными процессами. Так, строительная и горнодобывающая техника ежегодно «перемещает на поверхности Земли больше материала, чем сносится в моря всеми реками мира в результате водной эрозии. Человеческая деятельность на планете изменяет климат, влияет на состав атмосферы и Мирового океана.

В.И. Вернадский в первой половине нашего века предвидел развитие биосферы в **ноосферу** – сферу разума. Определяя сегодняшний этап развития биосферы и населяющего ее человеческого общества, можно сказать, что в биосферных явлениях технологические и вообще антропогенные процессы будут играть все возрастающую роль.

20.4. Биогеохимические циклы наиболее важных биогенных элементов и их глобальное значение. Основные различия между глобальным биотическим круговоротом и антропогенным материально–энергетическим балансом

Пути биогенных элементов параллельны потоку энергии через сообщество. В наибольшей степени с превращениями энергии в сообществе связан круговорот углерода, т.к. большая часть энергии, ассимилированной в процессе фотосинтеза, содержится в органических углеродсодержащих соединениях. В результате дыхания углерод высвобождается в виде CO_2 с выделением энергии. При метаболизме органических соединений химические элементы: азот, фосфор и сера, напротив, удерживаются в организме, т.к. идут на синтез структурных белков. Поэтому прохождение азота, фосфора и серы через каждый трофический уровень несколько замедлено по сравнению со средним временем переноса энергии. Каждый химический элемент, совершая круговорот в экосистеме, следует по своему особому пути, но все круговороты приводятся в движение энергией, и, участвующие в них элементы попеременно переходят из органической формы в неорганическую и обратно.

Биогеохимический круговорот углерода – имеет небольшой, но очень подвижный обменный фонд в атмосфере. Доступный для биосферы углерод (*рис. 20.2*) главным образом содержится в связанном виде в осадочных породах (20×10^{15} т С). Весь этот углерод накоплен, по-видимому, за всю историю Земли. Второй по значению резервуар углерода – это Мировой океан, в котором в растворенном виде присутствует примерно в 500 раз меньше углерода (40×10^{12} т), чем в литосфере. Почти весь он находится ниже фотического слоя (200 м), а значит, почти не используется фитопланктоном, за исключением ограниченного поступления с глубины в результате вертикального водообмена. В океане существует свой круговорот углерода, который связан с наземным незначительно. Через фотосинтезирующий фитопланктон углерод поступает к зоопланктону и далее по трофической цепи к рыбам и другим хищникам. Далее с мертвой органикой углерод опускается в глубины океана, где неоднократно используется редуцентами и растворяется в воде. По сравнению с растворенной частью лишь незначительная доля углерода выводится из круговорота, оставаясь в донных осадках.

На суше углерод распределен между растительным покровом ($4,5 \times 10^{11}$ т) и почвой (7×10^{11} т). Растения ассимилируют за год примерно 35×10^9 т, а выделяют при дыхании лишь 10×10^9 т. Значительный остаток потребленного из атмосферы углерода поступает с опадом и выделениями корней в почву, где почти полностью используется на поддержание жизнедеятельности почвенных организмов. В результате очень медленно происходит формирование почвенного покрова и накопление в нем углерода. Таким образом, практически весь потребляемый ею углерод возвращается обратно в окружающую среду и снова обращается в круговороте.

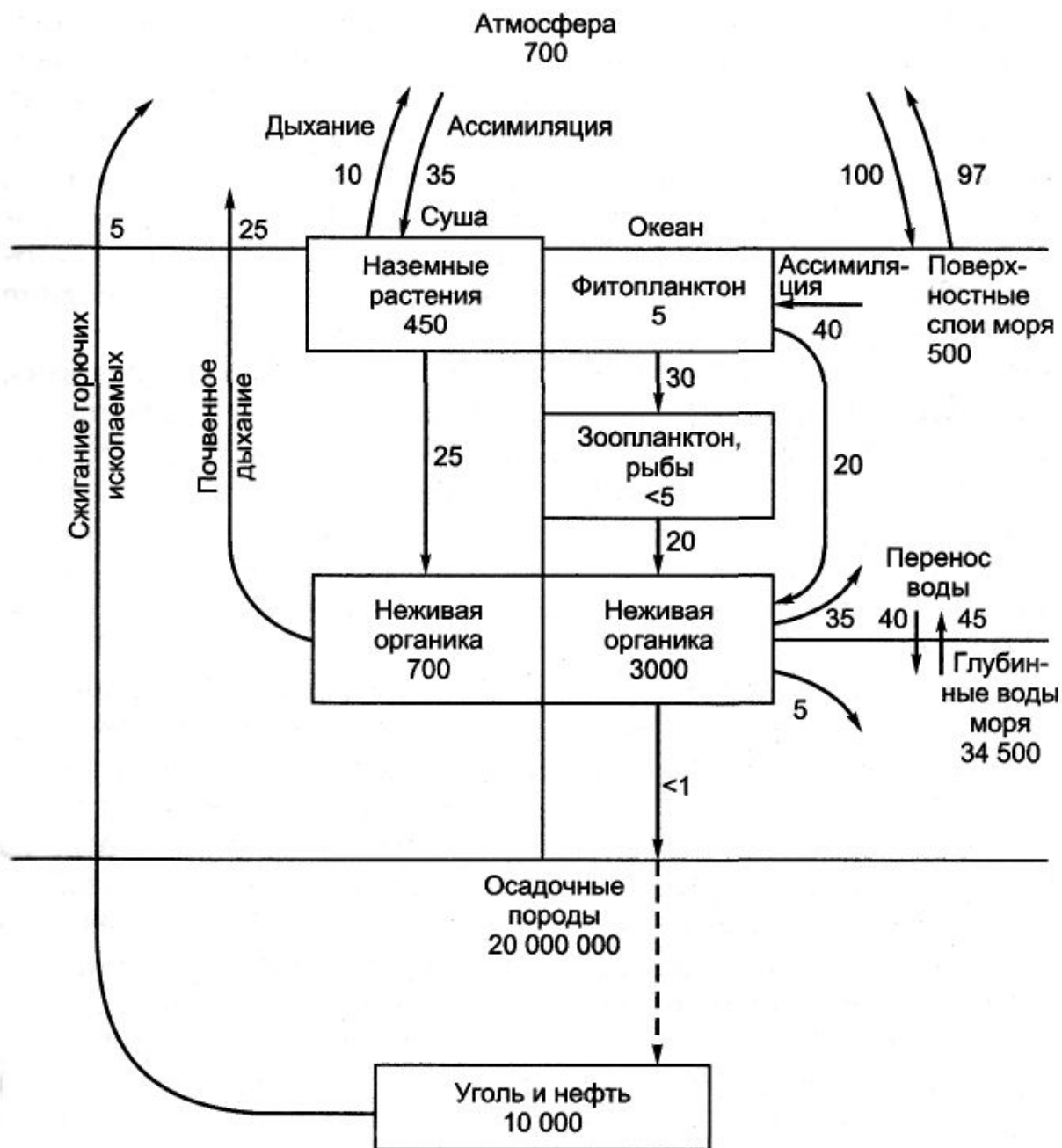


Рис. 20.2. Глобальный круговорот углерода в биосфере (млрд. т.) (Болин, 1972)

По содержанию углерода между литосферой, гидросферой и атмосферой установилось следующее соотношение: 28570 : 57 : 1. Углерод находится в этой системе в динамическом равновесии, которое более всего зависит от среднегодовой температуры у поверхности Земли. При повышении температуры равновесие должно сдвигаться в сторону освобождения углерода из поверхностных вод Мирового океана из-за снижения растворимости диоксида углерода в воде. Даже незначительное повышение концентрации углерода в атмосфере усиливает парниковый эффект и тем самым способствует потеплению климата. С. Аррениус (1859–1927) на этом основании считал, что при увеличении концентрации CO_2 в три раза температура в Арктике повысится в среднем на 8–

9°C. Растительный покров Земли способен поглотить избыток углерода, поскольку обладает огромной мощностью как резервуар временно связанного углерода и при этом его масса может быстро увеличиваться при условии достаточности других элементов питания, таких, как азот и фосфор, а также при наличии воды. От количества углерода, принимающего участие в круговороте веществ, зависит и суммарная биомасса живого. В истории биосферы были эпохи, когда живой покров Земли уменьшался или возрастал по биомассе. Сведение лесов из коммерческих соображений приводит к уменьшению регуляторных возможностей растительного покрова и биоты в целом. Из-за этого к концу XX в. биосфера уже лишилась возможности поглощения около 2 млрд. т углерода в год. Кроме того, из-за сжигания горючих ископаемых в атмосферу ежегодно поступает еще дополнительно более 6,7 млрд. т углерода.

Кислород – самый распространенный химический элемент на нашей планете (рис. 20.3). В гидросфере его 85,8% (по массе), в литосфере 47%, в атмосфере 23,1%. Атом кислорода – один из самых крупных среди химических элементов. Практически весь кислород на Земле оказывается в связанном виде – в составе минералов или воды. В свободном виде кислород накапливается как побочный продукт фотосинтеза растений и цианобактерий (синезеленых водорослей), т.е. как «отход» при ассимиляции углерода при использовании энергии солнечного света. Весь растительный покров поставляет за год 430–470 млрд. т кислорода.

В водной среде кислород растворяется до насыщения, которое наступает при концентрации от 9 до 14 мг/л (в зависимости от температуры в интервале 20–0°C). С глубиной концентрация кислорода сначала резко убывает ниже фотического слоя, так как именно здесь происходит в наибольшей степени окисление мертвого органического вещества – отмершего фито- и зоопланктона. Еще глубже содержание кислорода в воде возрастает, поскольку легкоокисляемой органики становится меньше, температура воды снижается, а давление увеличивается.

На суше образовавшийся в результате фотосинтеза кислород поступает в атмосферу, где он используется частично при окислительном выветривании горных пород, а также на дыхание самих растений. Если бы мир лишился растений, то нынешние запасы кислорода были исчерпаны всего за 2000 лет.

Между атмосферой и океаном существует динамическое равновесие по содержанию кислорода. Любое изменение температуры воды сопровождается смещением этого равновесия. При потеплении концентрация кислорода в воде уменьшается, а при понижении увеличивается.

С присутствием в атмосфере кислорода теснейшим образом связано и наличие озона. Между ними существует динамическое равновесие. За счет реакции с озоном жесткая составляющая ультрафиолетового излучения, поступающего из космоса, значительно снижается уже в верхних слоях атмосферы.

В настоящее время человечество оказывает значительное влияние на круговорот кислорода в биосфере. Совокупное связывание кислорода за счет

сжигания топлива и других форм промышленного воздействия составляет 13,8 млрд. т O_2 в год. Избыточное использование минеральных удобрений приводит к эвтрофикации водоемов и последующему росту потребления кислорода гниющими остатками водорослей и животных. Сокращение площади лесов на планете приводит к снижению продукции кислорода. Загрязнение Мирового океана тоже приводит к снижению фотосинтеза, так же как и снижение прозрачности атмосферы.

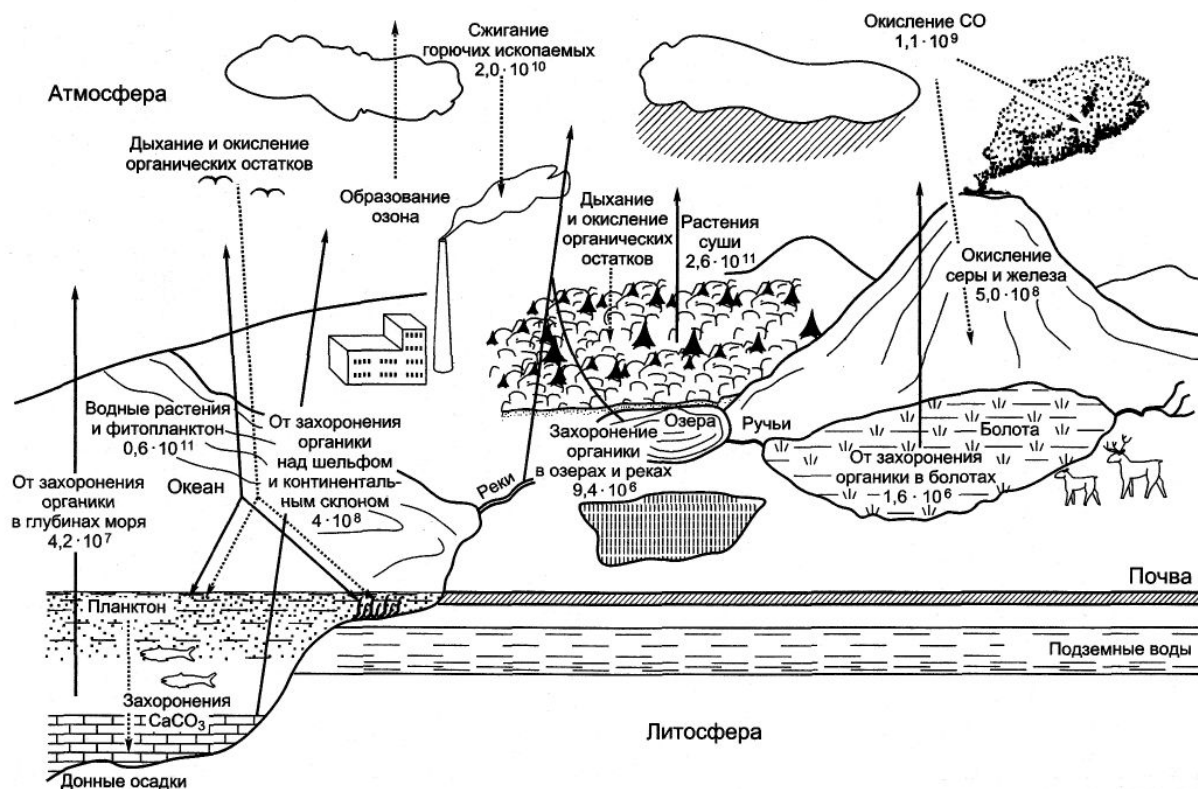


Рис. 20.3. Глобальный круговорот кислорода в биосфере (млн. т) (Реймерс, 1990)

Биогеохимический круговорот азота — пример очень сложного круговорота вещества с резервным фондом в атмосфере (рис. 20.4). Азот, входящий в состав белков переводится из органической формы в неорганическую в результате деятельности бактерий-аммонификаторов. При этом вначале образуется аммиак (NH_3), который в результате деятельности бактерий-нитрификаторов преобразуется в нитриты (NO_2) и нитраты (NO_3). Возвращение азота в атмосферу происходит в результате деятельности бактерий-денитрификаторов, разлагающих нитраты до свободного азота и кислорода.

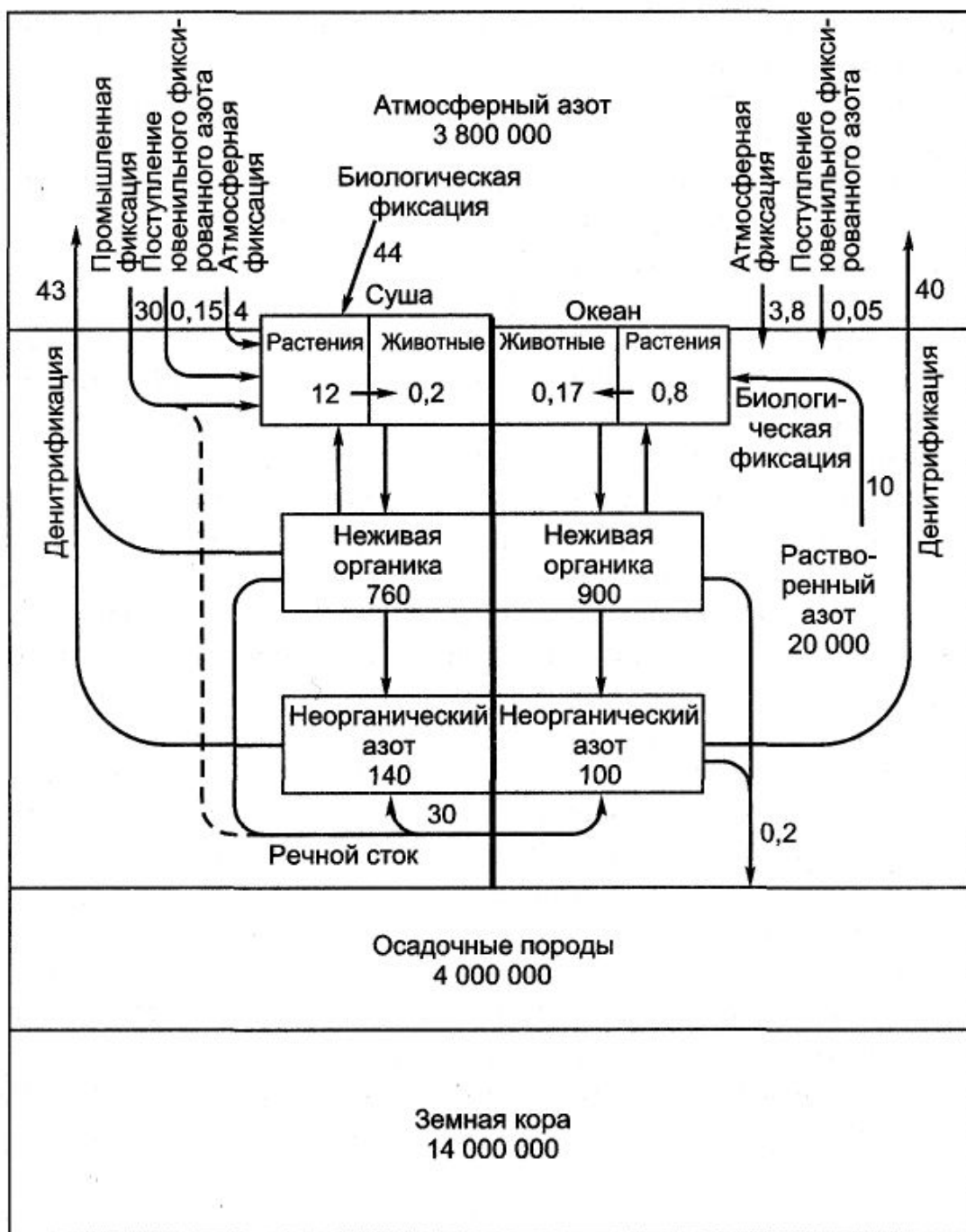


Рис. 20.4. Глобальный круговорот азота в биосфере (млрд. т) (Делвич, 1972)

Биогеохимический круговорот фосфора – особенность этого цикла состоит в том, что редуценты переводят фосфор из органической формы в неорганическую не окисляя его. В этом круговороте отсутствует газообразная фаза (**рис. 20.5**). После неоднократного потребления его организмами на суше и в водной среде фосфор в конечном счете выводится в донные осадки. Возвращение фосфора с организмами океана не компенсирует его потребности на суше. Односторонний процесс, заканчивающийся осадочным циклом, грозит дефицитом фосфора для организмов. Недостаток фосфора в значительной мере восполняется человеком через внесение минеральных

удобрений, представляющих в основном продукты переработки морских осадочных пород.

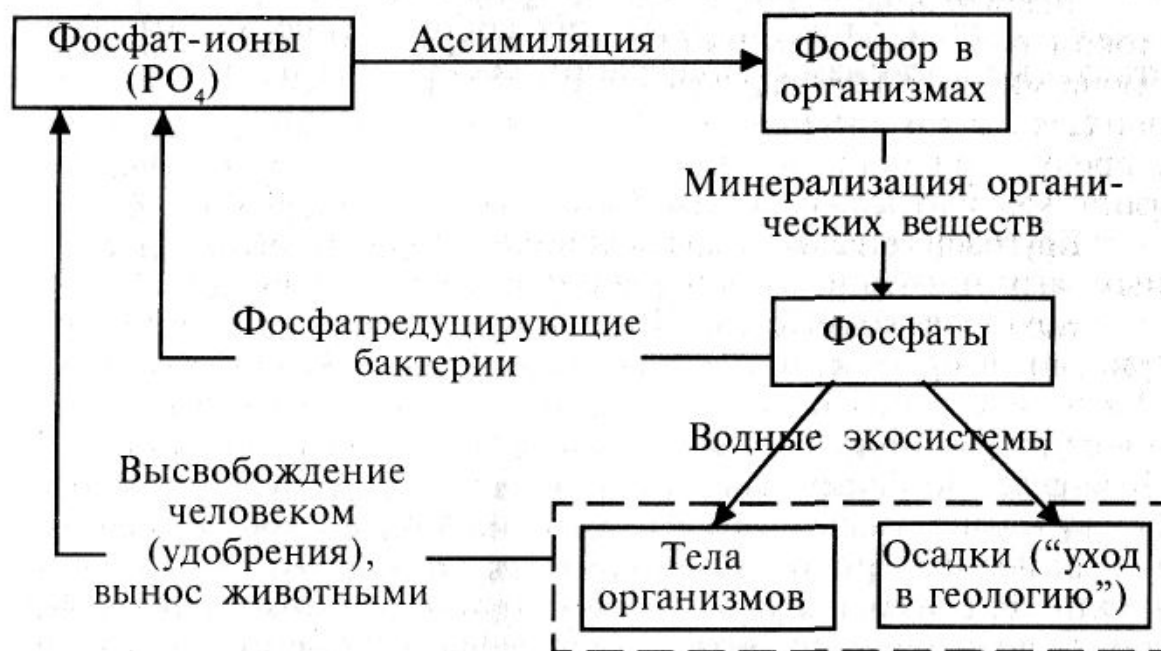


Рис. 20.5. Схема круговорота фосфора (Воронков, 1997)

Биогеохимический круговорот серы – характеризуется обширным резервным фондом в земной коре и меньшим в атмосфере (рис. 20.6). В результате слаженности обменного и резервного фондов сера практически не является лимитирующим фактором.



Рис. 20.6. Глобальный круговорот серы в биосфере (Одум, 1975)

20.5. Биологическая регуляция геохимической среды: «гипотеза Геи». Теория биотической регуляции окружающей среды В.Г. Горшкова

Способность экосистем противостоять изменениям и сохранять динамическое относительное постоянство состава и свойств, послужили поводом для утверждения, что планета Земля сама создает оптимальные для существования живого условия существования и в этом смысле проявляет черты целостного организма. Эта концепция была сформулирована Дж. Лавлоком в 1970-х годах (Lovelock, Margulis, 1974; Lovelock, 1979) под названием «гипотеза Геи» (по имени греческой богини Земли). На самом деле высокая устойчивость биосферы стала возможной благодаря децентрализованной системе саморегуляции, основанной на отрицательных обратных связях в природных системах. Гипотеза Дж. Лавлока созвучна теории биотической регуляции биосферы В.Г. Горшкова (1995), в которой на основе расчета баланса основных составляющих круговоротов веществ в природе делается вывод об исключительной роли биотических круговоротов в создании и поддержании оптимальных для жизни условий на планете.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки к семинарскому занятию

1. Сформулируйте определение понятий «биосфера» и «ноосфера».
2. Укажите границы биосферы в географических оболочках.
3. Назовите и охарактеризуйте три основных типа «вещества» биосферы (по В.И. Вернадскому).
4. Назовите и охарактеризуйте основные биосферных функций живого вещества.
5. Назовите и охарактеризуйте основные этапы доантропогенной эволюции биосферы. Приведите примеры экологических кризисов.
6. Назовите и охарактеризуйте основные этапы антропогенной эволюции биосферы. Приведите примеры экологических кризисов.
7. Приведите общую схему биогеохимического цикла, охарактеризуйте понятия «резервный» и «обменный» фонды.
8. Составьте схему биосферного круговорота углерода и укажите антропогенные его изменения.
9. Составьте схему биосферных круговоротов азота и серы укажите антропогенные их изменения.
10. Составьте схему биосферных круговоротов фосфора и железа укажите антропогенные их изменения.
11. Составьте схему биосферного круговорота кислорода и укажите антропогенные его изменения.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Назовите причины и экологические последствия антропогенного изменения биосферного круговорота углерода.
2. Назовите причины и экологические последствия антропогенного изменения биосферного круговорота серы.
3. Приведите и обоснуйте основные признаки превращения биосферы в ноосферу.
4. Назовите и объясните причины возникновения экологических кризисов в доантропогенный и антропогенный периоды эволюции биосферы.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Назовите и охарактеризуйте основные этапы антропогенной эволюции биосферы. Приведите причины экологических кризисов и пути их преодоления.
2. Объясните цель и задачи Киотского протокола и какие социально-экономические и экологические биосферные функции используются для решения этой проблемы.

21. УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ ПРИРОДЫ И ОБЩЕСТВА

Учебные вопросы

- 21.1. Пути предотвращения катастрофических последствий экологического кризиса.
- 21.2. Экологические аспекты концепции устойчивого развития. Элементы стратегии выживания человечества. Критика устойчивого развития.
- 21.3. Понятие об экологической экономике. Роль международных экологических отношений.

Тематические конспекты ответов

21.1. Пути предотвращения катастрофических последствий экологического кризиса

Определение возможности устойчивого существования и развития экологической системы возможно при знании качества окружающей среды.

Поэтому определение качества окружающей среды, позволяющее эффективно оценить уровень загрязнения и выявить его источники, является весьма актуальным. Качество окружающей среды – состояние естественных и преобразованных человеком экологических систем, сохраняющее их способность к постоянному обмену веществ и энергии, воспроизводству жизни.

Объектами для качественной оценки окружающей среды являются характеристики отдельных компонентов биосферы: воздуха, воды, почвы и т. д. В оценку среды обитания и здоровья населения включены: атмосферный воздух, питьевая вода, продукты питания, а также ионизирующее излучение.

Под критерием оценки подразумевается описание совокупности показателей, позволяющих охарактеризовать ухудшение состояния здоровья населения и окружающей среды как «кризисное» или как «бедственное».

Качество среды обитания человека оценивается системой совокупных критериев: санитарно-гигиенических, рыбохозяйственных и общеэкологических.

Степень ухудшения здоровья человека характеризуют медико-демографические критерии: степень изменения среды обитания – критерии загрязнения атмосферного воздуха, воды, почвы, а также ионизирующее излучение.

Состояние природной среды, растительного и животного мира характеризуют критерии загрязнения воздушной среды, воды, почв, истощения природных ресурсов, деградации экосистем. Качество природной среды также совокупно оценивается с позиции как общеэкологических, так и санитарно-гигиенических требований. Воздействие жизнедеятельности человечества на природу с каждым годом возрастает и становится соизмеримым с действием природных факторов (*рис. 21.1*). Часть вредных веществ включается в круговорот, а большая часть накапливается в биосфере. Накопление промышленных отходов приводит к ухудшению свойств экологической системы, а в некоторых случаях и к гибели, исчезновению отдельных видов животных и растений. Знание качества окружающей среды существенно влияет на принятие адекватных мер по сохранению и спасению окружающей среды.



Рис. 21.1. Негативное влияние технического прогресса и развития цивилизации на биосферу (по Квасничковой, Калиной, 2001)

21.2. Экологические аспекты концепции устойчивого развития. Элементы стратегии выживания человечества. Критика устойчивого развития

Устойчивое общество – это общество, обеспеченное информацион-ными, социальными и институциональными механизмами, способными осуществлять контроль за контурами положительных обратных связей, обуславливающих экспоненциальный рост численности населения и капитала, т. е. общество, удовлетворяющее нужды сегодняшнего поколения, не лишая будущие поколения возможности удовлетворять их собственные нужды.

Исследуя стратегию взаимоотношений между окружающей средой и развитием, Всемирная комиссия по окружающей среде и развитию (WCED), под руководством премьер-министра Норвегии Гру Харлем Брунтланд (1987) ввела в широкое употребление термин «*устойчивое развитие*». Под устойчивым развитием понимается удовлетворение потребностей настоящего времени, но, которое не ставит, под угрозу способность будущих поколений удовлетворять свои собственные потребности. Устойчивое развитие – это такое

улучшение качества жизни людей, которое сохраняет потенциальную емкость экологических систем, обеспечивающих жизнь.

Принципы устойчивого развития:

1. Воздействие человека на экосферу не должно превышать ее потенциальную емкость.
2. Сохранение возобновимых ресурсов:
 - а) сохранение основных процессов экосферы (биогеохимических циклов, гидрологического цикла, климатической системы, процессов почвообразования и др.);
 - б) сохранение биологического разнообразия;
 - в) использование возобновимых ресурсов в пределах их прироста.
3. Расходование невозобновимых ресурсов, не превышающее скорость создания их заменителей, с последующим прекращением использования невозобновимых ресурсов.
4. Справедливое распределение выгод и затрат на природопользование как внутри стран, так и между странами.
5. Внедрение более эффективных технологий в промышленности, сельском хозяйстве, энергетике и пр.
6. Использование экономических инструментов, учитывающих экологические ценности, часто не выражаемые количественно.
7. Совершенствование управления природопользованием:
 - а) развитие соответствующей системы законодательства;
 - б) долгосрочное (перспективное) планирование, интегрирующее вопросы экологии;
 - в) следование принципу «предвидеть и предотвращать», а не «реагировать и исправлять». В соответствии с этим, введение государственной системы экологической экспертизы (с обязательным участием общественности), включающей оценку воздействия проектов на окружающую среду;
 - г) очень высокое положение в системе государственной власти и столь же значительные возможности организации (министерства, ведомства), отвечающей за вопросы экологии, и лица, ее возглавляющего.
8. Развитие морально-этических факторов и принципов:
 - а) формирование этики устойчивого развития;
 - б) совершенствование экологического образования на всех уровнях;
 - в) укрепление традиций общественного экологического самосознания.

В июне 1992 года, через 20 лет после принятия Стокгольмской декларации, в Рио-де-Жанейро была проведена запланированная **Конференция ООН по окружающей среде и развитию (КОСР)**, в которой приняли участие 17 тысяч человек из 178 государств. Более 100 глав государств и правительств сочли необходимым выступить на этой конференции.

На конференции были приняты два основных документа: Декларация Рио-де-Жанейро и «Повестка дня на XXI век» – план действий по достижению

экологически устойчивого развития. Кроме того, многими участниками были подписаны две глобальные экологические конвенции – Рамочная конвенция по изменению климата и Конвенция по биологическому разнообразию, а также «Заявление о принципах лесоводства».

В «Повестке дня...» содержалась рекомендация каждой стране разработать национальную стратегию устойчивого развития на основе экономических, социальных и экологических планов, обеспечивая их согласованность. Одной из целей стратегии должно быть обеспечение социально надежного экономического развития, при котором осуществляются мероприятия по охране окружающей природной среды в интересах будущих поколений. В этот период времени устойчивое развитие еще воспринимается мировым сообществом как цель, но уже разработаны рамочные количественные индикаторы устойчивого развития и намечены пути достижения желаемого развития (рис. 21.2).



Рис. 21.2. Возможности реализации предпосылок устойчивого развития (по Квасничковой, Калиной, 2001)

Еще через пять лет (2002 г.) в Йоханнесбурге (ЮАР) состоялся очередной Всемирный саммит по окружающей среде и устойчивому развитию. Было предложено сосредоточить обсуждение проблем устойчивого развития

человечества на пяти основных темах: 1) вода и санитария, 2) энергетика, 3) здоровье населения, 4) сельское хозяйство, 5) биоразнообразие. Были приняты два документа: **Политическая декларация** (Йоханнесбургская декларация по устойчивому развитию) и **«План выполнения решений Всемирной встречи на высшем уровне по устойчивому развитию»**. Устойчивое развитие уже рассматривается как политика, которая направлена на приоритетное сохранение баланса прогнозирования возможных осложнений и предупреждение их с помощью заблаговременного планирования.

В 2002г. Правительством РФ одобрена Экологическая доктрина. Основная цель государственной экологической политики России – поддержание целостности природных систем и их жизнеобеспечивающих функций для устойчивого развития общества, улучшения здоровья населения и обеспечения экологической безопасности страны. Для достижения цели необходимо решение следующих задач:

1. Сохранение и восстановление природной среды.
2. Устойчивое природопользование.
3. Снижение загрязнения окружающей среды и ресурсосбережение.

Приоритетные направления обеспечения экологической безопасности включают:

- ✓ обеспечение безопасности при потенциально опасных видах деятельности и ситуациях.
- ✓ экологические приоритеты в здравоохранении, демографической и миграционной политике
- ✓ предотвращение и снижение экологических последствий чрезвычайных ситуаций.
- ✓ предотвращение распространения чужеродных видов и генетически измененных организмов
- ✓ предотвращение экологического терроризма и ликвидация его последствий

Основы государственной политики в области экологического развития Российской Федерации на период до 2030 года (утверждены 30 апреля 2012 г.).

21.3. Понятие об экологической экономике. Роль международных экологических отношений

Не снижающийся, в настоящее время, интерес к проблемам устойчивого развития связан с тем, что экономическое развитие может привести к быстрому накоплению физического и человеческого капитала за счет чрезмерного истощения и деградации природного капитала (даже если совокупный запас капитала будет постоянным).

Безвозвратное истощение мировых запасов природных богатств (невозобновляемых природных ресурсов) в современном мире (согласно текущему пути развития) имеет пагубные последствия для благосостояния

будущих поколений. Конференция по устойчивому развитию в Рио-де-Жанейро (Рио+20) (20-22 июня 2012) прошла под девизом «Будущее, которое мы хотим», где заострился вопрос о переходе к экологической экономике.

Основные четыре стратегии переходного периода:

✓ представление об устойчивости: основанное на целях, задачах и научных знаниях.

✓ отказ от неприемлемого: внедрение инновационных мер, согласующихся с представлением об устойчивости и путем ее достижения, должно сопровождаться выявлением и переориентацией нерациональных подходов или отказом от них;

✓ использование рычагов:

- закрепление в общественном сознании понимания устойчивости посредством просвещения и повышения осведомленности;
- изменение правил и стимулов для продвижения устойчивых методов;
- налаживание обратной связи и корректировки физических процессов и структуры организаций для удержания нагрузки на окружающую среду на приемлемых уровнях;

✓ адаптивное управление и руководство.

Экологическая экономика признает целью устойчивого развития улучшение качества жизни людей в пределах ограничений окружающей среды, которые включают борьбу с глобальным изменением климата, за обеспечение энергетической безопасности и устранение экологического дефицита. Включает три составляющих устойчивого развития:

1. Качество окружающей среды.
2. Качество жизни.
3. Экономическое развитие.

На Конференции ООН по устойчивому развитию (2012) страны были разработаны 17 целей устойчивого развития. Эти цели и задачи носят комплексный и неделимый характер и обеспечивают сбалансированность всех трех компонентов устойчивого развития: экономического, социального и экологического

1. Повсеместная ликвидация нищеты во всех её формах.
2. Ликвидация голода, обеспечение продовольственной безопасности и улучшение питания и содействие устойчивому развитию сельского хозяйства.
3. Обеспечение здорового образа жизни и содействие благополучию.
4. Обеспечение качественного образования и поощрение возможности обучения на протяжении всей жизни.
5. Обеспечение гендерного равенства и расширение прав и возможностей женщин.
6. Обеспечение наличия и рациональное использование водных ресурсов и санитарии.

7. Обеспечение доступа к недорогим, надежным, современным источникам энергии.
8. Содействие неуклонному и устойчивому экономическому росту, полной и производительной занятости и достойной работе для всех.
9. Создание прочной инфраструктуры, содействие обеспечению всеохватной и устойчивой индустриализации и внедрению инноваций.
10. Снижение уровня неравенства внутри стран и между ними.
11. Обеспечение открытости, безопасности, жизнестойкости и устойчивости городов и населенных пунктов.
12. Обеспечение рациональных моделей потребления и производства.
13. Принятие срочных мер по борьбе с изменением климата и его последствиями.
14. Сохранение и рациональное использование океанов, морей и морских ресурсов в интересах устойчивого развития.
15. Защита, восстановление экосистем суши и содействие их рациональному использованию, рациональное управление лесами, борьба с опустыниванием, прекращение и обращение вспять процесса деградации земель и прекращение процесса утраты биологического разнообразия.
16. Содействие построению миролюбивых и открытых обществ в интересах устойчивого развития, обеспечение доступа к правосудию для всех и создание эффективных, подотчетных и основанных на широком участии учреждений на всех уровнях.
17. Укрепление средств достижения устойчивого развития и активизация работы механизмов глобального партнерства в интересах устойчивого развития.

На **рис. 21.3** отображены основные взаимодействия между хозяйственной деятельностью человека и биосферой: черными стрелками выделено традиционное использование биосферы; красными – угрожающее для биосферы воздействие со стороны человека; темно-синими – экологически рациональное использование биосферы в рамках экологической экономики.

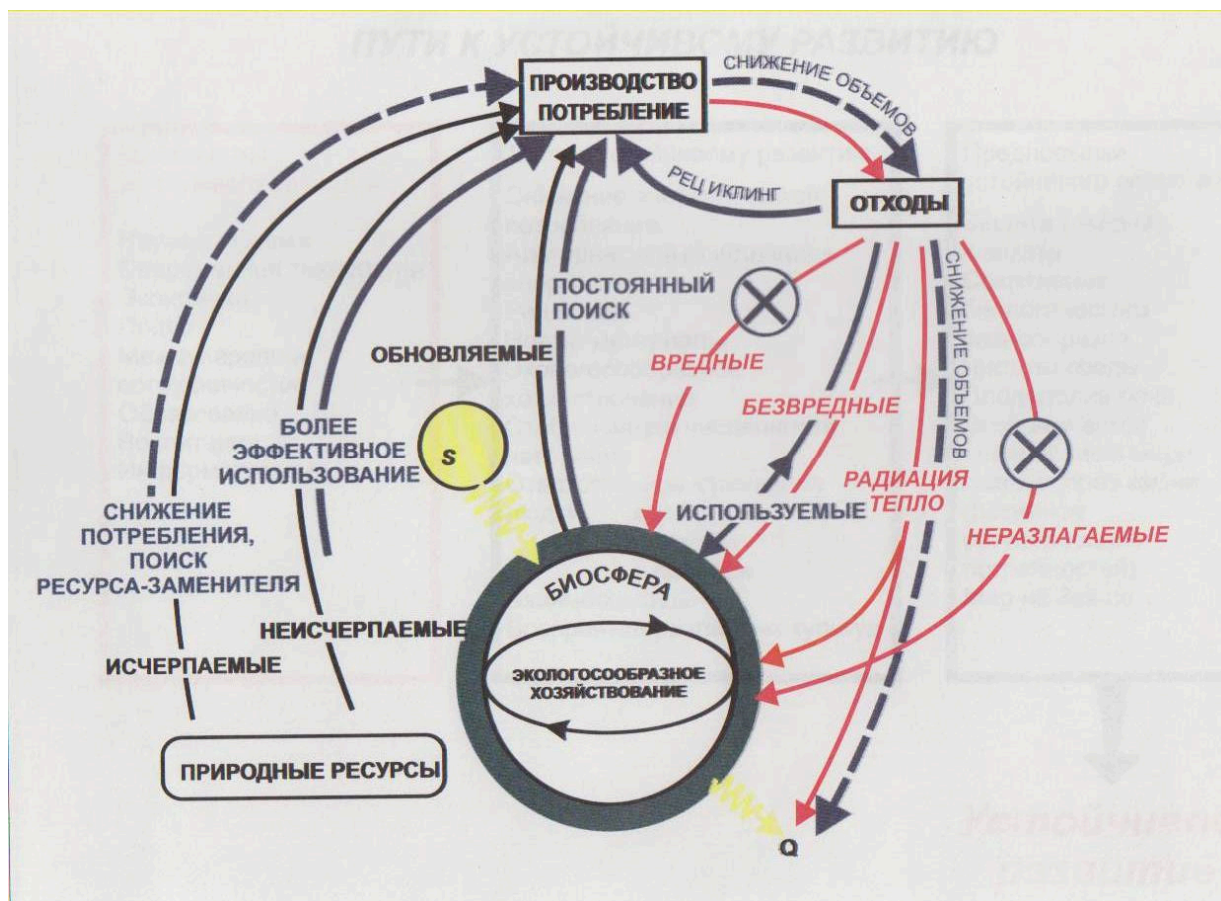


Рис. 21.3. Пути решения экологических проблем (по Квасничковой, Калиной, 2001)

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Назовите объективные предпосылки появления концепции устойчивого развития?
2. Существуют ли возможности истощения природных ресурсов? Каково состояние возобновляемых ресурсов?
3. В чем состоит проблема загрязнения окружающей среды и использования новых химических веществ?
4. Какие механизмы заложены в международных конвенциях для обеспечения их выполнения?
5. В чем суть «Конвенции по биологическому разнообразию», и какое отношение она имеет к устойчивому развитию человечества?
6. Как сохранение биологического разнообразия соотносится с экономическими целями развития?
7. Какие административные возможности можно использовать для решения задач устойчивого развития?
8. Для чего разработаны цели и задачи устойчивого развития?

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Обоснуйте позитивные и негативные последствия интеграции и дезинтеграции в современном мире?
2. Обоснуйте необходимость повышения энергосбережения и использования альтернативных источников получения энергии.
3. Какими способами можно, по Вашему мнению, добиться более полного и внимательного учета экологических ограничений в процессе рационального использования исчерпаемых природных ресурсов (возобновимых и невозобновимых)?

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Обоснуйте основные механизмы устойчивости природных экосистем.
2. Дайте характеристику общим причинам возникновения важнейших экологических проблем современности.
3. Обоснуйте связь глобальных экологических проблем с проблемой роста населения.

22. ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ

Учебные вопросы

22.1. Понятие «природные ресурсы», их географическая и экономическая классификации. Понятия: «ресурсоемкость», «природно–ресурсный потенциал», «природопользование». Принципы рационального природопользования.

22.2. Роль рационального природопользования в инновационном развитии экономики.

22.3. Экономические и административно-правовые формы управления природопользованием.

Тематические конспекты ответов

22.1. Понятие «природные ресурсы», их географическая и экономическая классификации. Понятия: «ресурсоемкость», «природно–

ресурсный потенциал», «природопользование». Принципы рационального природопользования

Природные ресурсы – вещественные и энергетические компоненты природы (вещества, процессы, явления и природные объекты), которые используются или могут быть использованы для удовлетворения различных потребностей общества и общественного производства при данном уровне развития производительных сил.

Природно-ресурсный потенциал – максимальное количество природных ресурсов, которое общество может использовать без подрыва своего существования и последующих поколений.

Ресурсоемкость – показатель, отражающий размеры изымаемых из природы веществ (воды, воздуха, минеральных, топливно-энергетических ресурсов) и энергии за единицу времени.

Землеемкость – показатель, определяющий площадь территории, нарушаемой или используемой человеком в ходе какой-либо деятельности:

По принадлежности к компонентам природной среды выделяют следующие виды ресурсов: минеральные, климатические, водные, растительные, земельные, почвенные и ресурсы животного мира.

По видам хозяйственного использования в различных секторах материального производства их подразделяют на ресурсы:

- ✓ промышленного производства (сырьевые и энергетические);
- ✓ сельскохозяйственного производства.

Виды энергетических ресурсов:

- ✓ ископаемые виды топлива (нефть, угли, газ, уран, битуминозные сланцы и др.);
- ✓ гидроэнергоресурсы (энергия текущих и падающих вод, приливно-волновая энергия);
- ✓ источники биоконверсионной энергии (древесина, биогаз, этанол);
- ✓ геотермальные и гидротермальные источники энергии;
- ✓ солнечная радиация;
- ✓ ветер.

Неэнергетические ресурсы включают элементы природной среды, которые являются сырьем для различных отраслей промышленности или участвуют в производстве по технологической необходимости:

- ✓ полезные ископаемые, не используемые для производства энергии;
- ✓ природные воды, необходимые для промышленного производства;
- ✓ земли, занятые промышленными объектами и инфраструктурой;
- ✓ лесные ресурсы, поставляющие сырье для лесохимии и строительной индустрии;
- ✓ промысловые ресурсы (рыба и морепродукты).

Ресурсы *сельскохозяйственного производства* объединяют те элементы природы, которые участвуют в создании сельскохозяйственной продукции:

- ✓ агроклиматические – ресурсы тепла и влаги, необходимые для роста и развития культурных растений или выпаса скота;

- ✓ почвенно-земельные ресурсы – земля и ее слой – почва, обладающая уникальным свойством продуцировать биомассу, рассматриваются и как природный ресурс, и как средство производства в растениеводстве;

- ✓ растительные кормовые ресурсы – фитоценозы лугов, служащие кормовой базой для выпасаемого скота;

- ✓ водные ресурсы – воды, используемые в растениеводстве для орошения, а в животноводстве – для водопоя и содержания скота.

Выделяют природные *ресурсы непроеизводственной сферы* или непосредственного потребления. Это ресурсы, изымаемые из природной среды (пресная вода, дикие животные, составляющие объект охоты, дикорастущие растения), а также рекреационные ресурсы, ресурсы ООПТ и ряд других.

Классификация ресурсов по принципу истощаемости:

1. Истощаемые – дефицитные природные ресурсы, истощение которых предвидится в ближайшей обозримой перспективе. Понятие близко к ресурсам *истощимым* – природные ресурсы, непосредственная или косвенная хозяйственная эксплуатация которых в относительно короткий срок может привести к их истощению. Потребности в таких ресурсах со стороны общества значительно превышают объемы и скорости их естественного воспроизводства.

Истощаемые ресурсы подразделяются на:

Невозобновляемые – природные ресурсы, не самовосстанавливающиеся за время, соизмеримое с темпом хозяйственной деятельности человека: виды минеральных ресурсов (полезные ископаемые), земельных ресурсов, видовой состав живых организмов.

Возобновляемые – все природные ресурсы, находящиеся в пределах биосферного круговорота веществ, способные к самовосстановлению за сроки, соизмеримые с темпом хозяйственной деятельности человека.

Относительно или не полностью возобновляемые – природные ресурсы, которые в исторически описываемые отрезки времени восстанавливаются меньше, чем потребляются: леса, плодородие почв, запасы торфа.

2. Неистощаемые – солнечная энергия, энергия ветра, энергия прилива, энергия текущей воды.

Природопользование – сфера общественно-производственной деятельности, направленная на удовлетворение потребностей человека с помощью природных ресурсов, а также научное направление, изучающее принципы рационального использования природных ресурсов, в том числе и анализ антропогенных воздействий на природу, их последствий для человека. Нерациональная эксплуатация природных ресурсов ведет к экологическому

кризису. Выход из него возможен лишь в результате революционных преобразований, применения средств экологической безопасности. Рациональность природопользования означает достижение не только экономического, культурно-оздоровительного эффекта, но и охрану окружающей природной среды. Для перехода от потребительской психологии к осознанию необходимости рационального природопользования необходимы:

1. Переоценка взглядов на природу как на источник потребления;
2. Усиление образовательной и воспитательной работы с населением по вопросам экологии;
3. Перестройка методов хозяйствования, предотвращающих загрязнение или истощение природной среды.

Рациональное природопользование – комплексное, экономически эффективное и неистощительное использование природных ресурсов в сочетании с требованиями охраны окружающей среды и экологической безопасности. Включает введение обязательного учета емкости природной среды, соответствия развития производительных сил потенциальным возможностям природы, соблюдения законов равновесия, экологии как необходимых условий развития оптимальных взаимоотношений между природой и обществом (*рис. 22.1*).

Принципы рационального природопользования и охраны окружающей среды закреплены в Федеральном законе от 10 января 2002 г. № 7-ФЗ (ред. от 03.07.2016) «Об охране окружающей среды»:

- ✓ приоритет охраны жизни и здоровья человека, обеспечение благоприятных экологических условий для жизни, труда и отдыха населения;
- ✓ научно-обоснованное сочетание экологических, экономических и социальных интересов общества, обеспечивающих реальные гарантии прав человека на здоровую и благоприятную для жизни окружающую среду;
- ✓ охрана, воспроизводство и рациональное использование природных ресурсов как необходимые условия обеспечения благоприятной окружающей среды и экологической безопасности;
- ✓ соблюдение требований природоохранительного законодательства, неотвратимость наступления ответственности за их нарушения;
- ✓ платность природопользования и возмещение вреда окружающей среде;
- ✓ презумпция экологической опасности планируемой хозяйственной и иной деятельности;
- ✓ обязательность оценки воздействия на окружающую среду при принятии решений об осуществлении хозяйственной и иной деятельности;
- ✓ приоритет сохранения естественных экологических систем, природных ландшафтов и природных комплексов;
- ✓ допустимость воздействия хозяйственной и иной деятельности на природную среду исходя из требований в области охраны окружающей среды;



Рис. 22.1. Схема основных принципов реализации рационального природопользования

✓ обеспечение снижения негативного воздействия хозяйственной и иной деятельности на окружающую среду в соответствии с нормативами в области охраны окружающей среды, которого можно достигнуть на основе использования наилучших доступных технологий с учетом экономических и социальных факторов;

✓ гласность в работе и обязательность участия в деятельности по охране окружающей среды органов государственной власти Российской Федерации, органов государственной власти субъектов Российской Федерации, органов местного самоуправления, общественных объединений и некоммерческих организаций, юридических и физических лиц;

✓ сохранение биологического разнообразия;

✓ запрещение хозяйственной и иной деятельности, последствия воздействия которой непредсказуемы для окружающей среды, а также реализации проектов, которые могут привести к деградации естественных экологических систем, изменению и (или) уничтожению генетического фонда растений, животных и других организмов, истощению природных ресурсов и иным негативным изменениям окружающей среды;

- ✓ ответственность за нарушение законодательства в области охраны окружающей среды;
- ✓ организация и развитие системы экологического образования, воспитание и формирование экологической культуры;
- ✓ международное сотрудничество в области охраны окружающей среды;
- ✓ обязательность финансирования юридическими лицами и индивидуальными предпринимателями, осуществляющими хозяйственную и (или) иную деятельность, которая приводит или может привести к загрязнению окружающей среды, мер по предотвращению и (или) уменьшению негативного воздействия на окружающую среду, устранению последствий этого воздействия.

Названные принципы положены в основу концепции устойчивого (экологически допустимого) развития с основным принципом: «экономическое развитие в процессе природопользования должно осуществляться не за счет последующих поколений».

22.2. Роль рационального природопользования в инновационном развитии экономики

Инновационная экономика не может развиваться успешно при нерациональном природопользовании. Наукоемкий процесс организации производства, сферы услуг требует пристального внимания к разработке системы мер по стимулированию природоохранной и энергосберегающей деятельности.

Особенность решения экологических проблем в рамках инновационного подхода заключается в его комплексности, под которой подразумевается целенаправленное качественное обновление не только технико-технологической основы, но и организационных, управленческих принципов и приемов производства.

К числу экологических инноваций относятся следующие управленческие инструменты:

- ✓ концепция экоэффективности – получение большего количества продукции или услуг с минимальным расходом всех видов ресурсов и ущербом окружающей среде;
- ✓ модель «чистое производство»;
- ✓ международные стандарты экоменеджмента и аудита (ISO 14000, EMA5);
- ✓ методы повышения ресурсной продуктивности на основе концепции анализа экоэффективности, или MIPS (от англ. *Material Input Per Unit Service or Utility*) - анализа;
- ✓ новый системный экологический дизайн и специальная маркировка продукции, обеспечивающие высокий уровень экологической безопасности производства, продукции и услуг.

Основные группы методов управления в сфере природопользования:

1. Административное регулирование – установление и соблюдение нормативных стандартов и ограничений, за пределы которых не разрешается выходить, и осуществление непосредственных мер административного воздействия;

2. Система экономических рычагов – меры по планированию и экономическому стимулированию ресурсосберегающей и природоохранной деятельности и разработка механизмов реализации эколого-ориентированного развития: платежи и налоги за загрязнение, субсидии;

3. Рыночные методы: общество определяет допустимые масштабы загрязнения, после чего *разрешения на выброс* распределяются (распродаются) между отдельными предприятиями. Тем самым фактически создается рынок прав на загрязнение и соответствующие банки и биржи прав на загрязнение.

22.3. Экономические и административно-правовые формы управления природопользованием

Федеральным законом «Об охране окружающей природной среды» от 10 января 2002 г. № 7-ФЗ (ст. 16) предусмотрена плата за загрязнение окружающей природной среды. В Налоговом, Земельном, Водном и Лесном кодексах предусмотрена плата за право пользования землей, недрами, объектами животного мира и водных биологических ресурсов, а также водой и лесными ресурсами (*рис. 22.2*).

Земельный налог введен Законом РФ от 11 октября 1991 г. №1738-1 «О плате за землю» и устанавливается Налоговым кодексом РФ от 31 июля 1998 г. № 146-ФЗ и нормативными правовыми актами представительных органов муниципальных образований, которые самостоятельно определяют налоговые ставки в пределах, установленных Налоговым кодексом РФ, порядок и сроки уплаты земельного налога. Право землепользования предоставляется представительными органами муниципальных образований, которые выдают разрешение на землепользование либо заключают договор об аренде. Отнесение земель к той или иной категории и перевод из одной категории в другую в связи с изменением целевого назначения производится представительными органами муниципальных образований.

Размер арендной платы за землю устанавливается договором. Арендодателями являются местные органы исполнительной власти. Земельный налог и арендная плата за землю поступают в местный бюджет (сельский, поселковый, районный, городской) и используются исключительно на цели улучшения и восстановления земель.

Плата за пользование водным объектом или его частью (ст. 20 Водного кодекса РФ) предусматривается договором водопользования. Налоговым

кодексом РФ (ст. 25, введена Федеральным законом от 28 июля 2004 г. № 83-ФЗ) предусмотрен водный налог.



Рис. 22.2. Система платности природопользования

Объектами налогообложения водным налогом признаются следующие виды пользования водными объектами:

- ✓ забор воды из водных объектов;
- ✓ использование акватории водных объектов, за исключением лесосплава в плотах;
- ✓ использование водных объектов без забора воды для целей гидроэнергетики;
- ✓ использование водных объектов для целей сплава древесины в плотах.

Плата за загрязнение взимается с природопользователей, осуществляющих следующие виды воздействия на окружающую природную среду:

- ✓ выброс в атмосферу загрязняющих веществ от стационарных и передвижных источников;

- ✓ сброс загрязняющих веществ в поверхностные и подземные водные объекты, а также любое подземное размещение загрязняющих веществ;
- ✓ размещение отходов.

В основу исчисления платы за загрязнение положена система базовых нормативов платы. При расчете нормативов платы за загрязнение принят затратный подход, который исходит из необходимости возмещения финансовых затрат на мероприятия по ликвидации или предотвращения ущерба окружающей среде, биологическим ресурсам и здоровью населения.

Государственные органы управления и контроля в области охраны окружающей среды подразделяются на две категории: органы общей и специальной компетенции. К государственным органам общей компетенции относятся Президент, Федеральное Собрание, Государственная Дума, Правительство, представительные и исполнительные органы власти субъектов Федерации, муниципальные органы. Эти органы определяют основные направления природоохранной политики, утверждают экологические программы, обеспечивают экологическую безопасность, устанавливают правовые основы и нормы в пределах своей компетенции и т.д.

Правительство Российской Федерации согласно ст. 114 Конституции РФ:

- ✓ обеспечивает проведение в Российской Федерации единой государственной политики в области экологии;
- ✓ осуществляет управление федеральной собственностью на природные ресурсы;
- ✓ проводит меры по обеспечению законности, осуществлению экологических прав граждан и др.

В настоящее время загрязнение среды и нарушение экологического равновесия приобрело глобальные масштабы. В связи с этим возникла неотложная необходимость международного сотрудничества в целях предотвращения глобальной экологической катастрофы. Созданы и функционируют международные органы управления природопользованием и охраной природы. Это Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП), Программа ООН по окружающей среде (ЮНЕП), Всемирный фонд дикой природы (WWF) и др.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Дайте определение понятия «природные ресурсы». Что отличает природные ресурсы от природных условий?
2. По каким критериям классифицируют природные ресурсы?
3. Назовите наиболее распространенные классификации природных ресурсов.
4. Каковы основные направления рационального природопользования?

5. Перечислите управленческие инструменты экологических инноваций.
6. Какие задачи ставились при установлении платы за пользование природными ресурсами
7. Какова суть механизма платы за право пользования землей?
8. Назовите подведомственные службы и агентства Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Обоснуйте необходимость учета экологического фактора в экономических системах.
2. Обоснуйте, с какими негативными явлениями необходимо бороться для сохранения и повышения почвенного плодородия.
3. Обоснуйте основные направления рационального использования объектов животного и растительного мира.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Обоснуйте основные направления рационального использования недр.
2. Обоснуйте, что включает в себя плата за загрязнение окружающей среды (негативное воздействие на среду).
3. Обоснуйте связь глобальных экологических проблем с другими глобальными проблемами: демографической, продовольственной и др.

23. РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА ВОДНЫХ РЕСУРСОВ

Учебные вопросы

- 23.1. Водные ресурсы. Характеристика состояния водных ресурсов. Водный фонд России. Водный потенциал.
- 23.2. Загрязнение поверхностных и подземных вод. Экологические последствия загрязнения и истощения водных ресурсов.
- 23.3. Экологическая защита водных ресурсов. Очистка сточных вод.

Тематические конспекты ответов

23.1. Водные ресурсы и их использование. Водный фонд России. Водный потенциал

Характеристики состояния водной экосистемы абиотические и биотические показатели (табл. 23.1).

Таблица 23.1

Характеристики состояния водной экосистемы

Группа характеристик	Характеристики	Параметры характеристик
Абиотические	Гидрологические	Уровень, расход воды и др.
	Морфометрические	Глубина, ширина, длина, объем и др.
	Физические	Прозрачность, цветность воды, температура и др.
	Химические	Класс вод, уровень загрязненности по различным классификациям, степень токсичности воды и донных отложений; уровень накопления загрязняющих химических веществ в тканях гидробионтов, донных отложениях и др.
	Радиационные	Уровень содержания радионуклидов в воде, тканях гидробионтов, донных отложениях и др.
Биотические	Микробиологические	Количество бактерий; количество сапрофитных бактерий, патогенной микрофлоры, кишечной палочки; вирусное загрязнение (коли-фаг) и др.
	Гидробиологические	Видовое разнообразие, численность, биомасса, продукция, уровень воспроизводства: сообществ планктонных и донных организмов, рыбного населения, водных млекопитающих, запасы промысловых объектов, состав и численность особо охраняемых видов водных растений и животных и др.
	Паразитологические	Состав и количество гельминтов, актиномицетов, патогенных простейших и др.

Гидросфера занимает 71% поверхности Земли. Вода – самое распространенное вещество в природе. Она находится в постоянном движении в атмосфере, литосфере, биосфере. Количество и качество воды непрерывно меняются во времени. Водные ресурсы имеют решающее значение для обеспечения жизненных потребностей населения и социально-экономического развития любой страны. В решении социально-экономических проблем особенно велика роль возобновляемых поверхностных и подземных водных ресурсов: это наиболее динамичная их часть, которая ежегодно возобновляется в процессах круговорота воды на Земле и, удовлетворяя основной объем водопотребления, определяет количественные показатели водообеспеченности территории и населения, дефицит водных ресурсов и степень нагрузки на них.

Согласно Водному кодексу РФ от 03.06.2006 № 74-ФЗ (вступил в силу с 01.01.2007), *водные ресурсы* – поверхностные и подземные воды, которые находятся в водных объектах и используются или могут быть использованы; *водный объект* – природный или искусственный водоем; водоток либо иной объект, постоянное или временное сосредоточение вод в котором имеет характерные формы и признаки водного режима; *водный режим* – изменение во времени уровней, расхода и объема воды в водном объекте; *водный фонд* – совокупность водных объектов в пределах территории Российской Федерации; *акватория* – водное пространство в пределах естественных, искусственных или условных границ; *водное хозяйство* – деятельность в сфере изучения, использования, охраны водных объектов; а также предотвращения и ликвидации негативного воздействия вод.

Водный фонд России. В состав водного фонда, согласно действующему Водному кодексу РФ, входят поверхностные и подземные водные объекты. Объем пресных вод рассредоточен по территории страны очень неравномерно. Небольшие объемы сосредоточены на севере европейской и азиатской частей России, тогда как в районах проживания большей части населения и размещения производства ощущается дефицит водных ресурсов. Кроме того, поверхностный сток подвержен резким сезонным колебаниям, снижающим возможность его хозяйственного освоения.

Показателем водно-ресурсного потенциала служит **водный баланс** территории (табл. 23.2).

Таблица 23.2

**Балансовая оценка водных ресурсов России и мира
(по Вишнякову, 2015)**

Элемент водного баланса	Россия		Мир	
	км ³	мм	км ³	мм
Осадки	9078	532	110 305	834
Полный речной сток	3957	232	38 830	294
Подземный (устойчивый) сток	882	52	11885	90
Поверхностный (паводочный) сток	3075	180	26945	204
Валовое увлажнение территории	6003	352	83360	630
Испарение	5121	300	71475	540

Водный потенциал – объем вод, заключенных в реках, озерах, ледниках, морях и океанах, в подземных горизонтах и в атмосфере (около 1,5 млрд. км³). Понятие «гидросфера» объединяет Мировой океан, моря, реки и озера, болота, пруды, водохранилища, полярные льды и горные ледники; подземные воды, почвенную влагу и пары атмосферы. В общем объеме вод 98% приходится на соленые и только 28,3 млн. км³ – на пресные воды (с минерализацией менее 1 г/л). Основной объем пресных вод (около 80%) составляют воды ледников, снежных покровов, подземных льдов, многолетнемерзлых пород, глубинных слоев земной коры, которые практически не используются и рассматриваются в качестве потенциальных водных ресурсов.

23.2. Загрязнение поверхностных и подземных вод. Экологические последствия загрязнения и истощения водных ресурсов

Загрязнение вод проявляется в изменении физических и органолептических свойств (нарушение прозрачности, окраски, запахов, вкуса), увеличении содержания сульфатов, хлоридов, нитратов, токсичных тяжелых металлов, сокращении растворенного в воде кислорода воздуха, появлении радиоактивных элементов, болезнетворных бактерий и других загрязнителей.

Основные виды загрязнений водных ресурсов:

- ✓ Химическое;
- ✓ Бактериальное;
- ✓ Радиактивное;
- ✓ Механическое;
- ✓ Тепловое.

Основные источники загрязнения поверхностных вод:

- ✓ Сброс в водоемы неочищенных сточных вод;
- ✓ Смыв ядохимикатов ливневыми осадками;
- ✓ Газодымовые выбросы;
- ✓ Утечки нефти и нефтепродуктов.

Основные источники загрязнения подземных вод:

1. Просачивание промышленных и хозяйственно-бытовых стоков из хранилищ, прудов-накопителей, отстойников и др.,
2. Поступление по затрубному пространству неисправных скважин, через поглощающие скважины, карстовые воронки и т.д.
3. Внедрение в пресные незагрязненные воды сильно минерализованных (соленые и рассолы) подземных воды или морских вод, которые могут внедряться при эксплуатации водозаборных сооружений и откачке воды из скважин (*рис. 23.1*).

Преобразование пресноводных экосистем. Под влиянием загрязняющих веществ, в пресноводных экосистемах отмечается снижение их устойчивости,

вследствие нарушения пищевой пирамиды и ломки сигнальных связей в биоценозе, микробиологического загрязнения, эвтрофирования и других негативных процессов, снижающих темпы роста, плодовитость гидробионтов, или приводящих к гибели.

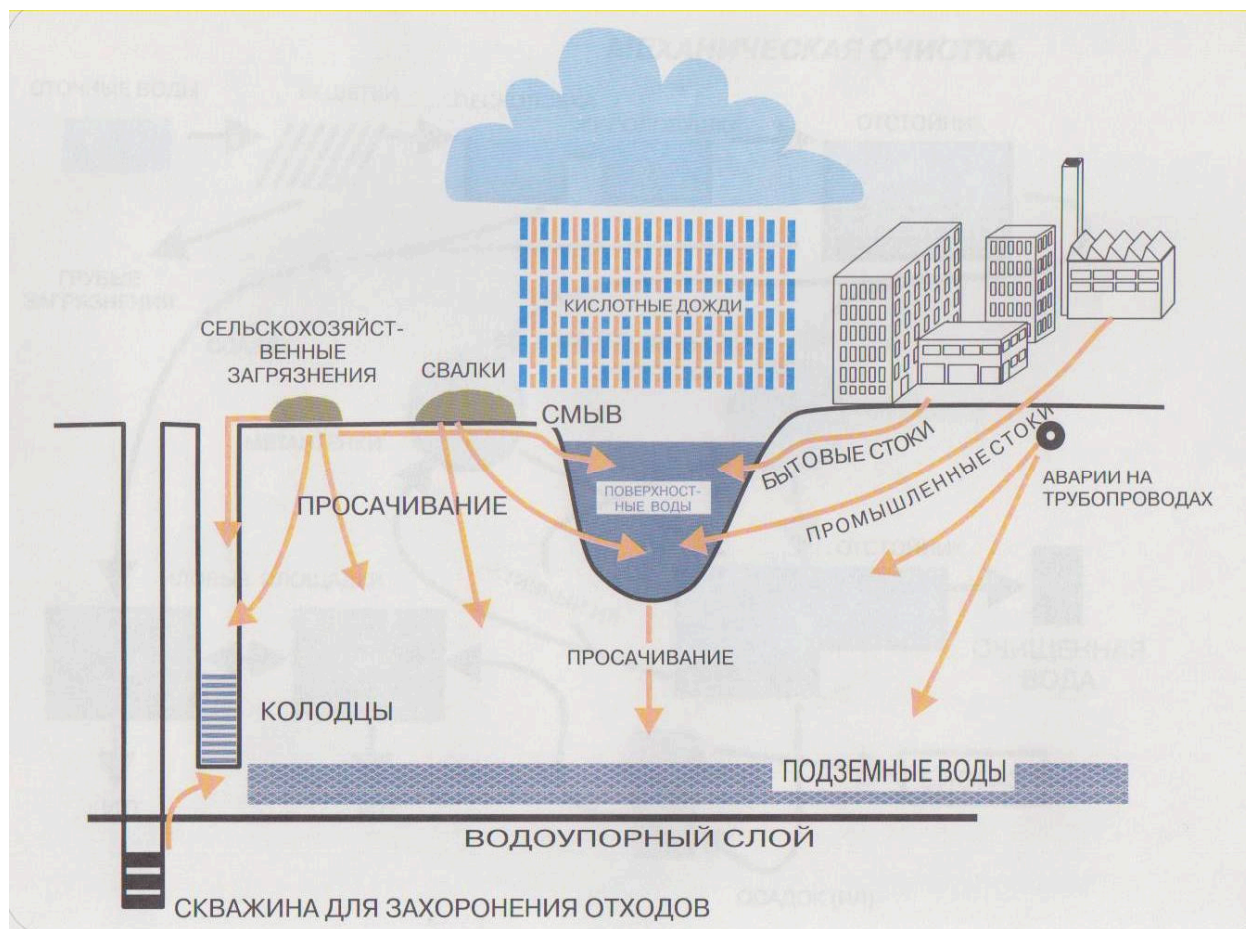


Рис. 23. 1. Возможные пути загрязнения поверхностных и подземных вод (по Квасничковой, Калининой, 2001)

Наиболее изучен процесс эвтрофирования водоемов. Антропогенная эвтрофикация связана с поступлением в водоемы значительного количества биогенных веществ – азота, фосфора и других элементов в виде удобрений, моющих веществ, отходов животноводства, атмосферных аэрозолей и т.д. Антропогенная эвтрофикация водоемов протекает в непродолжительные сроки – до нескольких десятилетий, в то время как сроки естественной эвтрофикации – столетия и тысячелетия.

Преобразование морских экосистем. Морские экосистемы подвергаются воздействию химических токсикантов, которые, аккумулируясь гидробионтами, по трофической цепи приводят к гибели консументов даже высоких порядков, в том числе и наземных животных – морских птиц, например. Среди химических токсикантов наибольшую опасность для морской биоты и человека представляют нефтяные углеводороды (особенно бенз(а)пирен), пестициды и тяжелые металлы: ртуть, свинец, кадмий и др.

До определенного предела морские экосистемы могут противостоять вредным воздействиям химических токсикантов, используя накопительную, окислительную и минерализующую функции гидробионтов.

Экологические последствия истощения вод. Истощение вод следует понимать как недопустимое сокращение их запасов в пределах определенной территории (для подземных вод) или уменьшение минимально допустимого стока (для поверхностных вод). И то и другое приводит к неблагоприятным экологическим последствиям, нарушает сложившиеся экологические связи в системе человек – биосфера.

Интенсивная эксплуатация подземных вод в районах водозаборов и мощный водоотлив из шахт, карьеров приводит к изменению взаимосвязи поверхностных и подземных вод, к значительному ухудшению речного стока, к прекращению деятельности тысячи родников, многих десятков ручьев и небольших рек. Кроме того, в связи со значительным снижением уровней подземных вод наблюдаются и другие негативные изменения экологической обстановки: осушаются заболоченные территории с большим видовым разнообразием растительности, иссушаются леса, гибнет влаголюбивая растительность – гидро- и гигрофиты и др.

Истощение поверхностных вод проявляется в прогрессирующем снижении их минимально допустимого стока. На территории России поверхностный сток воды распределяется крайне неравномерно. Около 90% общего годового стока с территории России выносится в Северный Ледовитый и Тихий океаны, на бассейны внутреннего стока (Каспийское и Азовское море), где проживает свыше 65% населения России, приходится менее 8% общего годового стока. Это главная причина появления проблемы переброски вод северных рек на юг.

Именно в этих районах наблюдается истощение поверхностных водных ресурсов, и дефицит пресной воды продолжает расти. При превышении безвозвратного изъятия объемов поверхностного стока, более чем в 2 раза, создается ситуация экологического бедствия.

Серьезная экологическая проблема – восстановление водности и чистоты малых рек (т.е. рек длиной не более 100 км) – самого уязвимого звена в речных экосистемах. Именно они оказались наиболее восприимчивыми к антропогенному воздействию. Непродуманное хозяйственное использование водных ресурсов и прилегающих земельных угодий вызвало их истощение (а нередко и исчезновение), обмеление и загрязнение.

В настоящее время состояние малых рек и озер, особенно на европейской части России, в результате резко возросшей антропогенной нагрузки на них, катастрофическое. Сток малых рек снизился более чем наполовину, качество воды неудовлетворительное. Многие из них полностью прекратили свое существование.

К весьма серьезным экологическим последствиям может приводить изъятие на хозяйственные цели большого количества воды из впадающих в водоемы рек. Примером может служить трагедия Аральского моря. Уровень

некогда многоводного Аральского моря с 60-х гг. XX в. катастрофически понижается в связи с недопустимым объемом забора воды из питающих Арал рек – Амударьи и Сырдарьи.

Осушенное дно Аральского моря становится сегодня крупнейшим источником пыли и солей. В дельте Амударьи и Сырдарьи на месте гибнущих тугайных лесов и тростниковых зарослей появляются бесплодные солончаки. Перезабор воды из Амударьи и Сырдарьи и сокращение моря вызвали такие экологические изменения ландшафта, которые могут быть охарактеризованы как опустынивание.

Изменение различных характеристик водных объектов при антропогенном воздействии:

- ✓ гидрофизического режима: изменение теплофизического, ледового режимов, шумовые, вибрационные, электромагнитные и прочие воздействия;
- ✓ гидрологического режима: изменение объема стока и режима стока, гидрометрических параметров водного объекта, волнового режима и др.;
- ✓ гидрохимического режима: поступление растворенных и взвешенных загрязняющих веществ в водный объект, его засорение и др.;
- ✓ гидробиологического режима: изменение гидрофизических, гидрологических, гидрохимических и гидробиологических условий, изъятие биоресурсов, изменение видового состава гидробиоты и др.;
- ✓ состояния водосборной площади: изменение гидрологической структуры водосборной территории, площадки структуры растительного покрова, гидрогеологической структуры и др.

На водный объект оказывают влияние разные природные и техногенные события. Сильно загрязняют водные объекты предприятия химической, пищевой, целлюлозно-бумажной, деревообрабатывающей, нефтеперерабатывающей, машиностроительной промышленности; коммунального хозяйства; транспорта; сельского хозяйства и животноводческих комплексов; захоронения и уничтожения отходов, химического и бактериологического оружия; бытовой деятельности человека.

Горные выработки оказывают дренирующее воздействие, изменяя режим и состав подземных вод. Прудоотстойники, водохранилища, шламо- и хвостохранилища, гидроотвалы, сооружаемы при добыче и обогащении полезных ископаемых, часто являются очагами инфильтрации загрязненных вод в массивы горных пород и водоносные горизонты. Горный комплекс отличается высокой водоемкостью, поэтому он обостряет проблему нехватки пресной воды. На состояние гидросферы оказывают существенное воздействие взрывные работы, эксплуатация рудных и нерудных карьеров, шахт и рудников (в том числе добыча песка, гравия из русел рек или на побережье морей), разрушение плодородного растительного слоя почвы, уничтожение растительности в пределах шахтных земельных отводов, прокладка дорог и коммуникаций, слив загрязнений с площадок и строительно-эксплуатационные процессы на различных стадиях освоения месторождений.

23.3. Экологическая защита водных ресурсов. Очистка сточных вод

Поверхностные воды охраняют от засорения, загрязнения и истощения. Для предупреждения засорения принимают меры, исключающие попадание в поверхностные водоемы и реки различных твердых отходов и других предметов. Истощение поверхностных вод предотвращают, строго контролируя, минимально допустимые стоки вод.

Важнейшая и наиболее сложная проблема – защита поверхностных вод от загрязнения, для чего предусматриваются следующие экозащитные мероприятия:

- ✓ развитие малоотходных и безводных технологий и систем оборотного водоснабжения;
- ✓ очистка сточных вод (промышленных, коммунально-бытовых и др.);
- ✓ закачка сточных вод в глубокие водоносные горизонты;
- ✓ очистка и обеззараживание поверхностных вод, используемых для водоснабжения и других целей.

Главный загрязнитель поверхностных вод – сточные воды, поэтому экологически весьма важной задачей является разработка и внедрение эффективных методов очистки сточных вод. Наиболее действенным способом защиты поверхностных вод от загрязнения сточными водами являются безводные и малоотходные технологии. На начальном этапе создается оборотное водоснабжение. В его систему включают ряд очистных сооружений и установок, что создает замкнутый цикл использования сточных вод, которые при таком способе все время находятся в обороте и не попадают в поверхностные водоемы.

Ввиду огромного многообразия состава сточных вод существуют различные способы их очистки: механический, физико-химический, химический, биологический и термический.

Очистка может производиться каким-либо одним или комбинированными способами, с обработкой осадка (или избыточной биомассы) и обеззараживанием сточных вод перед сбросом их в водоем.

При механической очистке из проточков, путем процеживания, отстаивания и фильтрования, удаляются до 90% нерастворимых механических примесей: песок, глинистые частицы, окалина и др., а из бытовых стоков – до 60%. К основным химическим способам относят нейтрализацию, окисление, озонирование и хлорирование. При физико-химической очистке из сточных вод удаляются тонкодисперсные взвешенные частицы, минеральные и органические вещества. Применяются коагуляция, сорбция, флотация, экстракция и другие методы. Биологический (биохимический) метод основан на способности микроорганизмов потреблять органические и неорганические соединения из сточных вод (сероводород, аммиак, нитриты и т.д.) (*рис. 23.2*).

Аэробные бактерии-аммонификаторы аэротенках разлагают белки до аммония, а бактерии-нитрификаторы окисляют аммоний до нитратов и

нитритов. Микроорганизмы находятся или в тонком слизистом слое на пористом материале внутри так называемого *биологического фильтра*, или непосредственно добавляются в воду в качестве *активационного материала*.

Для уменьшения площади очистных сооружений применяют *активный ил* – слой мягкого грунта на дне, насыщенный микроорганизмами.

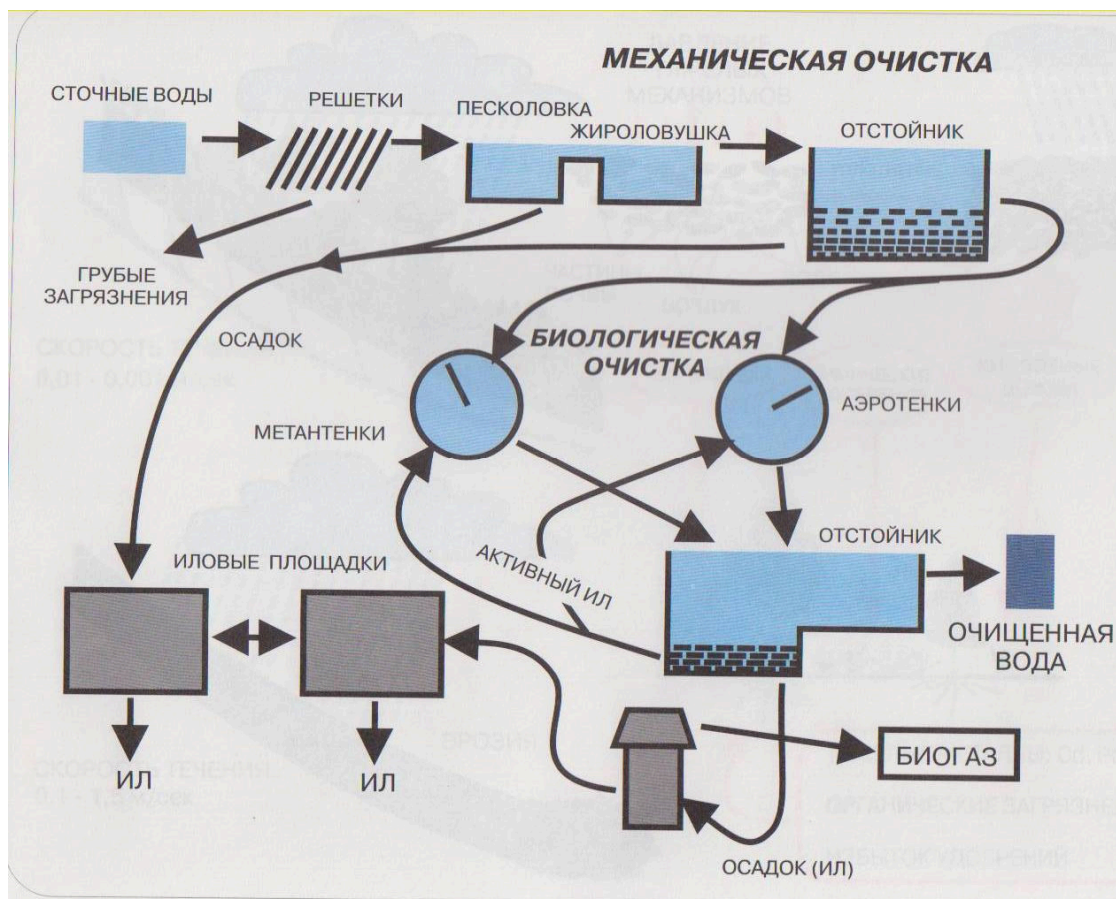


Рис. 23.2. Технология механической и биологической очистки бытовых сточных вод (по Квасничковой, Калининой, 2001)

Биологический фильтр представляет собой башню, наполненную пористым материалом (например, кирпичной крошкой), сквозь которую медленно стекает вода. В аэротенках приток кислорода обеспечивается перемешивании воды и притоком в нее воздуха. При такой активации сточных вод скопления микроорганизмов бурно развиваются, о чем свидетельствуют большое потребление кислорода, а также образование осадка в виде хлопьев. В *отстойниках* образовавшиеся хлопья осаждаются, и осадок частично возвращают в аэротенки, а большую часть удаляют и вывозят.

При очистке воды образуется огромное количество ила, который содержит много органических веществ и микроорганизмов. В нем с помощью анаэробных микроорганизмов начинают происходить процессы гниения. При этом образуется *биогаз*, содержащий главным образом *метан* (болотный газ). В метантенках метанообразующие бактерии сбраживают органические вещества,

взвешенные или растворенные в сточных водах. В результате получают не только очищенную воду, но и биогаз.

Осадок (выгнивший материал), если он не содержит токсических веществ – тяжелых металлов, обезвоживают, брикетируют и используют как топливо или добавляют к нему различные химические соединения (фосфаты и др.) и используют для производства органических удобрений. При биологическом способе очистки количество содержащихся в воде загрязняющих веществ уменьшается на 90–95%, и этого вполне достаточно, чтобы ее можно было выпускать в реки и водоемы, где доочистка происходит уже естественным (природным) путем.

Промышленные сточные воды, стоки больниц и других специальных объектов должны проходить дополнительную специальную очистку и дезинфекцию в зависимости от характера загрязнений.

К термическим методам прибегают при очистке промышленных сточных вод, содержащих главным образом высокотоксичные органические компоненты.

При всех методах очистки сточных вод с экологической точки зрения весьма важна обработка и утилизация образующихся шламов и осадков (особенно при очистке токсичных промстоков). С этой целью их складывают на специальных полигонах, обрабатывают в биологических сооружениях, перерабатывают с помощью растений (водный гиацинт – эйхория, тростник и др.) или сжигают в специальных печах.

Одним из перспективных способов уменьшения загрязнения поверхностных вод является закачка сточных вод в глубокие водоносные горизонты через систему поглощающих скважин (подземное захоронение). При этом способе отпадает необходимость в дорогостоящей очистке и обезвреживании сточных вод и в сооружении очистных сооружений.

Все большее значение в охране поверхностных вод от загрязнения и засорения приобретают агролесомелиорация и гидротехнические мероприятия. С их помощью можно предотвращать эвтрофикацию озер, водохранилищ и малых рек, возникновение эрозии, оползней, обрушение берегов, уменьшить загрязненный поверхностный сток.

На любом водном объекте создаются водоохранные зоны, ширина которых на реках составляет от 0,1 до 1,5–2,0 км, включая пойму реки, террасы и береговой склон. Их назначение – предотвратить загрязнение, засорение и истощение водного объекта. В пределах этих зон запрещается распашка земель, выпас скота, применение ядохимикатов и удобрений, строительные работы и др.

Основные мероприятия по защите подземных вод заключаются в предотвращении истощения запасов подземных вод и защите их от загрязнения. Для борьбы с истощением запасов пресных питьевых подземных вод предусматривают различные меры: регулирование режима водозабора подземных вод; рациональное размещение водозаборов по площади; определение величины эксплуатационных запасов как предела их

рационального использования; введение кранового режима эксплуатации самоизливающихся артезианских скважин и др.

Меры борьбы с загрязнением подземных вод подразделяют на: профилактические и специальные, с целью локализовать или ликвидировать очаг загрязнения.

Важнейшей мерой предупреждения загрязнения подземных вод в районах водозаборов является устройство вокруг них зон санитарной охраны (ЗСО). Это территории вокруг источников централизованного питьевого водоснабжения, создаваемые для исключения возможности загрязнения подземных вод. Состоят они из трех поясов.

Специальные мероприятия по защите подземных вод от загрязнения направлены на изоляцию источников загрязнения от остальной части водоносного горизонта (завесы, противифльтрационные стенки), а также на перехват загрязненных подземных вод с помощью дренажа. Для ликвидации локальных очагов загрязнения ведут длительные откачки загрязненных подземных вод.

Основами водного законодательства запрещены проектирование, строительство и ввод в эксплуатацию предприятий, не обеспеченных водоочистными устройствами. Сброс отработанных вод допускается только с разрешения органов, контролирующих качество воды.

Предусматривается ответственность за нарушение правил пользования водами (уголовная, административная, гражданско-правовая и возмещение убытков).

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Каков состав водного фонда в России согласно действующему законодательству?
2. Какие водные объекты относятся к поверхностным водам?
3. Дайте определение понятию «водный потенциал».
4. Какие параметры характеризуют состояние водной экосистемы?
5. Что является показателем водно-ресурсного потенциала территории?
6. Какими особенностями характеризуется водный фонд России?
7. Какие характеристики водного объекта могут изменяться при чрезмерном антропогенном воздействии?
8. Какие виды загрязнения вод встречаются наиболее часто?
9. Какие меры используют для защиты поверхностных вод от загрязнения?
10. Дайте определение понятию «водоохранная зона».

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Охарактеризуйте особенности использования водно-ресурсного потенциала в России.
2. Охарактеризуйте основные характеристики водной экосистемы.
3. Обоснуйте зависимость качества воды от природных и техногенных факторов.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Охарактеризуйте основные способы очистки сточных вод.
2. Охарактеризуйте основные мероприятия по защите подземных вод от загрязнения.
3. Опишите технологию биологической очистки сточных вод.

24. РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА ЗЕМЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ

Учебные вопросы

- 24.1. Земельные ресурсы. Характеристика состояния земельных ресурсов. Современная картина землепользования. Структура земельного фонда России.
- 24.2. Деградация почв. Воздействия на горные породы и недра.
- 24.3. Экологическая защита почв. Захоронение отходов. Рекультивация.
- 24.4. Стратегическая линия рационального использования горных пород. Ядерный топливный цикл.

Тематические конспекты ответов

24.1. Земельные ресурсы. Характеристика состояния земельных ресурсов. Современная картина землепользования. Структура земельного фонда России

Земельные ресурсы характеризуются территорией, качеством почв, климатом, рельефом и т.д. Они служат базисом размещения хозяйственных объектов, главным средством производства в сельском хозяйстве, где используется основное производительное свойство земли – плодородие.

Земельный фонд страны включают все земли государства, мировой земельный фонд – поверхность суши, из которой обычно исключают Гренландию и Антарктиду. Совокупная площадь мирового земельного фонда составляет 134 млн. км², или 13,4 млрд. га. Если общую площадь суши принять за 100 %, то на долю обрабатываемых (пахотных) земель приходится примерно 11 %, лесов – 31 %, лугов и пастбищ – 25 %, ледниковых покровов – 10 %, пустынь, застроенных земель – 33 % (рис. 24. 1).

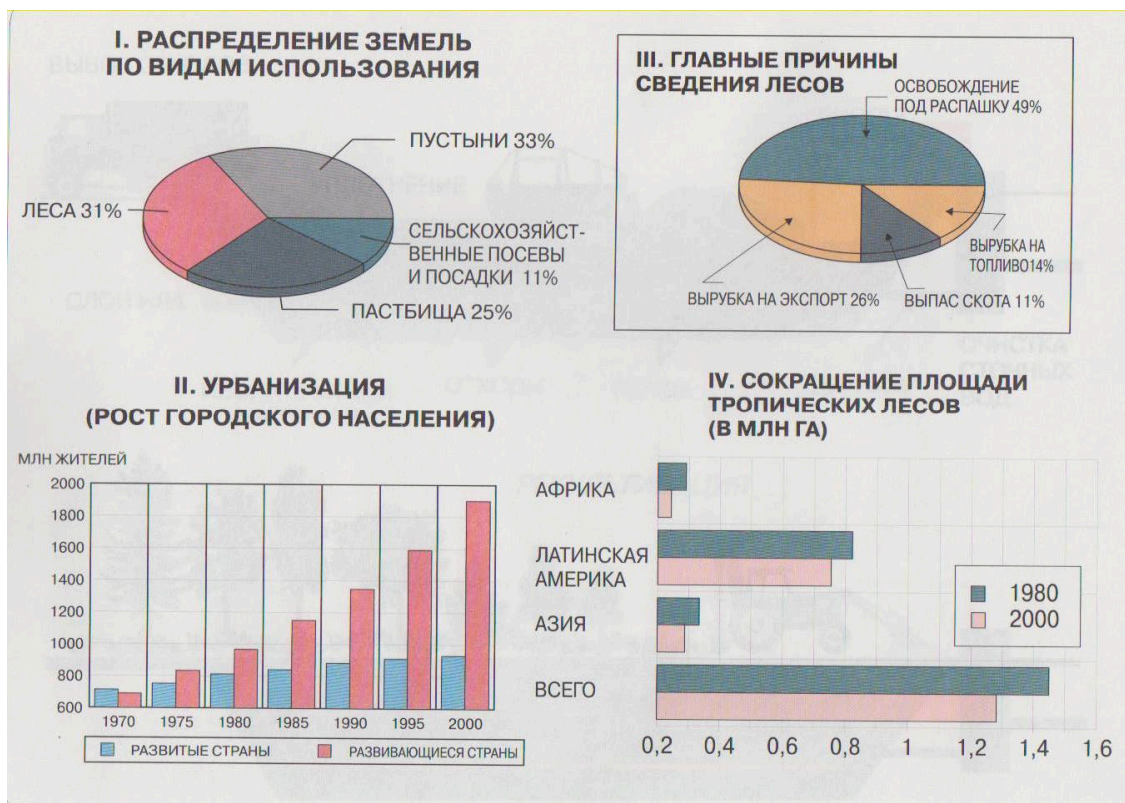


Рис. 24.1. Статистические данные о землепользовании (по Квасничковой, Калининой, 2001)

Таким образом, в сфере сельскохозяйственного производства используется около 30 % земельного фонда мира. Наименее обеспечены земельными ресурсами Египет и Япония. Из отдельных крупных регионов наибольшим земельным фондом обладают Азия, Африка, Северная и Южная Америка. Но из расчета на душу населения очередность регионов выглядит по-другому: на первом месте – Австралия, тогда как другие регионы (особенно Европа) значительно отстают.

Государственный кадастровый учет. Для рационального использования земельных ресурсов служит государственный кадастровый учет. При кадастровом учете каждый земельный участок получает такие характеристики, которые позволяют однозначно выделить его среди других земельных участков и осуществить его качественную и экономическую оценки. Государственный земельный кадастр представляет собой систематизированный свод документированных сведений, полученных в результате проведения

государственного кадастрового учета земельных участков, о местоположении, целевом назначении и правовом положении земель Российской Федерации, территориальных зонах и наличии расположенных на земельных участках и прочно связанных с этими земельными участками объектов. Государственный учет в Российской Федерации осуществляется по категориям земель и угодьям без включения в состав земельного фонда земель, покрытых внутренними морскими водами и территориальным морем.

Земельные угодья – это земли, которые систематически используются или пригодны к использованию для конкретных хозяйственных целей и отличаются по природно-историческим признакам. Учет земель по угодьям ведется в соответствии с их фактическим состоянием и использованием. В соответствии с действующими нормами и правилами земельные угодья делятся на сельскохозяйственные и несельскохозяйственные.

Сельскохозяйственные угодья систематически используются для получения сельскохозяйственной продукции. К ним относятся пашня, залежь, кормовые угодья (сенокосы и пастбища) и многолетние насаждения.

Несельскохозяйственные угодья не используются для получения сельскохозяйственной продукции. К ним относятся земли под водой (включая болота), лесные площади и земли под лесными насаждениями, земли застройки, земли под дорогами, нарушенные земли, прочие земли (овраги, пески, полигоны отходов, свалки, территории консервации и т.д.).

Учету подлежат также оленьи пастбища, предоставленные хозяйствующим субъектам для северного оленеводства. Оленьи пастбища относятся к землям различных категорий и могут учитываться в составе лесных площадей, нарушенных и прочих земель, земель, занятых лесными насаждениями и болотами.'

Согласно действующему законодательству в соответствии с целевым назначением и правовым режимом выделяют следующие категории земель:

- ✓ сельскохозяйственного назначения;
- ✓ населенных пунктов;
- ✓ промышленности, энергетики, транспорта, связи, радиовещания, телевидения, информатики, обеспечения космической деятельности, обороны, безопасности и иного специального назначения;
- ✓ особо охраняемых территорий и объектов;
- ✓ лесного фонда;
- ✓ водного фонда;
- ✓ запаса.

Земельный фонд России. По данным Федеральной службы государственной регистрации, кадастра и картографии (Росреестр) на 1 января 2014 г. площадь земельного фонда Российской Федерации составила 1709,8 млн. га без учета внутренних морских вод и территориального моря. Это самый большой земельный фонд в мире. Структура земельного фонда Российской Федерации по категориям земель отражена на **рис. 24.2.**

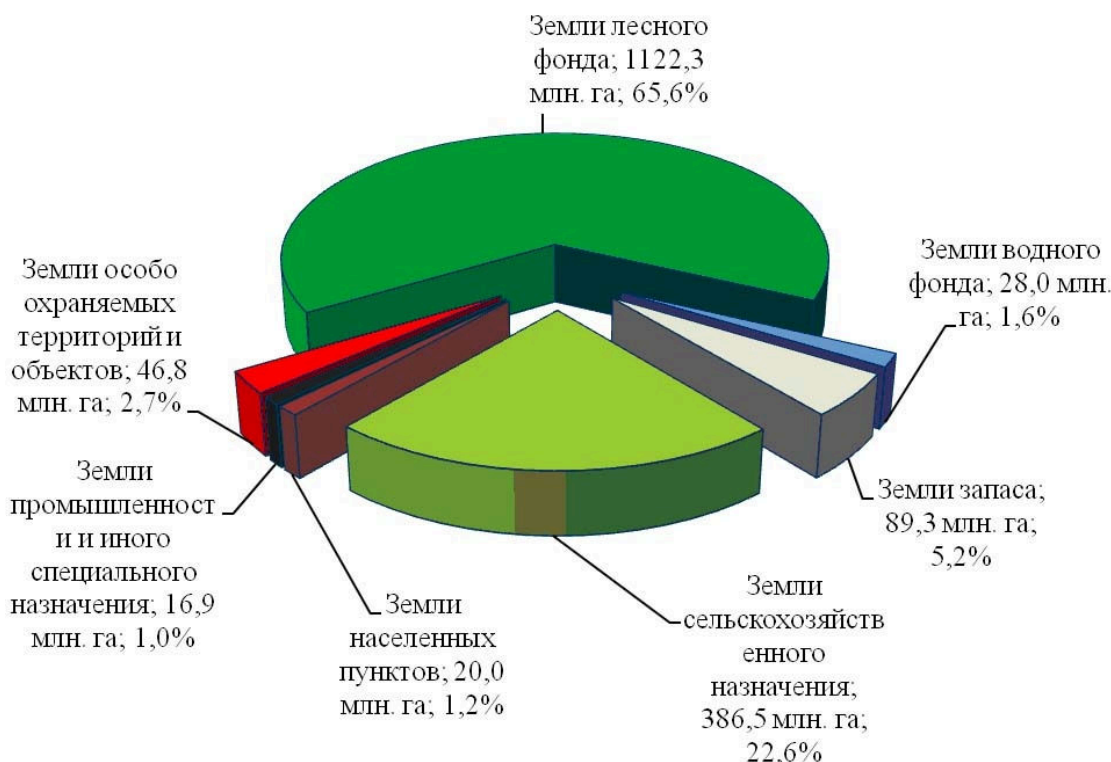


Рис. 24.2. Структура земельного фонда России по категориям земель (Земельный кодекс Российской Федерации, URL: <http://zemkod.ru/>)

Почвенные ресурсы. Вид невозобновляемых природных ресурсов. Главное свойство почвенных ресурсов – естественное плодородие почв, от которого зависит продуктивность земель в сельском и лесном хозяйстве. Почвенные ресурсы выполняют важные экологические функции:

- ✓ служат буфером и фильтром для загрязнителей;
- ✓ условием сохранения биоразнообразия;
- ✓ играют важную роль в круговороте воды и азота.

Состояние почвенных ресурсов определяется характером их эксплуатации (применяемой агротехникой, мелиорацией, севооборотами и др.), уровнем развития науки, энергетическими затратами.

Закон убывающего плодородия почв (Мальтус, 1798): на определенном этапе добавочные вложения труда и капитала в землю не сопровождаются соответствующим увеличением количества добываемого сельскохозяйственного продукта и всякий дополнительный эффект становится невозможным. Согласно этому закону природные ресурсы не могут удовлетворить потребности возрастающего народонаселения, плодородие почвы убывает пропорционально росту народонаселения.

24.2. Деградация почв. Воздействия на горные породы и недра

Дегградация почвы – это постепенное ухудшение ее свойств, которое сопровождается уменьшением содержания гумуса и снижением плодородия. Все основные экологические функции почвы замыкаются на одном обобщающем показателе – почвенном плодородии. Отчуждая с полей основной (зерно, корнеплоды, овощи и др.) и побочный урожай (солома, листья, ботва и др.), человек размыкает частично или полностью биологический круговорот веществ, нарушает способность почвы к саморегуляции и снижает ее плодородие. Эти процессы ведут к весьма опасной по своим далеко идущим последствиям *дегумификации* – потере гумуса. Дегумификация возрастает и за счет неумеренного внесения в почву минеральных удобрений. В наибольшей степени деградируют почвы агроэкосистем, причина неустойчивого состояния которых в их упрощенном фитоценозе, не обеспечивающем оптимальную саморегуляцию.

К деградации почв (земель) ведут и другие причины, преимущественно антропогенного характера: эрозия, загрязнение, вторичное засоление, заболачивание, опустынивание.

Поверхностные горизонты почв легко загрязняются. Основные загрязнители почвы:

- 1) пестициды (ядохимикаты);
- 2) минеральные удобрения;
- 3) отходы и отбросы производства;
- 4) газодымовые выбросы загрязняющих веществ в атмосферу;
- 5) нефть и нефтепродукты.

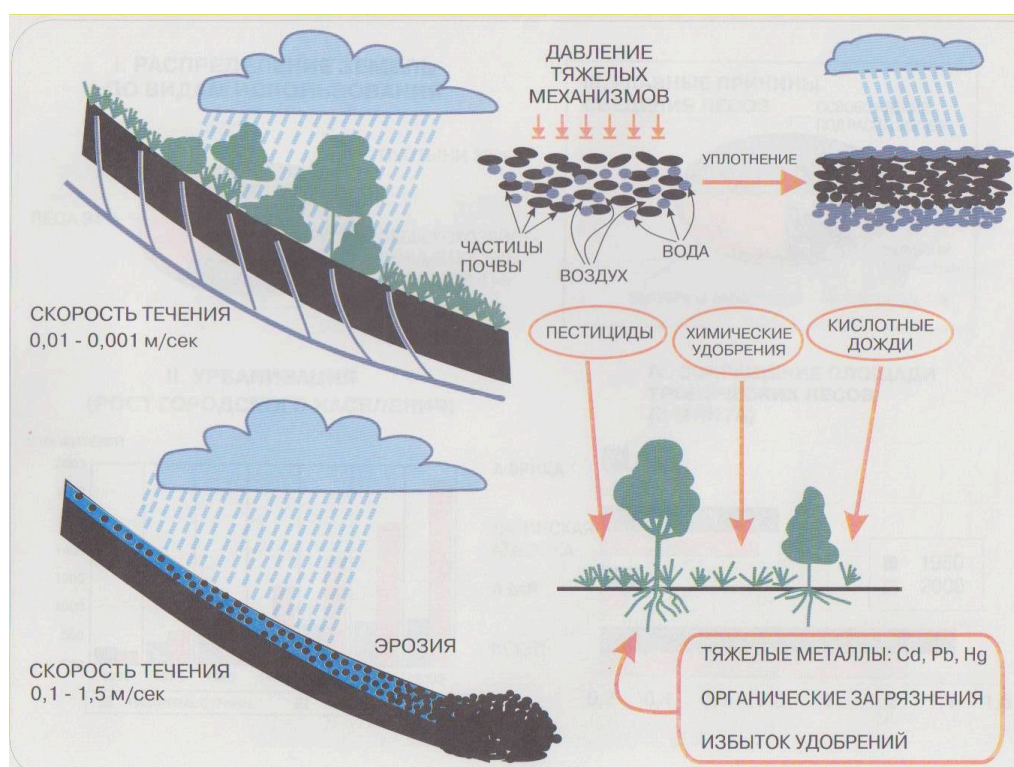


Рис. 24.3. Механизмы почвенной деградации (по Квасничковой, Калининой, 2001)

На *рис. 24.3.* изображены механизмы почвенной деградации в результате механического и химического воздействия. В левой части схемы представлены последствия обнажения склона для развития эрозии. В правой части – вверху показаны последствия уплотнения почвы и разрушение ее структуры; внизу – химическое воздействие на почву, поступающих в нее загрязнений.

Воздействия на горные породы и их массивы. К числу основных антропогенных воздействий на горные породы относят: статические и динамические нагрузки, тепловые, электрические и другие воздействия.

Под действием **статических нагрузок** (более 2 МПа) от зданий и сооружений, на глубине 70–100 м образуется зона активного изменения горных пород. Наибольшие изменения наблюдаются в вечномёрзлых льдистых породах, на участках залегания, которых часто наблюдаются оттаивание, пучение и другие неблагоприятные процессы; и в сильносжимаемых породах (заторфованных, илистых и др.).

Вибрации, удары, толчки и другие **динамические нагрузки** типичны при работе транспорта, ударных и вибрационных строительных машин, заводских механизмов и т.д. Наиболее чувствительны к сотрясению рыхлые недоуплотненные породы (пески, водонасыщенные лессы, торф и др.). Прочность этих пород заметно снижается, они уплотняются (равномерно или неравномерно), структурные связи нарушаются, возможно, внезапное разжижение и образование оползней, отвалов, плывунов и других *ущербообразующих* (наносящих экологический ущерб окружающей среде) процессов. Другим видом динамических нагрузок являются взрывы, действие которых сходно с сейсмическими процессами.

Повышение температуры горных пород наблюдается при подземной газификации углей, в основании доменных и мартеновских печей и др. В ряде случаев температура пород повышается до 40–50°C, а иногда и до 100°C и более (в основании доменных печей). В зоне подземной газификации углей при температуре 1000–1600°C породы спекаются, «каменеют», теряют свои первоначальные свойства. Как и другие виды воздействия, тепловой антропогенный поток влияет не только на состояние горных пород, но и на другие компоненты окружающей природной среды: почвы, подземные воды, растительность.

Создаваемое в горных породах искусственное электрическое поле (электрифицированный транспорт, ЛЭП и др.) порождает **блуждающие токи и поля**. Наиболее заметно они проявляются на городских территориях, где имеется наибольшая плотность источников электроэнергии. При этом изменяются электропроводность, электросопротивляемость и другие электрические свойства пород.

Массивы горных пород в ходе инженерно-хозяйственного освоения подвергаются мощному антропогенному воздействию. При этом развиваются такие опасные геологические процессы, как оползни, карст, подтопление, просадки и др. Особенно легко всевозможным нарушениям подвержены

наиболее чувствительные к антропогенному воздействию – массивы вечномёрзлых пород.

Воздействия на недра. Недрами называют верхнюю часть земной коры, в пределах которой возможна добыча полезных ископаемых (минерально-сырьевых ресурсов). Экологическая функция недр заключается в их активном влиянии на окружающую среду.

Экологическое состояние недр определяется, прежде всего, силой и характером воздействия на них горнодобывающей, строительной и иной деятельности. Недра нуждаются в постоянной экологической защите, в первую очередь от истощения запасов сырья, а также от загрязнения их вредными отходами, сточными водами и т.д. С другой стороны, разработка недр оказывает вредное воздействие практически на все компоненты окружающей природной среды и ее качество в целом.

24.3. Экологическая защита почв. Захоронение отходов. Рекультивация

Защита почв от прогрессирующей деградации и необоснованных потерь – наиболее острая экологическая проблема в земледелии.

В число основных звеньев экологической защиты почв входят:

- ✓ защита почв от водной и ветровой эрозии;
- ✓ организация севооборотов и системы обработки почв;
- ✓ мелиоративные мероприятия (борьба с заболачиванием, засолением почв и др.);
- ✓ рекультивация нарушенного почвенного покрова;
- ✓ защита почв от загрязнения, а полезной флоры и фауны от уничтожения;
- ✓ предотвращение необоснованного изъятия земель из сельхозоборота.

Для борьбы с эрозией почв необходим комплекс мер: землеустроительных, агротехнических, лесомелиоративных и гидротехнических. При этом учитывают, что гидротехнические мероприятия останавливают развитие эрозии на определенном участке сразу же после их устройства, агротехнические – через несколько лет, а лесомелиоративные – через 10–20 лет после их внедрения.

Для предупреждения вторичного засоления почв необходимо устраивать дренаж, регулировать подачу воды, применять полив дождеванием, использовать капельное и прикорневое орошение, выполнять работы по гидроизоляции оросительных каналов и т.д.

Для предотвращения загрязнения почв пестицидами и другими вредными веществами используют экологические методы защиты растений (биологические, агротехнические и др.), повышают природную способность почв к самоочищению, не применяют особо опасные и стойкие инсектицидные препараты и др. Захоронение является наиболее широко распространенным и

дешевым способом ликвидации твердых отходов. В местах захоронения отходов происходят различные процессы распада под воздействием микроорганизмов.

Неорганизованные, «дикие» свалки наносят вред окружающей среде, и они являются источником загрязнения вод, воздуха и почвы, благоприятной среда для возникновения инфекций.

Управляемое складирование и захоронение бытовых отходов проводится по определенным правилам. Место захоронения выбирается так, чтобы не загрязнялись источники воды и сельскохозяйственные угодья. Дно и стенки котлована должны быть водонепроницаемыми и хорошо изолированными от подземных вод (обычно это водонепроницаемый слой ила, который покрывается толстым слоем фольги). Отходы с помощью механизмов укладываются слоями мощностью до 1,8 м, перемежаясь слоями грунта толщиной около 15 см, чтобы предотвратить возгорание или распыление. После того как котлован заполнится, его сверху засыпают двухметровым слоем грунта и высаживают зеленые насаждения – рекультивация территории завершается (рис. 24.4).

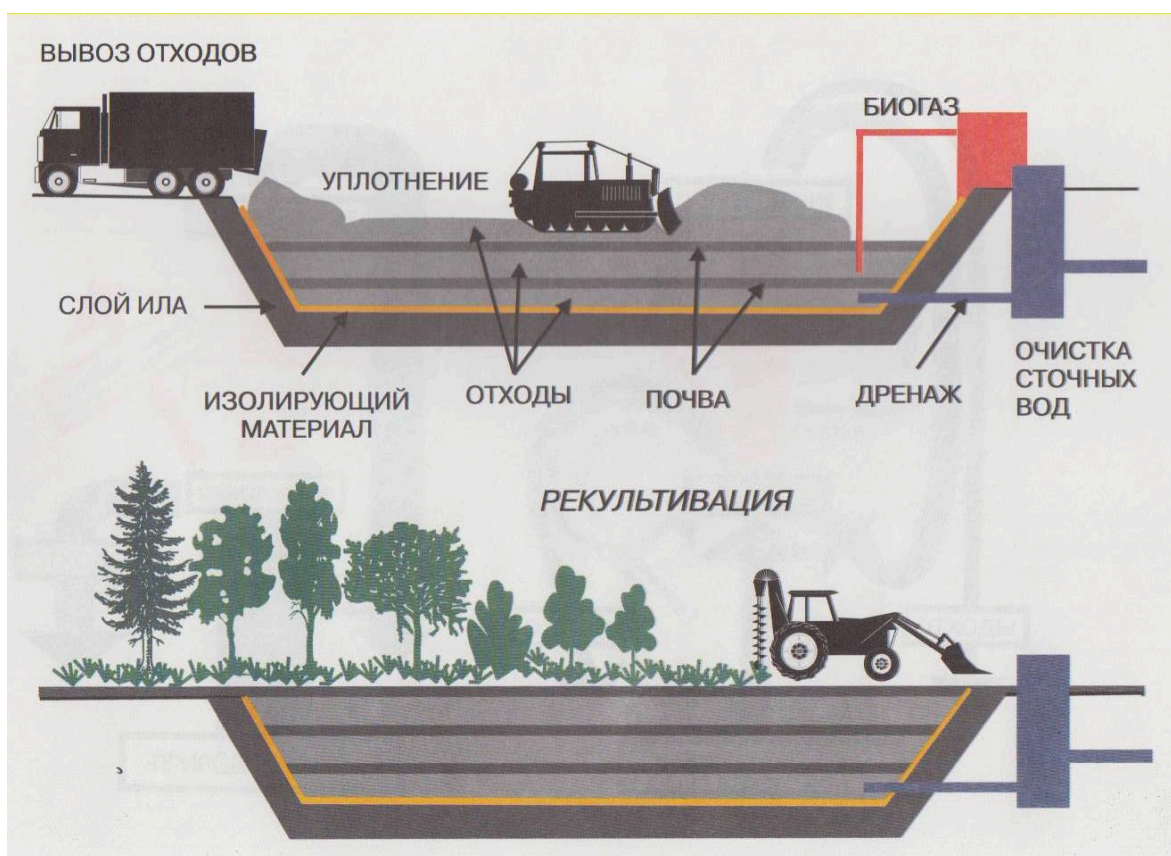


Рис. 24.4. Закладка и складирование бытовых отходов с последующей рекультивацией территории (по Квасничковой, Калининой, 2001)

Большим недостатком этого способа является то, что отходы в последующем не используются и образующийся при этом биогаз (особенно

метан) теряется, хотя его можно улавливать и использовать, например, для отопления.

Для складирования токсичных (ядовитых) отходов разработаны особые правила захоронения.

При проведении строительных и иных работ, связанных с механическим нарушением почвенного покрова, предусматривается снятие, сохранение и нанесение почвенного плодородного слоя на нарушенные земли. Плодородный слой вывозится и складывается в специальных временных отвалах (буртах). Рекультивация (восстановление) нарушенных земель осуществляется последовательно, по этапам. Кроме технической рекультивации, различают также биологическую и строительную рекультивации.

24.4. Стратегическая линия рационального использования горных пород. Рециклинг. Ядерный топливный цикл

Недра подлежат охране от истощения запасов полезных ископаемых и загрязнения. Необходимо также предупреждать вредное воздействие недр на окружающую природную среду при их освоении. Согласно действующему законодательству для предотвращения экологического вреда недрам, в частности, необходимо:

- ✓ наиболее полно извлекать из недр и рационально использовать запасы основных полезных ископаемых и попутных компонентов;
- ✓ не допускать вредного влияния горных работ на сохранность запасов полезных ископаемых;
- ✓ охранять месторождения от затопления, обводнения, пожаров и др.;
- ✓ предотвращать загрязнение недр при подземном хранении нефти, газа и иных веществ, захоронении вредных веществ и отходов производства.

Для предотвращения возможного истощения природных ресурсов и сохранения запасов недр особенно важно соблюдать **принцип наиболее полного извлечения** из недр основных и попутных полезных ископаемых. Это позволит сократить масштабы неоправданного проникновения в земные недра, что значительно уменьшит отходы горнодобывающих предприятий и оздоровит экологическую обстановку.

Одной из важных проблем, связанных с охраной и рациональным использованием недр, является **комплексное использование минерального сырья**, включая проблему утилизации отходов.

Все сырье, используемое в производстве, имеет природное происхождение, природные источники. Однако в производстве используется лишь часть добытых природных материалов, причем меньшая часть – 4% добытого сырья, остальное составляют производственные отходы. (Например, при производстве 1 т стали образуется 800 кг отходов.)

Количество отходов постоянно растет, и одновременно множатся проблемы, с одной стороны, связанные с их утилизацией, захоронением, а с

другой – связанные с обеспечением производства достаточным количеством сырья, энергии и т. д. и их эффективным использованием.

Уже в 1980-е годы появились новые подходы к оценке роли отходов. Было доказано, что многие виды отходов можно, рассматриваться как **вторичное сырье**.

Содержащиеся во вторичном сырье вещества могут быть использованы с помощью их регенерации. Под регенерацией понимается восстановление первоначальных качеств использованного материала. **Рециклинг** – вторичное использование сырья (или изделий из него) как сырья для нового производства. Использование вторичного сырья имеет большое значение для экономии как невозобновляемых природных источников, например руд, углей, нефти, так и возобновляемых – например леса. Производство, основанное на использовании вторичного сырья, бывает, как правило, менее энергоемким и **малоотходным**.

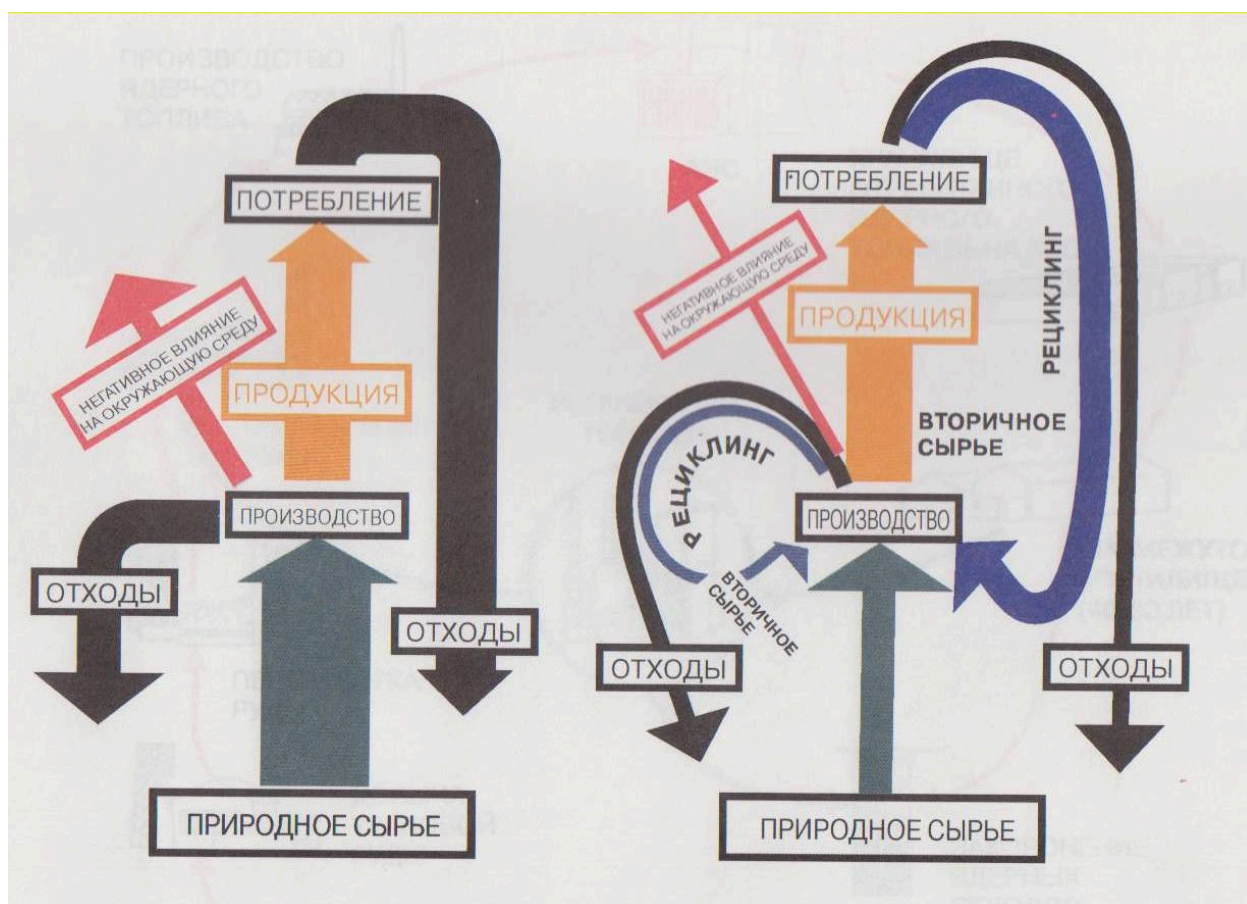


Рис. 24.5. Рециклинг – использование вторичного сырья (по Кваснической, Калининой, 2001)

На **рис. 24.5** показано, какие отличия вносятся рециклингом в производство. Слева на рисунке представлено производство без использования вторичного сырья: большая потребность в природном сырье (толстая зеленая стрелка); большее количество отходов (толстые черные стрелки); большее загрязнение среды (красная стрелка). Справа – представлено производство с

использованием вторичного сырья: меньшая потребность в природном сырье для тех же объемов производства (более узкая зеленая стрелка, одинаковой толщины оранжевые стрелки); меньшее количество отходов (черные стрелки); меньшее загрязнение окружающей среды (красная стрелка).

Синими стрелками обозначен процесс переработки отходов во вторичное сырье.

Рациональное использование массивов горных пород (оползневых, селевых, закарстованных и др.) включает ряд мероприятий:

- ✓ при проведении строительных работах не следует допускать вредных и опасных по своим экологическим последствиям нарушений;
- ✓ постепенно переходить от экологической защиты отдельных участков и районов к комплексной экологической охране всего природного массива;
- ✓ в районах со сложными природными условиями важно учитывать взаимосвязь и взаимообусловленность антропогенных и природных геологических процессов.
- ✓ предпочтение следует отдавать профилактическим методам борьбы, это выгоднее и эффективнее;
- ✓ не применять таких мер борьбы, которые порождают новые негативные явления;
- ✓ не нарушать памятники природы (уникальные геологические разрезы, геоморфологические элементы, карстовые пещеры и т.п.).

Ядерный топливный цикл. Природным источником топлива для АЭС является урановая руда с содержанием урана не менее 0,1%. Уран состоит из смеси трех изотопов: ^{238}U (99,284%), ^{235}U (0,711%) и ^{234}U (0,005%).

Приготовление ядерного топлива. Урановая руда дробится, обрабатывается серной кислотой, а затем полученный концентрат (оксид урана) поступает в дальнейшую переработку. Он очищается и переводится в газообразное соединение – гексофторид урана (UF_6), после чего поступает на обогатительное производство. Здесь, UF_6 обогащается до ^{235}U , затем переводится в твердый оксид урана (UO_2). Из него и изготавливаются тепловыделяющие элементы (ТВЭЛы) – тонкие, похожие на карандаш, оболочки с заключенным в них урановым топливом.

Для получения 1 кг ядерного топлива требуется 2–4 т урановой руды. В *ядерном реакторе* происходит реакция расщепления с выделением большого количества тепла, которое и используется для получения электроэнергии. Из 1 кг ядерного топлива вырабатывается приблизительно столько же энергии, сколько ее производится из 100 т качественного угля. Выработавшие свой ресурс ТВЭЛы извлекают из реактора и заменяют новыми. Выгоревшее топливо содержит 95% ^{238}U , 1% ^{235}U , 3% продуктов распада различных радиоактивных элементов и около 1% плутония (^{239}Pu), который, подобно ^{235}U делится самопроизвольно, и поэтому может быть использован как топливо для ядерных реакторов (*рис. 24.6*).

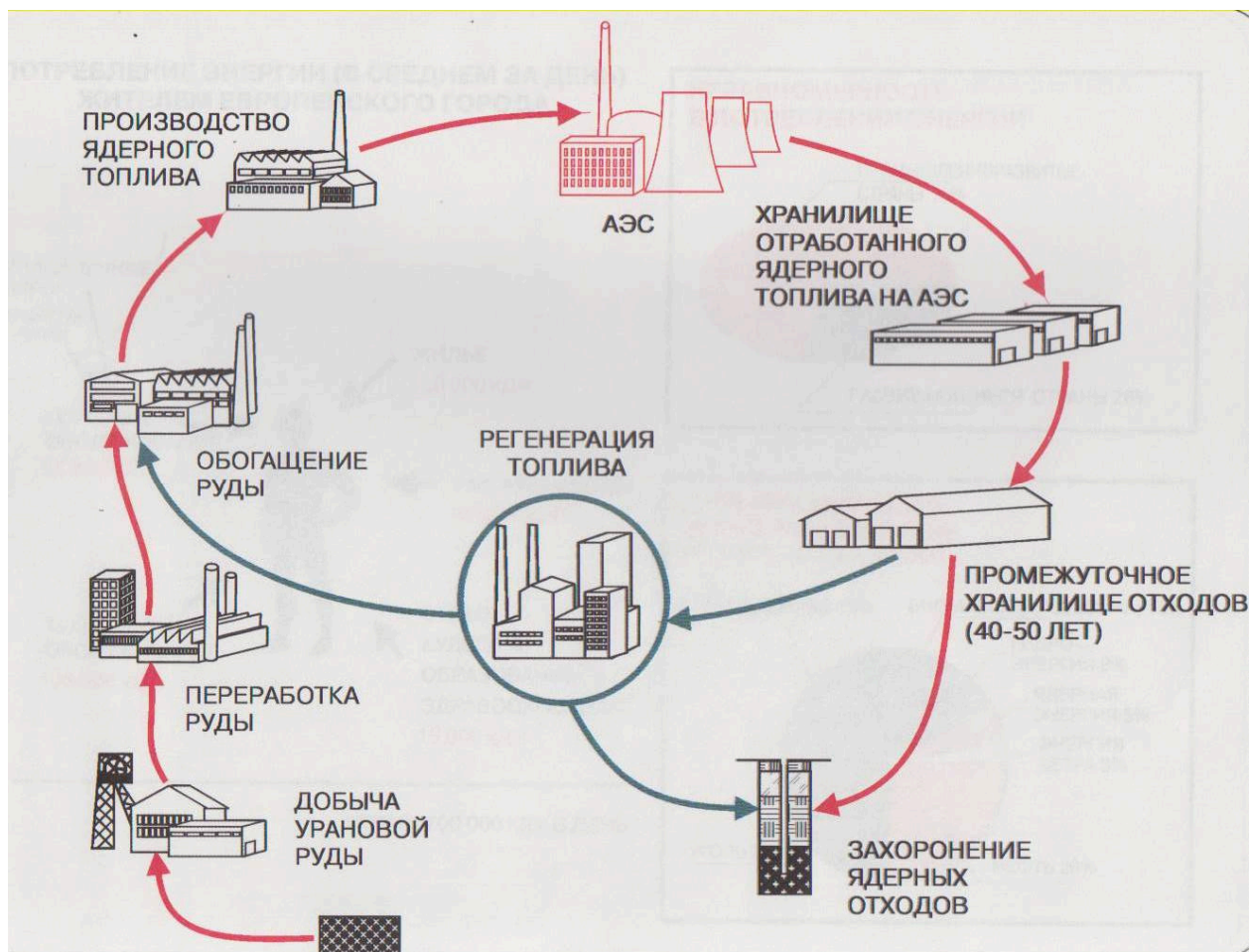


Рис. 24.6. Схема ядерного топливного цикла (по Квасничковой, Калининой, 2001)

Сначала отработанное топливо на несколько лет складывается в бассейнах под слоем воды непосредственно на АЭС. За это время быстро снижается его общая радиоактивность. Затем после специальных исследований принимается решение о перевозке ТВЭЛов на переработку (регенерацию), в противном случае они помещаются на промежуточное хранение в специальном хранилище на 40-50 лет. По истечении этого времени ядерные отходы либо поступают на регенерацию и повторное использование, либо перевозятся на захоронение в глубоких соляных шахтах, гранитных залежах, глубинных слоях ила (ядерные отходы помещают на большой глубине, потому что период полураспада некоторых радиоактивных элементов длится несколько миллионов лет). Кроме того, место для захоронения ядерных отходов выбирают с учетом определенных геологических, гидрологических и санитарных условий. Специальные меры безопасности соблюдаются также при перевозках ядерного топлива и отходов.

Рациональное использование земельных ресурсов включает следующие меры:

✓ сокращение вовлечения земельных ресурсов в аграрное производство, строительство и эксплуатацию различных объектов (в том числе транспортных

коммуникаций), разработку месторождений и складирование образующихся при добыче отходов;

- ✓ сохранение и повышение почвенного плодородия за счет преодоления следующих негативных явлений: эрозии почвы; потери гумуса и неправильной агротехники; подтопления и вторичного засоления почвы, вызываемого избыточным бездренажным орошением; машинной деградации почвы (переуплотнение, нарушение структуры пахотного слоя, смешивание его с подстилающей породой и т.п.);

- ✓ сокращение площади земель, занятых свалками;

- ✓ рекультивацию земель;

- ✓ создание охраняемых природных территорий.

Рациональное использование недр подразумевает регулирование процессов интенсивного использования природных ресурсов и их охрана, а также система мер, охватывающая охрану окружающей среды и контроль ее состояния, воспроизводство и сбережение природных ресурсов, эффективное использование соответствующих капитальных вложений, рациональное развитие и размещение производительных сил.

Существуют следующие основные *требования* по рациональному использованию и охране недр:

- ✓ соблюдение установленного законодательством порядка предоставления недр в пользование и недопущение самовольного использования недр;

- ✓ учет извлекаемых и оставляемых в недрах запасов основных и совместно с ними залегающих полезных ископаемых и попутных компонентов;

- ✓ обеспечение наиболее полного извлечения из недр запасов основных и совместно с ними залегающих полезных ископаемых и попутных компонентов;

- ✓ комплексная переработка полезных ископаемых;

- ✓ обеспечение полноты геологического изучения и рационального комплексного использования недр;

- ✓ охрана месторождений полезных ископаемых от затопления, обводнения, пожаров и других факторов, снижающих качество полезных ископаемых и промышленную ценность месторождений или осложняющих их разработку;

- ✓ предупреждение вредного влияния работ, связанных с использованием недрами, на сохранность запасов полезных ископаемых, эксплуатируемых горных выработок и подземных сооружений;

- ✓ предотвращение загрязнения недр при проведении работ нефтью, газом, вредными веществами и отходами производства, сбросом сточных вод.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Назовите основные категории земель, согласно действующему законодательству Российской Федерации.
2. Дайте определение понятию «земельный фонд».
3. Дайте определение понятию «земельный кадастр».
4. Какие причины природного и антропогенного характера приводят к деградации почв?
5. Какие химические вещества и соединения являются основными загрязнителями почв?
6. Какие виды антропогенных воздействий создают физическое «загрязнение» окружающей среды?
7. В чем заключается экологическая функция недр, как природного объекта?
8. Какие виды антропогенного воздействия на горные породы встречаются наиболее часто?
9. Какие меры включает рациональное использование земельных ресурсов?
10. Дайте определение понятиям «рекультивация», «рециклинг», «захоронение отходов».
11. Каковы основные направления рационального использования земельных ресурсов.
12. Каковы основные направления рационального использования недр.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2):

1. Охарактеризуйте проявление эрозии почв (ветровой и водной).
2. Обоснуйте основные причины заболачивания почв.
3. Охарактеризуйте основные причины загрязнения почв тяжелыми металлами.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Обоснуйте негативное влияние на человека последствий загрязнения почвы минеральными удобрениями и ядохимикатами.
2. Обоснуйте негативное влияние жилищно-коммунального хозяйства на верхние слои литосферы.
3. Опишите технологию закладки и складирования бытовых отходов в последующей рекультивацией земель.
4. Обоснуйте, с какими негативными явлениями необходимо бороться для сохранения и повышения почвенного плодородия.

25. РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА МИНЕРАЛЬНЫХ РЕСУРСОВ

Учебные вопросы

25.1. Минеральные ресурсы: определение и классификация. Категории месторождений и добыча минеральных ресурсов. Современные проблемы недропользования.

25.2. Топливо–энергетические ресурсы недр Российской Федерации (нефть, газовый конденсат, природный газ).

25.3. Рациональное использование ресурсов недр.

25.4. Недропользование в Нижегородской области.

Тематические конспекты ответов

25.1. Минеральные ресурсы: определения и классификации. Категории месторождений и добыча минеральных ресурсов. Современные проблемы недропользования

Минеральные ресурсы – совокупность полезных ископаемых, выявленных в недрах отдельных регионов, стран, континентов и дна океанов, пригодных для промышленного использования и количественно оценённых геологическими исследованиями. Минеральные ресурсы являются невозобновимыми природными ресурсами. Подготовленную к освоению часть минеральных ресурсов называют *минерально–сырьевой базой*.

В горно–геологическом отношении *минеральные ресурсы* являются совокупностью выявленных в недрах скоплений (месторождений) полезных ископаемых, где химические элементы и их минералы находятся в высокой концентрации по сравнению с их кларковым (фоновым) содержанием в земной коре, что даёт возможность их добычи и промышленного использования. Полезные ископаемые находятся в земной коре в виде скоплений различного характера (жил, штоков, пластов, гнёзд, россыпей и пр.). Скопления полезных ископаемых образуют месторождения, а при больших площадях распространения – районы, провинции и бассейны.

В экономическом смысле минеральные ресурсы служат сырьевой основой для развития важнейших отраслей промышленного производства (топливно–энергетического комплекса, чёрной и цветной металлургии, химической промышленности, строительства), а также объектами международного экономического сотрудничества.

По направлениям экономического использования выделяют следующие группы ископаемых минеральных ресурсов:

✓ топливно–энергетические (нефть, природный газ, угли, горючие сланцы, торф, урановые руды);

- ✓ руды чёрных металлов (железные, марганцевые, хромовые и др.);
- ✓ руды цветных и легирующих металлов (алюминия, меди, свинца, цинка, никеля, кобальта, вольфрама, молибдена, олова, сурьмы, ртути и др.);
- ✓ руды редких и благородных металлов (скандий, иттрий, лантаноиды, золото, платина, серебро, палладий);
- ✓ нерудные горно–химические (фосфориты, апатиты, каменная, калийные и магнезиальные соли, сера и её соединения, борные руды, бром– и йод– содержащие растворы, барит, флюорит и др.);
- ✓ драгоценные и поделочные (полудрагоценные) камни;
- ✓ нерудное промышленное сырьё (слюда, графит, асбест, тальк, кварц);
- ✓ нерудные строительные материалы (цементное и стекольное сырьё, мраморы, шиферные сланцы, глины, туфы, базальт, гранит);
- ✓ гидроминеральные (подземные пресные и минерализованные воды, в т.ч. бальнеологические, термальные и др.).

Области промышленного применения некоторых полезных ископаемых могут быть многообразными, например, нефть и газ являются также сырьём для химической промышленности, известняк и другие карбонаты – сырьём для металлургического производства, химической промышленности и промышленности строительных материалов.

Природные вещества становятся минеральными ресурсами только после того как появляются экономическая потребность и технологии добычи и переработки. Например, каменный уголь стал полезным ископаемым промышленного значения только с конца 17 века, нефть – с середины 19 века; руды алюминия, магния, хрома и редких элементов, калийные соли и другие – с конца 19 – начала 20 веков, урановые руды – с середины 20 века.

Минеральные ресурсы количественно оцениваются фактическими и прогнозными запасами полезных ископаемых. В минерально–сырьевом балансе мира, а также в балансе отдельных стран свыше 70–80% запасов каждого вида полезных ископаемых приходится на сравнительно небольшое число крупных месторождений и месторождений–гигантов, остальные сосредоточены в средних и многочисленных мелких месторождениях. Топливо–энергетические ресурсы имеют осадочное происхождение и, как правило, приурочены к чехлам древних платформ, их краевым и внутренним прогибам. Руды либо сопутствуют фундаментам и щитам древних платформ, либо приурочены к складчатым зонам, где нередко образуются металлогенические пояса, обязанные своим происхождением глубинным тектоническим разломам. Месторождения нерудных полезных ископаемых встречаются как на материковых платформах, так и в складчатых зонах.

Свыше 80% разведанных запасов угля промышленно развитых и развивающихся стран сосредоточено в недрах пяти высокоразвитых стран: США, ФРГ, Великобритании, Австралии и ЮАР, 87% марганцевых руд – в ЮАР и Австралии, 86% калийных солей – в Канаде.

По размерам запасов и экономическому масштабу условно выделяют следующие категории *месторождений полезных ископаемых* (рис. 25.1):

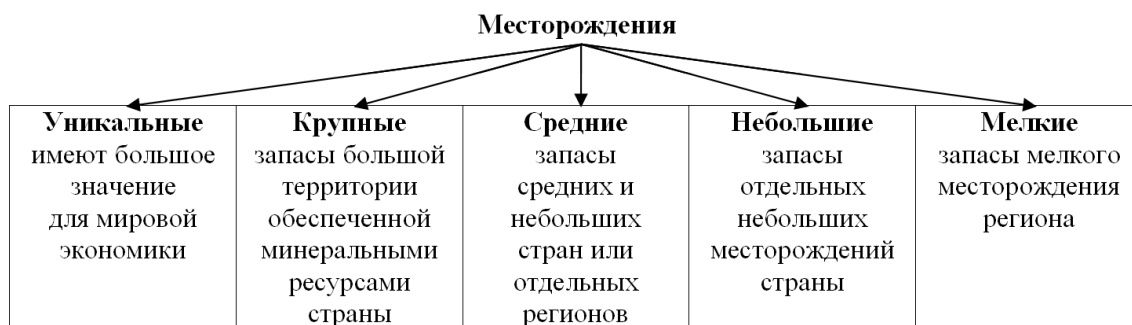


Рис. 25.1. Категории месторождений полезных ископаемых

По экономической ценности месторождения полезных ископаемых подразделяются на балансовые (кондиционные) и забалансовые (некондиционные) ресурсы (запасы).

Балансовые – это те запасы, которые экономически целесообразно использовать на данном этапе развития производства и которые по условиям эксплуатации соответствуют промышленным требованиям. Отнесение запасов полезных ископаемых к категории балансовых производится на основе технико–экономических обоснований. В обосновании должны быть учтены наиболее эффективные способы разработки и эксплуатации месторождений, дана их стоимостная оценка и предложены экономически обоснованные параметры способов добычи, обеспечивающие рациональное и комплексное использование запасов месторождения с учетом охраны окружающей среды и безопасной отработки запасов.

Забалансовые – запасы низкого качества со сложными условиями эксплуатации, подразделяются на две группы:

1. Запасы, использование которых на момент оценки невозможно по горнотехническим, экологическим, правовым и другим условиям;
2. Запасы, извлечение которых нецелесообразно вследствие их низкого качества по содержанию полезного компонента или повышенного содержания нетехнологических и вредных примесей.

Балансовые запасы делятся на две группы.

Группа 1: извлечение на момент оценки является экономически эффективным при использовании современной технологии добычи, обогащения и переработки сырья, обеспечивающих соблюдение требований по рациональному и безопасному использованию недр и охране окружающей среды.

Группа 2: извлечение на момент оценки не обеспечивает экономически приемлемую и конкурентоспособную эффективность их разработки и эксплуатации из-за низких технико-экономических показателей, но их освоение

становится экономически возможным при осуществлении со стороны государства специальной поддержки недропользования.

Величины запасов полезных ископаемых имеют различную степень достоверности их оценки, зависящей от сложности геологического строения месторождений и детальности геологической разведки.

К *оценённым* относятся те месторождения, запасы, качество, технологические свойства и разработка которых достаточно изучены для обоснования целесообразности их дальнейшей разведки и разработки.

По степени освоения и точности оценки общих геологических запасов месторождения полезных ископаемых подразделяют на *разведанные* (категории А, В, С₁) и *предварительно оцененные* (категория С₂). Категории А, В, С₁ принадлежат к промышленным запасам.

Разведанные природные ресурсы – общие определенные объемы природных ресурсов по их видам, территориям распространения и местам размещения. К разведанным относятся месторождения, запасы которых по их качеству, технологическим свойствам, условиям разработки изучены с достаточной полнотой для технико–экономического обоснования условий их вовлечения в промышленное освоение, а также для проектирования строительства или реконструкции на их базе горного предприятия.

К *категории А* принадлежат детально разведанные и подготовленные к добыче запасы полезных ископаемых с точно определенными границами тел полезных ископаемых, их формами и строением.

К *категории В* относятся предварительно разведанные и геологически обоснованные запасы полезных ископаемых с примерно определенными контурами тел полезных ископаемых путем горных выработок.

В *катеорию С₁* включают запасы разведанных месторождений сложного геологического строения, а также слабо разведанные запасы полезных ископаемых на новых площадях, установленные ориентировочным опробованием месторождений.

К *категориям С₂ и С₃* (для запасов нефти) относятся предварительно оцененные и перспективные запасы слабо разведанных месторождений.

Прогнозные запасы подразделяют на группы: P_1 , P_2 , P_3 .

Группа P_1 отражает возможность расширения площадей распространения тел полезных ископаемых за контуром подсчёта запасов по категории С₂ или обнаружения новых тел полезных ископаемых на разведываемых, а также выявленных при поисково–оценочных работах месторождениях.

Группа P_2 учитывает возможность обнаружения новых месторождений полезных ископаемых, возможное наличие которых основывается на предположительной оценке их проявлений, геофизических и геохимических аномалий, природа и перспективность которых установлена единичными выработками. Количественная оценка ресурсов этой категории основана на аналогиях с известными месторождениями того же генетического типа.

Группа P_3 учитывает потенциальную возможность открытия месторождения того или иного вида полезного ископаемого на основании

благоприятных предпосылок, полученных в результате дешифрования космических снимков, анализа результатов геофизических и геохимических исследований.

25.2. Топливо–энергетические ресурсы недр Российской Федерации (нефть, газовый конденсат, природный газ)

Месторождения нефти и природного газа по величине извлекаемых запасов нефти и балансовых запасов газа подразделяются на:

- уникальные – более 300 млн. т нефти или 500 млрд. м³ газа;
- очень крупные – от 100–300 млн. т нефти или от 100–500 млрд. м³ газа;
- крупные – от 30–100 млн. т нефти или от 30–100 млрд. м³ газа;
- средние – от 10–30 млн. т нефти или от 10–30 млрд. м³ газа;
- мелкие – от 1–10 млн. т нефти или от 1–10 млрд. м³ газа;
- очень мелкие – менее 1 млн. т нефти или менее 1 млрд. м³ газа.

Экспорт углеводородного сырья и продуктов его переработки обеспечивает около 70% всех валютных поступлений в бюджет Российской Федерации. Продукция горнодобывающего сектора (металлы, неметаллические ресурсы, драгоценные камни металлы) обеспечивают ещё около 11 % поступлений.

Россия обладает мощной сырьевой базой нефти (извлекаемые запасы А+В+С₁+С₂ превышают 29 млрд. т, а газового конденсата – 3,5 млрд. т). Однако экономически рентабельные запасы не превышают 11 млрд. т, поэтому России отводится 8 место в мировом рейтинге стран – держателей запасов нефти (табл. 25.1). Все приведенные в таблицах цифры взяты из Государственного доклада «О состоянии минерально-сырьевых ресурсов Российской Федерации в 2014 году», 2015).

Таблица 25.1

Доказанные запасы нефти ведущих стран (млрд. баррелей) (по данным Государственного доклада..., 2015, с. 13)

Страна	Запасы, млн. т.
Венесуэла	298,4
Саудовская Аравия	265,8
Канада	172,5
Иран	157,8
Ирак	144,2
Кувейт	101,5
ОАЭ	97,8
Россия	80,0
Ливия	48,4
США	36,5

По качеству российская нефть в целом соответствует мировым стандартам, уступая лишь наилучшим сортам легкой аравийской, североморской и нигерийской нефти по плотности и содержанию серы. Доля лёгких сортов нефти в российских запасах ($A+B+C_1$) превышает 63%, мало- и средне-сернистых – 79%, маловязких – 89%.

Перспективы наращивания сырьевой базы традиционной нефти и газового конденсата в России значительны (табл. 25.2).

Таблица 25.2

Состояние сырьевой базы нефти и газового конденсата (млн. т) Российской Федерации (на 01.01.2015 г., по данным Государственного доклада..., 2015, с. 11)

Ресурсы	Нефть	Газовый конденсат
Извлекаемые ($A+B+C_1$)	18340,1	2212,2
Извлекаемые (C_2)	11100,0	1331,8
Перспективные (C_3)	12640,5	1781,3
Прогнозные (D_1+D_2)	47137,7	12047,9

Государственным балансом запасов полезных ископаемых РФ учитываются 2985 месторождений, в том числе 2427 нефтяных и 558 комплексных (нефтегазовых, газонефтяных и нефтегазоконденсатных). Объем добычи и экспорта нефти и газового конденсата РФ представлены в табл.25.3.

Таблица 25.3

Эксплуатация сырьевой базы нефти и газового конденсата Российской Федерации (по состоянию на 01.01.2015 г., по данным Государственного доклада..., 2015, с. 11)

Характеристики	Количественный показатель
Число действующих лицензий	537
Добыча нефтяного сырья, млн. т.	521,26
в том числе нефть	500,04
в том числе газовый конденсат	21,22
Экспорт нефти с конденсатом, млн.т	223,4

В распределенном фонде недр находится более 96% запасов нефти категорий $A+B+C_1$ и 90% запасов категории C_2 (лицензировано 2534 объекта месторождения). Запасами нефти и конденсата располагают все федеральные округа, кроме Центрального. Почти 60% запасов сосредоточено в недрах Уральского ФО, на территории которого расположена основная часть Западно-Сибирского нефтегазоносного бассейна. Около 40% запасов находятся в месторождениях Ханты-Мансийского АО, а большая часть запасов конденсата – в Ямало-Ненецком АО.

Продолжается освоение запасов нефти на морских шельфах России: Приразломное и Долгинское месторождения – в Печорском море; нефтегазоконденсатные месторождения им. В. Филановского и им. Ю. Коргагина – в Северном Каспии; месторождение Чайво – в Охотском

море. Распределение прогнозных запасов нефти по территории РФ представлено на **рис. 25.2**.

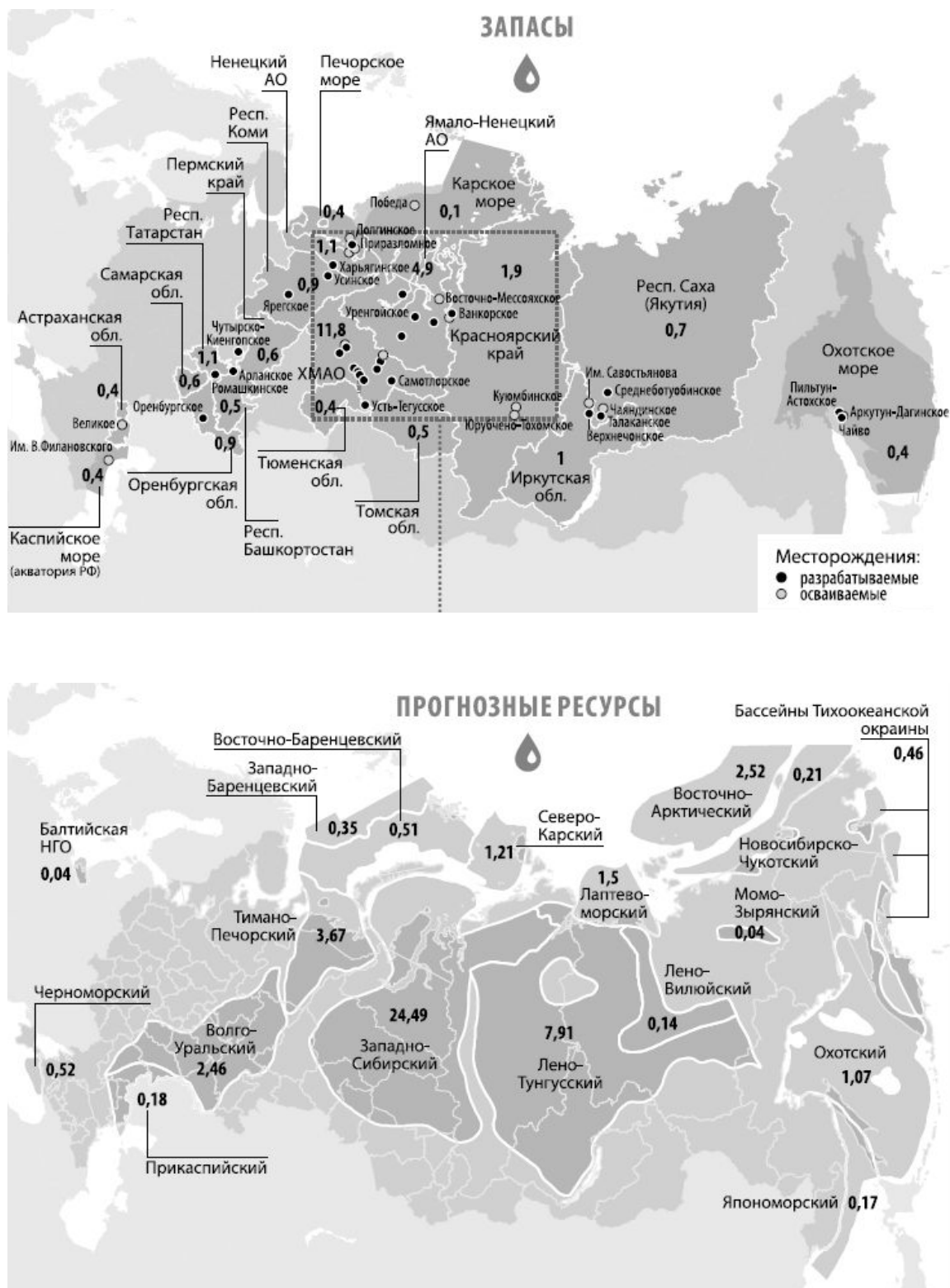


Рис. 25.2. Оценённые и прогнозные запасы нефти (млрд. т.) в основных нефтегазоносных бассейнах и областях РФ (Государственный доклад «О состоянии минерально-сырьевых ресурсов Российской Федерации в 2014 году», 2015, с.14)

Российская Федерация владеет самой крупной в мире сырьевой базой природного газа. Его запасы, включая свободный и растворенный газ, по оценкам Госбаланса РФ составляют 73,2 трлн. м³. Доля свободного газа в структуре балансовых запасов – 67%. Доля растворенного в нефти газа – 4%.

Минерально-сырьевая база природного газа России характеризуется высокой степенью концентрации запасов (29 уникальных по масштабу месторождений содержат 72% запасов свободного газа категорий А+В+С₁ и 21% запасов – в 81 крупном месторождении). Сырьевая база природного газа составляет почти четвертую часть доказанных мировых запасов и практически полностью вовлечена в освоение. По объему добычи газа Россия занимает первое место в мире, значительно опережая Иран, Катар, Туркменистан, Саудовскую Аравию, ОАЭ и США (табл. 25.4; табл. 25.5).

Таблица 25.4

Состояние сырьевой базы природного газа (трлн. м³) в Российской Федерации (на 01.01.2015 г., по данным Государственного доклада..., 2015, с. 37)

Ресурсы	Свободный газ	Растворенный газ
Извлекаемые (А+В+С ₁)	50,2	1,418
Извлекаемые (С ₂)	20,1	1,463
Перспективные (С ₃)	31,2	-
Прогнозные (D ₁ +D ₂)	164,9	-

Таблица 25.5

Использование сырьевой базы газового конденсата Российской Федерации (по состоянию на 01.01.2015 г., по данным Государственного доклада..., 2015, с. 37)

Характеристика	Количественный показатель
Число действующих лицензий недропользования (эксплуатационных / на правах предпринимательского риска)	636 / 150
Добыча свободного газа, млрд. м ³ .	602,8
Повторное закачивание свободного газа в пласт, млрд. м ³ .	13,0
Добыча растворенного газа, млрд. м ³ .	42,2
Повторное закачивание растворённого газа в пласт, млрд. м ³ .	0,1
Закачивание газа в подземные хранилища, млрд. м ³ .	35,1
Отбор природного газа из подземных хранилищ, млрд. м ³ .	32,7

Главным газодобывающим субъектом Российской Федерации является Ямало-Ненецкий автономный округ с основными месторождениями Западно-Сибирского нефтегазоносного бассейна (Заполярье – 98 млрд. м³, Уренгойское – 85,5 млрд. м³, Ямбургское – 63 млрд. м³, Бованенковское – 42,8 млрд. м³, Юрхаровское шельфовое – 39 млрд. м³). Значительно меньший объем добывается на Оренбургском месторождении Волго-Уральского нефтегазового

бассейна (16,3 млрд. м³), а также на Астраханском месторождении Прикаспийского бассейна (11,1 млрд. м³) (*рис. 25.3*).



Рис. 25.3. Распределение запасов свободного природного газа (трлн. м³) в субъектах Российской Федерации (Государственный доклад «О состоянии минерально-сырьевых ресурсов Российской Федерации в 2014 году», 2015, с. 44)

25.3. Рациональное использование минерально-сырьевой базы

Огромное значение в современных условиях имеет *разработка и внедрение новейших ресурсосберегающих технологий* по всему циклу: от добычи через обогащение, металлургический передел и до производства конечной продукции, а также использования вторичного сырья.

Важнейшими этапами являются:

- усовершенствование системы разработки нефтегазовых месторождений с учетом современного уровня научно-технического прогресса с целью повышения процента отработки начальных запасов нефти и газа (особенно вязкой нефти), использования попутного газа, сероводорода, конденсата и тяжелых фракций попутного газа, исключения практики выборочной и форсированной отработки крупных и высокодебитных месторождений нефти и газа; на стадии переработки нефти необходимо повысить до мирового уровня выход лёгких фракций;

- совершенствование систем разработки рудных месторождений с целью снижения потерь полезных ископаемых в недрах и их разубоживания (переход на системы подземных работ с закладкой выработанного пространства вместо

«обрушения пород»), промышленное внедрение метода скважинной гидродобычи богатых железных руд Курской магнитной аномалии и погребенных россыпей титана, циркония и других полезных ископаемых, применение методов подземного выщелачивания для бедных руд урана, меди, подземной газификации углей;

- широкое внедрение геолого–технологического картирования эксплуатируемых рудных месторождений для планирования текущей добычи и усреднения качества руд перед обогащением, что значительно повышает показатели работы обогатительных фабрик и снижает потери полезных компонентов;

- создание высокопроизводительного оборудования и принципиально новых технологий по обогащению минерального сырья, переход на глубокое обогащение с целью повышения качества концентратов, агломерата, окатышей, при этом дополнительные затраты должны окупаться на последующих стадиях передела (экономия тепла, кокса, флюсов, повышение качества металла и т.д.);

- комплексное использование добытого рудного сырья с целью извлечения на рациональной экономической основе попутных ценных компонентов: Cu, Zn, Ni, Co, Se, Cd, Ta, Zr, Au, Ag, Pt, апатита, нефелина, S;

- ревизионное апробирование хвостохранилищ и отвалов на содержание в них попутных ценных компонентов, переоценка их и при положительных результатах

- проведение геолого–разведочных работ с разработкой технико–экономического обоснования повторного обогащения накопленных хвостов;

- более полное использование на экономической основе попутно добываемых вскрышных пород.

Даже при лучших технологиях в мире используется лишь 23% извлечённой из недр горной массы, а остальная её часть превращается либо в промышленные выбросы и сбросы (около 20%), либо в отходы (около 78%). Отвальные хвосты, формирующиеся при производстве товарных железных руд, медных, цинковых и пиритных концентратов, содержат значительное количество меди, цинка, серы, редких элементов. Они не только занимают огромные площади, но и являются источником загрязнений, отравляющих воду, почвы, воздух. По данным Государственного доклада «О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2015 году» (2016, с. 91) недостаточная комплексность добычи и переработки полезных ископаемых приводит к потерям до 30–50% учтённых в недрах запасов. Значительные потери попутного газа и серы при добыче нефти обуславливают прямые экономические убытки и оказывает отрицательное влияние на окружающую среду. Крупные потери имеют место на стадии добычи и переработки руд. Например, при осуществлении добычи калия используется только традиционный (шахтный) способ, при котором в недрах теряется в среднем до 60% руды. Из добытых и прошедших дробление и обогащение хибинских апатитовых руд в настоящее время перерабатывается для получения глинозёма лишь 15% нефелина, что приводит к потере 2,0 млн. т глинозёма в год, при

этом практически не извлекаются редкоземельные элементы, которых бы хватило для удовлетворения всех мировых потребностей. Примерно 1 млн. т остродефицитной для России серы выбрасывает в атмосферу Норильский металлургический комбинат при плавке медно–никелевых руд, также не полностью извлекаются из руд платиноиды и кобальт. При переработке железных руд (магнетитов месторождений Урала и Сибири) не полностью извлекаются и теряются на разных стадиях передела медь, кобальт, ванадий и др. ценные компоненты. Особенно велики потери попутно добываемого минерального сырья – вскрышных пород, которые являются сырьём для производства самой разнообразной продукции. Так, на крупнейших карьерах Курской магнитной аномалии ежегодно извлекаются из недр десятки миллионов тонн пород: фекальных (сланцы, кварциты)– пригодных для производства остродефицитного в районе щебня; рыхлых (песков, глин, суглинков, мела) – являющихся сырьём для производства силикатного добычного кирпича, керамзитного гравия, связующих материалов, минеральных подкормок, известкования кислых почв и т.д.

Важной проблемой российского нефтегазового комплекса является *глубина первичной переработки нефти*, которая по данным Минэнерго России в нашей стране составила в 2015 г. 74,2%. Увеличение глубины переработки нефти на 10% равнозначно добыче дополнительных 2025 млн т нефти (Доклад «О состоянии и об охране...», 2016, с. 94).

Ежегодно в России образуется около 5 млрд т отходов, из которых при добыче полезных ископаемых получается около 4,8 млрд т отходов. На предприятиях угольной промышленности объем учтенных накопленных отвалов превышает 10 млрд м³, причем половина из них подвержена горению. Отвалы перемытых песков, образованные в результате разработки россыпных месторождений Магаданской области, составляют 1,5 млрд м³ и около 500 т золота. В Мурманской области ежегодно складировается более 150 млн т отходов, общий объем которых к настоящему времени достиг 8 млрд т. В настоящее время ведётся подготовка к отработке накопившихся за многие годы техногенных месторождений меди и никеля (отвалы Аллареченского месторождения в Мурманской области, техногенное месторождение озера Барьерное в Норильском горнопромышленном районе, шлакоотвал Среднеуральского медеплавильного завода и др.) (Государственный доклад «О состоянии и об охране», 2016, с. 95).

Техногенные месторождения можно рассматривать в качестве ресурсной базы, способной возместить в недалеком будущем дефицит минерального сырья. Положительные примеры обработки техногенных месторождений относятся к использованию отходов горнорудного производства в качестве некоторых видов индустриального сырья в основном строительных материалов (до 80% спроса). В экономически развитых странах из вскрышных пород производится до 80% строительных материалов (портландцемент, гипсовые и др. вяжущие материалы) из отвалов медных руд – до 30% меди. В рудной отрасли широко известна переработка лежалых отвалов хвостов флотации и окисленных

медных руд кучным выщелачиванием (в США 30% меди).

В России, по оценкам экспертов, в отходах медной, свинцово–цинковой, никель–кобальтовой, вольфрамо–молибденовой, оловянной, алюминиевой промышленности сосредоточено более 8 млн т меди, 9 млн т цинка и иных полезных компонентов. Востребованы два вида техногенных месторождений: техногенные россыпи золота, платиноидов, олова как источников извлечения этих металлов, а также отвалы вскрышных пород месторождений для производства стройматериалов. Отвалы перемытых песков, образованные в результате разработки россыпных месторождений Магаданской области, составляют 1,5 млрд м³ и около 500 т золота. В некоторых случаях извлечение химических элементов техногенных отходов является основой его производства. Так, германий добывают из золы углей, сжигаемых на ТЭЦ; галлий из отходов металлургической переработки бокситов; ванадий – из шлаков, образующихся при плавке на чугунах титаномагнетитовых руд (Государственный доклад «О состоянии и об охране», 2016, с. 95).

Большой положительный опыт в решение проблемы ликвидации отходов нефтедобычи и нефтепереработки имеет компания «Татнефть». Начиная с 1989 г. компания переработала 1,4 млн т нефтешламных отходов, ликвидировав около 100 хранилищ нефтешлама. Специалистами «Татнефть» совместно с РАН разработана и введена в эксплуатацию опытно–промышленная установка по переработке битумной нефти мощностью 50 тыс. т/год, основанной на применении метода гидроконверсии и отечественных катализаторов для переработки тяжелых остатков (гудрон и др.) в светлые фракции. В настоящее время ведётся подготовка к отработке накопившихся за многие годы техногенных месторождений меди и никеля (отвалы Аллареченского месторождения в Мурманской области, техногенное месторождение озера Барьерное в Норильском горнопромышленном районе, шлакоотвал Среднеуральского медеплавильного завода и др.).

25.4. Недропользование в Нижегородской области

Минерально-сырьевая база Нижегородской области содержат запасы полезных ископаемых для производства строительных материалов, использования в металлургической, топливной промышленности, в сельском хозяйстве, а также значительные разведанные запасы лечебных грязей, пресных и минеральных подземных вод.

По данным доклада «Состояние окружающей среды и природных ресурсов Нижегородской области в 2016 году», по состоянию на 01.01.2016 г. на территории Нижегородской области учтено 277 объектов, из них 256 месторождений и 21 проявление полезных ископаемых.

Необщераспространенные полезные ископаемые представлены 38 объектами, из которых 36 неметаллические полезные ископаемые: стекольные пески, тугоплавкие глины, формовочные пески, поваренная (каменная) соль

Белбажского месторождения, импактные алмазы Воротиловской структуры (Ковернинский район). Металлические полезные ископаемые представлены двумя объектами: Тешинским проявлением урана и Итмановской россыпью циркона и титановых минералов (Лукояновский район).

Месторождения общераспространенных полезных ископаемых насчитывают 239 объектов учета по 10 видам сырья: гипс и ангидрит, камни пыльные, карбонатное сырье для химической мелиорации кислых почв, карбонатные породы для обжига на известь, керамзитовое сырье, кирпично–черепичное сырье, пески для строительных работ и силикатных изделий, песчано–гравийные материалы, строительные камни, сырье для минеральной ваты. В Кадастровом справочнике торфа и сапропеля в Нижегородской области числится 2317 месторождений торфа и 133 озерных месторождения сапропеля.

Учет разведанных запасов полезных ископаемых осуществляется Территориальным балансом запасов полезных ископаемых, являющийся составной частью Государственного баланса запасов полезных ископаемых Российской Федерации.

Территориальный баланс запасов содержит сведения о количестве, качестве и степени изученности запасов каждого вида полезного ископаемого по месторождениям, имеющим промышленное значение, а также сведения о местоположении месторождений, степени их промышленного освоения, добыче сырья и потерях полезного ископаемого при добыче.

Территориальный баланс запасов необщераспространенных полезных ископаемых составляется на основе государственной статистической отчетности предприятий, осуществляющими геологическое изучение недр и добычу полезных ископаемых территориальным органом управления государственным фондом недр, представленным отделом геологии и лицензирования по Нижегородской области (Нижегороднедра). Формирование информационного массива документов для ведения Территориального баланса запасов и Государственного кадастра месторождений и проявлений полезных ископаемых выполняет ФБУ «Территориальный фонд геологической информации по Приволжскому федеральному округу».

В Нижегородской области на 01.01.2016г. действующими являются 8 лицензий на право пользования недрами с целью добычи и 9 лицензий на право геологического изучения не общераспространенных твердых полезных ископаемых.

В Территориальном балансе запасов не общераспространенных полезных ископаемых представлены сведения о запасах *циркония, титана, хромовых руд, рассеянных элементов (гафний), поваренной соли, формовочных материалов, стекольного сырья, глин тугоплавких, лечебных грязей и нефти.*

Балансовые запасы металлических полезных ископаемых учтены в прибрежно–морских россыпях Лукояновского россыпного района. На территории Лукояновского россыпного района выявлено 9 разобщенных россыпей, с оценкой ресурсов диоксидов циркония и титана по категориям Р₁ и Р₂ (Шатковская, Иванцевская, Сунгуловская, Ветошкинская, Казаковская,

Неверовская, Итмановская, Исуповская, Ульяновская). Наиболее крупная и богатая *Итмановская россыпь* расположена на границе Лукояновского и Гагинского административных районов. Протяженность россыпи более 6 км, при ширине 0,4–1,7 км. Продуктивный пласт залегает на глубине от 0,1 м до 59,6 м, в среднем 29 м. Запасы рудных песков оценены по категориям В, С₁ и С₂ в объеме 30 млн. м³. Продуктивная толща представлена тонкими песками и алевритами с редкими тонкими прослойками глин. Породами вскрыши служат безрудные пески, юрские и меловые глины, четвертичные суглинки. Объемный коэффициент вскрыши, в целом по месторождению, составляет 5,8 м³/м³. Рудные пески Итмановской россыпи имеют сложный минеральный состав, в них содержится более 20 различных минералов. Основную массу песков составляют: кварц (48–64%), полевые шпаты (6–13%), эпидот (3–5%). Главные рудные минералы: ильменит (1,7–5,3%), циркон (0,7–2,4%), хромит (0,5–1,5%), ильменогематит (1,3%), рутил (0,2–0,7%), лейкоксен (0,2–0,3%). Циркон содержит: HfO₂ – 1,3%, ThO₂ – до 0,005%, U₃O₈ – 0,035%. Месторождение находится в нераспределенном фонде недр.

Запаса *поваренной (каменной) соли* в количестве 2546 млн. т учтены на Белбажском месторождении, расположенном в Ковернинском районе. Месторождение подготавливает для промышленного освоения недропользователь, ООО «Нанотек».

Стекольное сырье представлено кварцевыми стекольными песками. Запасы стекольных песков в количестве более 77 млн. т учтены на 4-х разведанных месторождениях: Писаревском, Разинском, Суринском и Сухобезводненском. В 2015 г. разрабатывалось только Сухобезводненское месторождение. Годовая добыча составила 307 тыс.т. Кроме разведанных месторождений, ГКМ учтено 15 проявлений стекольных песков, с общими ресурсами по категории Р₂ – 295,6 млн.т.

Балансовые запасы формовочных материалов составляют 167 млн. т на 3-х разведанных месторождениях: Бурцевском, Кулебакском, Первомайском. В распределенном фонде недр находится разрабатываемое с 1967 г. Бурцевское месторождение, из недр которого в 2015 г. было добыто 533 тыс. т формовочных песков, Перспективные проявления формовочных песков представлены Омановским участком, расположенным в Борском районе, с оцененными ресурсами по категории Р₂ – 26,2 млн.т.

Сырьевая база *тугоплавких глин* представлена разведанным в Семеновском районе Рыжковским месторождением и двумя месторождениями с предварительно оцененными запасами: Смирновским и Стукловским в Дивеевском районе. Общие балансовые запасы тугоплавких глин составляют по промышленным категориям А+В+С₁ – 1566 тыс. т, перспективные по категории С₂ – 2491 тыс.т. Все месторождения находятся в нераспределенном фонде недр. Ученные прогнозные ресурсы тугоплавких глин на Смирновской и Стукловской перспективных площадях составляют 18 млн.т.

Территориальным балансом запасов *лечебных грязей* учтено четыре месторождения: Чистое, Неверово, Ключевое, Кусторка с общими запасами по

категориям $A+B+C_1$ – 2307 тыс.м³. В распределенном фонде недр числится 1 месторождение – «Чистое», в Городецком районе.

Государственным балансом запасов *нефти* на территории Нижегородской области числится семь перспективных площадей, с подготовленными для глубокого поискового бурения структурами: Базанская, Березовская, Вершининская, Владимирская, Ильинская, Рудаковская, Тонкинская. Общие оцененные по категории C_3 геологические ресурсы нефти составляют 82 млн т, извлекаемые – 25 млн т.

По данным доклада «Состояние окружающей среды и природных ресурсов Нижегородской области в 2016 году» в балансе запасов *общераспространенных минеральных ископаемых* учтены 170 месторождений (исключая торф и сапропель). В распределенном фонде числятся 111 эксплуатируемых и осваиваемых месторождений твердых полезных ископаемых (табл. 25.6).

Подземные воды Нижегородской области по гидрогеологическому районированию расположены в пределах Ветлужского, Московского и Волго–Сурского артезианских бассейнов. По состоянию на 01.01.2017 г. в Нижегородской области числится 137 разведанных месторождений **пресных подземных вод**, включающих 156 самостоятельных участков в пределах разведанных месторождений, с общими запасами по категориям $A+B+C_1+C_2$ – 1351,25 тыс. м³/сут.

Московский артезианские бассейн охватывает территорию междуречья Оки и Волги и включают запасы пресных подземных вод заключенные в аллювиальных неоген четвертичных отложениях. Наиболее крупные из разведанных месторождений подземных вод: Дзержинское, Ильиногорское, Пырское. Особенностью этих месторождений является незащищенность эксплуатационного горизонта от проникновения загрязняющих веществ с поверхности. Воды месторождений характеризуются повышенным содержанием ионов железа и марганца и низким содержанием ионов фтора. Основными потребителями подземных вод являются города Дзержинск, Володарск и п.г.т. Ильиногорск.

Ветлужский артезианский бассейн включает северную часть Нижегородской области и левобережье р. Волги. Разведанные запасы пресных подземных вод здесь сосредоточены в основном в аллювиальных неоген–четвертичных отложениях (Борское, Городецкое, Линдовское, Семеновское, Ковернинское месторождения) и терригенных образованиях триаса и верхнего отдела пермской системы (Белбажское, Ковернинское, Ветлужское, Краснобаковское, Шахунское месторождения). Потребителями подземных вод Ветлужского бассейна являются города Бор, Семенов, Городец, районные центры и крупные поселки севера области.

**Балансовые запасы общераспространенных твердых полезных ископаемых
Нижегородской области (по докладу «Состояние окружающей среды и природных
ресурсов Нижегородской области», 2016)**

№ п/п	Полезные ископаемые	Единица измерения	Балансовые запасы					
			всего			в т.ч. в распределенном фонде		
			Кол-во объектов	A+B+C 1	C ₂	Кол-во объектов	A+B+C 1	C ₂
1	Гипс и ангидрит (всего), в том числе:	тыс.т	7	584267	361237	5	166127	243379
	- <i>гипс</i>	тыс.т		401018	321951	5	153281	235079
	- <i>ангидрит</i>	тыс.т		183249	39286		12846	8300
2	Глинистое сырье для производства минеральной ваты	тыс.м ³	1	1408				
3	Камень пильный	тыс.м ³	1	747				
4	Карбонатное сырье для производства извести	тыс.т	1		27300			
5	Карбонатное сырье для известкования кислых почв	тыс.м ³	11	29550	2004	5	17919	
6	Керамзитовое сырье	тыс.м ³	10	46221	1692	1	3726	
7	Кирпично-черепичное сырье	тыс.м ³	46	72081	24953	14	27716	4068
8	Песчано-гравийные материалы (ПГМ)	тыс.м ³	2	12035		1	5716	
9	Строительные камни	тыс.м ³	27	298377	74623	18	164513	21639
10	Строительный песок	тыс.м ³	68	349301	75407	56	268542	40594
11	Сапрпель (месторождения площадью> 3 га)	тыс.т	32	4209	888			
12	Торф (месторождения площадью> 10 га)	тыс.т	532	152203	18270	6	5442	1062
	ИТОГО		733			97		

Волго–Сурский артезианский бассейн объединяет центральные и южные районы Нижегородской области, расположенные на правом берегу рек Оки и Волги. Здесь, в междуречье Теши и Мокши, расположено крупное Южно–Горьковское месторождение пресных подземных вод, где в трещиноватых карбонатных породах верхнекаменноугольно–нижеказанской серии разведаны запасы на 54 участках, в количестве 562,9 тыс.м³/сут. Природное качество подземных вод водоносной серии на большей части месторождения отвечает требованиям СанПиН 2.1.4.1074–01, лишь на отдельных площадях

(Выксунском и Кулебакском районах) наблюдается повышенное содержание железа и фтора. Основными потребителями подземных вод месторождения являются города: Арзамас, Выкса, Кулебаки, Навашино, Первомайск, Саров.

Общей объем потребления пресных подземных вод на территории Нижегородской области по данным государственной статистической отчетности 2–ТП (водхоз). составляет около 133 млн м³.

Запасы *минеральных подземных вод* в Нижегородской области учтены на 6 месторождениях и 5 участках в пределах месторождений, с общими запасами по состоянию на 01.01.2016 г. по категории В – 0,410 тыс.м³/сут. В распределенном фонде недр находятся четыре месторождения: Зеленогородское (Кстовский район), Аксентисское (Городецкий район), Горбатовское (Павловский район) и Октябрьское (Борский район).

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Дайте определения понятиям «минеральные ресурсы» и «минерально-сырьевая база».
2. В чём состоят различия горно-геологического и экономического подходов в оценке минеральных ресурсов?
3. Какие группы минеральных ресурсов выделяются по их экономическому использованию?
4. Назовите и охарактеризуйте категории месторождений полезных ископаемых по размерам запасов и экономическому значению.
5. Назовите и охарактеризуйте категории месторождений полезных ископаемых по степени их освоения и точности оценки общих геологических запасов.
6. Приведите примеры нерудных минеральных ресурсов и их хозяйственного использования.
7. Приведите примеры рационального использования топливно-энергетических ресурсов недр.
8. Приведите примеры рационального использования рудных ископаемых.
9. Назовите основные причины нерационального использования минерально-сырьевой базы.
10. Укажите основные мероприятия, направленные на повышение эффективности использования минерально-сырьевой базы.
11. Назовите основные не общераспространенные полезные ископаемые Нижегородской области и укажите их месторождения и хозяйственное использование.

12. Назовите основные общераспространенные твердые полезные ископаемые Нижегородской области и укажите их месторождения и хозяйственное использование.

13. Назовите основные бассейны пресных и минеральных артезианских вод Нижегородской области и характеризуйте их хозяйственное использование.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Проанализируйте основные причины нерационального недропользования.

2. Предложите основные способы повышения эффективности эксплуатации минерально-сырьевой базы.

3. Выделите наиболее экономически эффективные месторождения и технологии добычи минеральных ресурсов в Нижегородской области.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14)

1. Обоснуйте, каким образом условия среды в течении истории человечества становятся минеральными ресурсами.

2. Предложите применение комплексности, ресурсосбережения и охраны окружающей среды в производственной цепи: разработки, добычи, подготовки (концентрирования), транспортировки и переработки на примере эксплуатации месторождений нефти и природного газа.

3. Каковы основные направления рационального использования недр?

26. РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ

Учебные вопросы

26.1. Биологические ресурсы: определение и классификация.

26.2. Лесные ресурсы и их рациональное использование.

26.3. Водные биологические ресурсы и их рациональное использование.

26.4. Охотничье-промысловые животные, их рациональное использование.

Тематические конспекты ответов

26.1. Биологические ресурсы: определение и классификация

Биологическими ресурсами называют живые источники получения необходимых человеку материальных благ (пищи, топлива, сырья для промышленности, материала для селекции, объектов рекреационного использования и др.). Это особи, популяции или сообщества видов растений, животных, грибов и бактерий, а также, природные (леса, луга, водные экосистемы, болота и др.) и искусственные (пашни, сады, парки) ландшафты.

Биологические ресурсы являются основой существования человечества, относятся к категории исчерпаемых, но возобновляемых природных ресурсов при условии их рациональной эксплуатации. Для сохранения биологических ресурсов необходимо обеспечение условий для их воспроизводства.

Выделяют следующие группы биологических ресурсов:

- ✓ лесные растительные;
- ✓ охотничьи промысловые;
- ✓ водные (морские и пресноводные);
- ✓ сельскохозяйственные;
- ✓ рекреационные.

Укрупненная классификация биологических ресурсов отражена на *рис.*

26.1.

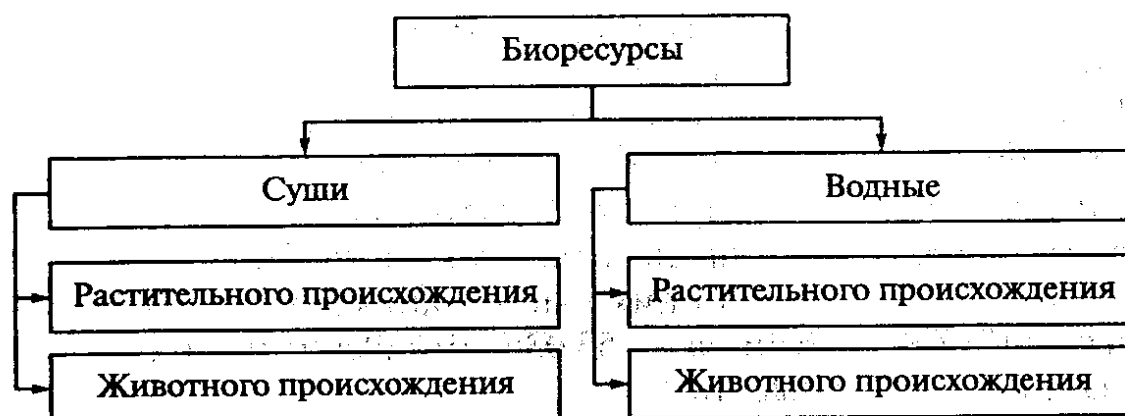


Рис. 26.1. Классификация биоресурсов

С целью количественной оценки состояния биологических ресурсов используются показатели биомассы и биологической продукции. Состояние биологических ресурсов отражено в *Кадастре животного и растительного мира* – систематизированном своде сведений с биологическими, географо-экономическими и правовыми характеристиками. Экономическая оценка биологических ресурсов проводится через установленные таксы – стоимость одной особи или килограмма биологической продукции. На основе кадастра животного мира определяется база рентного налогообложения с природопользователя территории, рассчитываются квоты добычи охотничьих видов и ущерб, наносимый животному миру хозяйственной деятельностью.

Правовые основы экономического регулирования и административного управления в области природопользования биологических ресурсов отражены в следующих Законах РФ:

- Федеральный Закон от 10 января 2002 г. № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды»;
- Федеральный Закон от 24 апреля 1995 г. № 52-ФЗ «О животном мире»;
- Федеральный Закон от 20 декабря 2004 г. № 166 «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов»;
- Федеральным законом от 24 июля 2009 г. № 209-ФЗ «Об охоте и о сохранении охотничьих ресурсов и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации»;
- Кодекс внутреннего водного транспорта РФ №24 от 07 марта 2001 г.;
- Лесной кодекс РФ № 200 от 04 декабря 2006 г.;
- Водный кодекс РФ № 74 от 03 июня 2006 г.

26.2. Лесные ресурсы и их рациональное использование

Растительные ресурсы составляют наиболее весомую часть биологических ресурсов. Они представлены древесно-кустарниковыми и травянистыми как культурными, так и дикорастущими растениями. Насчитывается почти 6 тыс. видов культурных растений, но распространенных видов сельскохозяйственных культур лишь 80-90, а самых распространенных – всего 15-20. Среди растительных ресурсов наибольшее значение имеют лесные угодья.

Леса не только удовлетворяют многие потребности в промышленном сырье и продовольствии, энергии и строительстве, но также являются важнейшим средообразующим и средозащитным компонентом биосферы. Леса играют важную роль в смягчении последствий изменения климата, способствуют сохранению почв и водных ресурсов и являются крупнейшим хранилищем биоразнообразия на суше (табл. 26.1).

Леса имеют общую площадь немного менее 40 млн. км² (2015) (по оценкам Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН, FAO). На одного жителя планеты в среднем приходится около 1 га леса. Лесами покрыто менее 30% суши. Самая высокая лесистость в мире в Южной Америке (39%), затем в Европе (36%), Северной Америке (27%). Лесистость Африки, Азии и Австралии менее 25%. При этом наибольшая площадь лесов сохранилась в Южной Америке (Бразилия, Перу), а наименьшая – в Австралии. Общий запас древесины в мире составляет 350 млрд. м³. Российская Федерация является мировым лидером по площади лесов (20,4 % мира). Хотя лесные ресурсы России велики и отличаются высоким качеством, их продуктивность ниже, чем в зарубежных странах. Доля площади лесов Бразилии в мировом фонде составляет 12%, Канады – 9%, США – 8%, Китая – 5% (Государственный доклад «О состоянии и об охране...», 2016, с. 128).

Основные функции лесных ресурсов

Функции		
Экономические	Экологические	Медико-биологические
Получение основной продукции (древесины, смолы) Получение дополнительной продукции (плодов, ягод, орехов, лекарственных растений)	Защита почв от эрозии Защита населенных пунктов от лавин и селей Регуляция водности рек Регуляция климата	Очищение воздуха от загрязняющих веществ, выделение фитонцидов. Поглощение шума Рекреационно-оздоровительная

Леса мира образуют два огромных по протяженности пояса – северный и южный. Северный находится в зоне умеренного и отчасти субтропического климата. В этом поясе активно ведется заготовка ценной древесины хвойных пород. Основные лесозаготовки ведутся в США, Канаде, Финляндии, Швеции, России. Южный лесной пояс находится в основном в зоне тропического и экваториального климата. Там произрастают влажные вечнозеленые тропические леса, играющие роль «легких» планеты. Географически они относятся к Центральной и Южной Америке, Экваториальной Африке, а также к Индии, Шри-Ланке, Мьянме, Малайзии, Индонезии, островам Океании. В южном лесном поясе ведется заготовка лиственной древесины. В настоящее время леса планеты находятся в опасности. По данным Глобальной оценки лесных ресурсов ФАО, площадь лесов сократилась более чем в 2 раза за последние 200 лет. Только за последние 25 лет площадь лесов сократилась с 4,1 до 4 млрд. га (на 3,1%). Главные причины этого заключаются в следующем: вырубке лесов с целью получения древесины; вырубке лесов для расширения сельскохозяйственных угодий; вырубке лесов в связи со строительством; вырубке лесов на топливо; сокращении лесных массивов из-за загрязнения воздушной среды и почв. (<https://geographyofrussia.com/biologicheskije-resursy/>).

Лес используется в различных отраслях промышленности (*рис. 26.2*).

По данным Государственного лесного реестра (ГЛР) на 01.01.2016 г., общая площадь лесных угодий Российской Федерации составила 1184,1 млн. га, в том числе резервных лесов, расположенных только в Дальневосточном и Сибирском федеральных округах, 268,5 млн. га, а защитных лесов – 279,1 млн. га. Лесистость (отношение площади лесных земель к общей площади суши) Российской Федерации составляет 46,5%. Леса распространены неравномерно – их больше всего в Иркутской обл. (83,1%), Республике Коми (72,7%) и Пермском крае (71,5%). По запасу древесины (84 млрд. м³, 23% от мировых) Россия находится на втором месте после Бразилии.

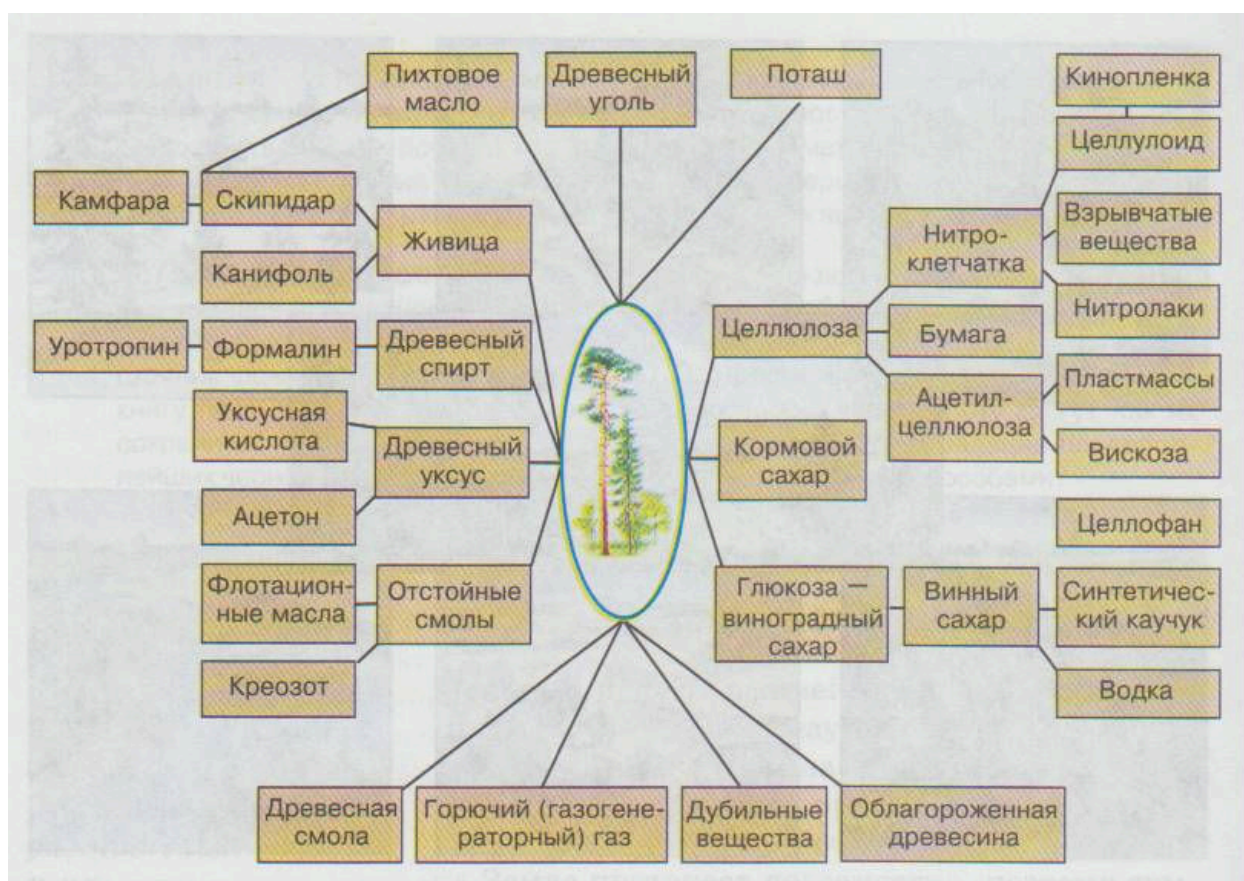


Рис. 26.2. Схема использования древесины при ее переработке (Чернова и др., 2011)

По экспертным оценкам Всемирного фонда дикой природы (WWF) в Российской Федерации насчитывается около 260 млн га малонарушенных лесов, представляющих собой климаксную стадию сукцессий в бореальной зоне страны. Среди них 146 млн га – это спелые и перестойные лиственничные насаждения Сибири и Дальнего Востока IV-V классов бонитета, бедные по составу древостоев. По площади девственных лесов Россия занимает первое место в мире, что составляет треть площади всех ее лесов. На втором месте – Канада (205,9 млн га), на третьем – Бразилия (202,7 млн га). Леса в России по преимуществу бореальные (88%). Основными лесообразующими породами являются: лиственница, сосна, ель, кедр, дуб, бук, береза, осина. Они занимают около 90% лесных земель, в том числе лесообразующие породы хвойной группы – 68,4%, широколиственной – 2,4%, мелколиственной – 19,4%. В России сосредоточена половина мировых запасов хвойных древесных пород. При этом Россия имеет лишь 6% мирового объема лесозаготовки и 3% мировой торговли лесоматериалами. Только 55% площади лесов России представляют интерес для эксплуатации, преобладающая их часть на севере европейской территории России и вдоль Транссибирской магистрали значительно истощена в результате интенсивной эксплуатации.

По целевому назначению леса подразделяются на:

✓ защитные (24%), служащие сохранению средообразующих, водоохранных, защитных, санитарно-гигиенических, оздоровительных и иных

полезных функций и использующихся при условии охраны их целевых функций;

- ✓ эксплуатационные (52%);
- ✓ резервные (24%), в которых в течение ближайших 20-и лет не планируется заготавливать древесину.

По соотношению запасов и потребностей в лесных ресурсах выделяют лесоизбыточные (Северный, Волго-Вятский, Уральский, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальневосточный экономические районы); лесобеспеченные (Северо-Западный и Центральный районы) и лесодефицитные территории (Центрально-Черноземный, Поволжский и Северо-Кавказский районы).

Главными причинами гибели лесов являются:

- ✓ Лесные пожары (64%);
- ✓ Неблагоприятные погодные условия и почвенно-климатические факторы (14%);
- ✓ Инфекции (11%);
- ✓ Насекомые-вредители (10%).

Мониторинг лесных пожаров осуществляется с помощью Информационной системы дистанционного мониторинга лесных пожаров Федерального агентства лесного хозяйства (ИСДМ-Рослесхоз), в которой обрабатывается информация из разных источников (метеорологические наблюдения, данные наземного и авиационного мониторинга региональных лесопожарных служб, космический мониторинг. Наиболее эффективными являются профилактические мероприятия обработки лесов бактериальными препаратами *энтобактерин* и *дendробациллин*, содержащих энтеротоксины, получаемые из *Bacillus thuringiensis*. Также эффективным биологическим методом борьбы с листогрызущими насекомыми является распространение наездников эфяльтов и трихограмм.

Лесоустройство – система мероприятий, направленных на обеспечение рационального ведения лесного хозяйства и пользования лесным фондом, эффективного воспроизводства, охраны и защиты лесов, осуществление единой научно технической политики в лесном хозяйстве.

Лесоустройство включает в себя:

- ✓ проектирование лесничеств и лесопарков;
- ✓ проектирование эксплуатационных лесов, защитных лесов, резервных лесов, а также особо защитных участков лесов;
- ✓ закрепление на местности местоположения границ лесничеств, лесопарков, эксплуатационных лесов, защитных лесов, резервных лесов, особо защитных участков лесов и лесных участков;
- ✓ таксацию лесов;
- ✓ проектирование мероприятий по охране и воспроизводству лесов.

Для воспроизводства леса требуется длительное время от 50 до 150 лет. Согласно данным Глобальной оценки лесных ресурсов ФАО, площадь лесопосадок в мире с 1990 по 2015 гг. увеличилась более чем на 110 млн. га,

что составляет 7% мировой площади лесов. Годовые темпы прироста с 1990 по 2000 гг. составляли в среднем 3,6 млн га. Максимальный прирост (5,2 млн га в год) отмечался в с 2000 по 2010 гг. В настоящее время (2010-2015 гг.) прирост замедлился за счет сокращения лесопосадок в Восточной Азии, Европе, Северной Америке, Южной и Юго-восточной Азии. По площади лесопосадок лидирует Китай (79,0 млн га, 37,9% от площади лесов), второе место занимает США (26,4 млн га, 8,5%), третье место – Россия (19,8 млн га, 2,4%) (Государственный доклад «О состоянии и об охране...», 2016, с. 138).

26.3. Водные биологические ресурсы и их рациональное использование

Сохранение водных биоресурсов – это поддержание водных биоресурсов или их восстановление до уровней, при которых могут быть обеспечены максимальная устойчивая добыча (вылов) водных биоресурсов и их биологическое разнообразие, посредством осуществления на основе научных данных мер по изучению, охране, воспроизводству, рациональному использованию водных биоресурсов и охране среды их обитания.

К **водным биологическим ресурсам** относятся – рыбы, водные беспозвоночные, водные млекопитающие, водоросли, другие водные животные и растения, находящиеся в состоянии естественной свободы (в естественной среде в водных экосистемах), используемые как объекты промысла. К водным биологическим ресурсам Российской Федерации относятся: промысловые виды морских, пресноводных и проходных рыб, морские моллюски (кальмары, мидии, гребешки, трубач, рапаны, карбикул); морские ракообразные (крабы, креветки); иглокожие (морские ежи, трепанги) и морские травы (ламинария, анафельция).

Федеральный закон РФ от 20.12.2004 N 166-ФЗ (ред. от 03.07.2016) «О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов» (с изм. и доп. 01.10.2016) предусматривает следующие виды рыболовства:

- 1) промышленное рыболовство;
- 2) прибрежное рыболовство;
- 3) рыболовство в научно-исследовательских и контрольных целях;
- 4) рыболовство в учебных и культурно-просветительских целях;
- 5) рыболовство в целях аквакультуры (рыбоводства);
- 6) любительское и спортивное рыболовство;
- 7) рыболовство в целях обеспечения ведения традиционного образа жизни и осуществления традиционной хозяйственной деятельности коренных малочисленных народов Севера, Сибири и Дальнего Востока Российской Федерации.

Способами рационального использования рыбных запасов являются:

- 1) научное обоснование, продажа и контроль соблюдения квот добычи (общего допустимого уровня, ОДУ) промысловых объектов;

- 2) ограничения орудий, способов и сроков добычи;
- 3) воспроизводство, выращивание и выпуск молоди рыб.

По данным Росрыболовства основная доля добычи водных биоресурсов в 2015 г. пришлась на Дальневосточный рыбохозяйственный бассейн – 63,3%, доля Северного бассейна – 12,5%; доли Западного, Азово-Черноморского, и Волжско-Каспийского бассейнов составляют не более 2,0% по каждому (табл. 26.2).

Таблица 26.2

**Динамика объемов добычи (вылова, тыс. т) водных биоресурсов Российской Федерации по рыбохозяйственным бассейнам
(по данным Государственного доклада..., 2016, с. 151)**

Бассейн	Годы наблюдений				
	2011	2012	2013	2014	2015
Дальневосточный	2862,5	2910,9	2813,6	2808,2	2791,6
Северный	579,3	566,6	653,93	569,5	554,1
Западный	37,4	46,7	65,2	48,1	61,2
Азово-Черноморский	30,9	29,0	39,8	33,0	90,8
Волжско-Каспийский	37,6	36,3	69,9	69,3	41,2
Всего	4264,7	4269,8	4296,8	4235,1	4413,1

Объектами рыболовства, на которые не устанавливается общий допустимый улов, являются: камбалы, сельдь, скаты, бычки, навага, сайра (Дальневосточный рыбохозяйственный бассейн); зубатки, камбалы, навага, ламинарии (Северный рыбохозяйственный бассейн); хамса, шпрот, бычки, тюлька, пиленгас (Азово-Черноморский рыбохозяйственный бассейн); лещ, щука, сазан, линь, сом пресноводный (Волго-Каспийский рыбохозяйственный бассейн); судак, окунь, налим, корюшка европейская (Западный рыбохозяйственный бассейн).

В **Баренцевом море** сосредоточены промысловые запасы трески (2963 тыс. т), пикши (600 тыс. т), сайды (123 тыс. т.), черного палтуса (19 тыс. т.), мойвы (120 тыс. т), зубаток и камбалы.

В **Белом море** добывается сельдь (120 тыс. т).

В **Балтийском море** наибольшее промысловое значение имеет шпрот (31 тыс. т), сельдь-салака (21 тыс. т). Также вылавливается треска (3,8 тыс. т).

Черное и Азовское моря являются угодьями таких промысловых видов, как хамса (45,5 тыс. т), тюлька и шпрот (26,1 тыс. т.). Промысловое значение имеют и некоторые другие виды: бычки, ставрида, кефали, барабуля и серебряный карась. Повышение солености вод Азовского моря, вызванное низкой величиной пресноводного стока, способствует сокращению ареалов пресноводных полупроходных видов рыб из-за изменения условий формирования кормовой базы рыб. Вместе с тем, состояние запасов основных промысловых видов рыб в Азово-Черноморском рыбохозяйственном бассейне

остается удовлетворительным, что позволяет сохранять относительную стабильность промысла основных промысловых объектов.

Экологические проблемы **Каспия** вызваны экстремально низким объемом стока р. Волги ($65,4 \text{ км}^3$) в период весеннего паводка и продолжающимся снижением уровня и осолонение вод. Это негативно отразилось на условиях обитания молоди и взрослых полупроходных рыб. Снизились промысел морских видов (кильки, морские сельди, кефаль-сингиль и атерина): их изъятие в 2015 г. составило всего 2,5 тыс. т, т.е. 2,9% от рекомендованного вылова (87,265 тыс. т). Основная причина незначительного освоения запасов обусловлена резким сокращением запасов самого многочисленного в прошлом вида – *анчоусовидной кильки*. Доминирующим видом продолжает оставаться *обыкновенная килька*, характеризующаяся стабильностью запасов и высоким уровнем численности. Промысловый запас в 2015 г. оценен в объеме 416,2 тыс. т, в том числе в российских водах – 281,9 тыс. т. В общем улове килек вылов обыкновенной кильки составил 96,5 % – 1,39 тыс. т. Запасы *морских сельдей* (*долгинская сельдь*, *каспийский* и *большеглазый пузанки*) остаются на стабильном и достаточно высоком уровне. Биомасса промыслового запаса в 2015 г. оценена на уровне 160,9 тыс. т, из них на воды России приходится 102,5 тыс. т. Популяции *кефали-сингиля* и *атерины* в благополучном состоянии. Из четырех видов морских *осетровых* (белуга, севрюга, русский осетр и персидский осетр) наиболее критической является ситуация с состоянием запаса *белуги*, доля которой от общего запаса всех осетровых составляет менее 1%. Популяция *воблы* в состоянии депрессии с 2005 г., уловы ее находятся на низком уровне (1,38-2,59 тыс. т). Состояние запасов *леща* – относительно-стабильное, на уровне 51,5-55,3 тыс. т. В прибрежной зоне добыто 4,3 тыс. т леща (80,6% от допустимого вылова). Запасы *судака* находятся на низком уровне, однако, в последние два года наблюдается некоторое их увеличение до 9,73 тыс. т. Промысловый запас *сазана* в многолетнем аспекте имеет устойчивую тенденцию к снижению до 14,8 тыс. т в 2015 г. из-за низкой эффективности естественного воспроизводства в дельте р. Волги и высокой величиной неучтенного изъятия, Популяция *пресноводного сома* характеризуется как стабильно-благополучная с достаточно устойчивым промысловым запасом с тенденцией к увеличению. В 2015 г. отмечено увеличение его промыслового запаса до 47,5 тыс. т и улова до 7,5 тыс. т (83,5% освоения). Популяция *щуки* находится в благополучном состоянии, запас ее стабилен (32,3 тыс. т).

Моря Дальнего Востока. Среди основных объектов промысла в 2015 г. наблюдалось небольшое увеличение общего улова минтая, сельди, трески, камбал, наваги, макрурусов и бычков, некоторое уменьшение уловов лососей и палтусов, а также значительное уменьшение уловов терпугов и сайры. Улов *лососей* в 2015 г. уменьшился за счет малых подходов широко флуктуирующего вида – горбуши, которая обычно составляла 60-70% улова лососей. Более 60% вылова рыбы в дальневосточных морях составляет *минтай*. Основными районами добычи минтая являются Охотское, Берингово моря и

тихоокеанские воды у восточного побережья Камчатки. В Беринговом море существенное влияние на распространение минтая и результативность промысла в северо-западной части моря в летне-осенний период оказывает распределение зоопланктона. На районы Берингова моря приходится более половины уловов *тихоокеанской трески*. В последние годы усилилось влияние сравнительно теплого Наваринского течения, в результате чего северная граница распространения трески сместилась на север в Чукотском море. Наиболее важными видами *камбал* в разных промысловых районах Дальнего Востока являются: желтопёрная, двухлинейная, палтусовидная, звездчатая. Современное состояние запасов *наваги* у Западной Камчатки, в Камчатско-Курильской и Западно-Камчатской подзонах, можно охарактеризовать как благополучное с тенденцией к значительному увеличению численности.

26.4. Охотничье-промысловые животные и их рациональное использование

В соответствии с Федеральным законом от 24 июля 2009 г. № 209-ФЗ «Об охоте и о сохранении охотничьих ресурсов и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации» к охотничьим ресурсам в России отнесены 80 видов млекопитающих и 148 видов птиц. Наибольшее экономическое значение имеют дикие копытные животные, бурый медведь и 20 видов пушных зверей, от которых получают мясо, кожевенное, пушное и лекарственное сырьё. Наибольшие площади охотничьих угодий находятся в Центральном федеральном округе (69,4% от общей площади округа), Крымском (64,5%), Приволжском (55,9%) и Южном округе (55,9%). Площадь охотничьих угодий России составляет 706 млн. га (Государственный доклад «О состоянии и об охране...», 2016, с. 141).

Способы рационального использования охотничьих промысловых ресурсов:

- ✓ охрана природных местообитаний промысловых видов;
- ✓ определение охотничьих квот на основании точного учета численности популяций;
- ✓ платность охоты и добычи, направленная на компенсацию ущерба;
- ✓ регламентация сроков и орудий охоты;
- ✓ организация охотничьих природных заказников для восстановления численности промысловых видов;
- ✓ подкормка видов копытных в зимний период;
- ✓ регуляция численности популяций хищников высокой численности.

Численность охотничьих видов в Российской Федерации в 2015 г. составляет: 834,0 тыс. лосей, 951,9 тыс. диких северных оленей, 883,4 тыс. косуль, 309,3 тыс. кабанов, 254,2 тыс. благородных оленей, 225,1 тыс. бурых медведей, 55,7 тыс. волков, 1,3 млн. соболей, 609,1 тыс. бобров, 531,0 тыс. лисиц, 3,3 млн. зайцев-беляков, 4,6 млн. глухарей, 9,6 млн. тетеревов, 17,2 млн.

рябчиков, 802,5 тыс. фазанов (Государственный доклад «О состоянии и об охране...», 2016, с. 142).

Охота как часть рационального природопользования является способом регулирования численности диких животных. При этом охотничье природопользование должно осуществляться при условии соблюдения установленного порядка эксплуатации биологических ресурсов, проведения мероприятий по их охране и воспроизводству. Ведение охотничьего хозяйства, основанное на рациональном использовании охотничьих ресурсов возможно только при осуществлении государственного мониторинга за состоянием их популяций.

К основным объектам промысла в России относятся следующие виды млекопитающих и птиц:

Лось. Крупный вид оленьих и самый ценный среди диких копытных животных. Численность лося подвержена естественным циклическим колебаниям продолжительностью 14-18 лет и 60-80 лет, связанным с изменением количества и качества предпочитаемых кормов, зависящих от колебаний погодно-климатических условий (главным образом, осадков) и сукцессионной смены растительного покрова. По результатам учета охотничьих ресурсов России в 2015 г. численность лося составила около 834 тыс. особей. Наибольшая численность отмечена на территории Северо-Западного, Дальневосточного и Сибирского и федеральных округов, где сосредоточено более чем 65% лосей России. В настоящее время популяция лося в России находится в стабильном состоянии.

Кабан. После максимума численности за последние четыре десятилетия в 2010 г., численность кабана в России продолжает сокращаться. В 2015г. она составила 309,3 тыс. особей, что является наименьшим показателем за последние 30 лет наблюдений. Основное влияние на численность популяций кабана оказали мероприятия по его отстрелу в регионах Центрального, Южного и Северо- Кавказского федеральных округов для предотвращения возможного распространения заболевания африканской чумой свиней (АЧС). Численность кабана в Центральном округе за период 2011-2015 гг. снизилась от 128 до 25 тыс. особей. В Южном и Северо-Кавказском округах, откуда в 2008 г. началось распространение эпизоотии АЧС, его численность за этот восьмилетний период сократилась с 16,7 до 2,9 тыс. особей и с 20,3 до 4,9 тыс. особей соответственно. И в настоящее время наибольшая его численность зарегистрирована в Приволжском (73,4 тыс. особей) и Дальневосточном (88,8 тыс. особей) округах. Добыча кабана в сезон охоты 2014–2015 гг. составила 57,2 тыс. особей.

Косуля. Численность сибирской и европейской косуль в 2015 г. составила 883,4 тыс. особей. Основным лимитирующим фактором для косули является высота снежного покрова более 50 см, препятствующая расширению ареала на север. Ее численность во многом зависит также от фактора беспокойства и браконьерства. Благодаря высокой плодовитости, косули способны быстро наращивать свою численность. В федеральных округах азиатской части России в настоящее время сосредоточено более 88% косуль от их общих запасов в

России: в Уральском – 230,6 тыс. особей, Сибирском – 330,4 тыс. особей, Дальневосточном – 170,2 тыс. особей.

Благородный олень. На территории России в составе вида выделяют четыре подвида благородного оленя: европейский, кавказский, марал, изюбрь. Численность благородного оленя в целом по России остается стабильной, с тенденцией к небольшому росту и находится на уровне 230-250 тыс. особей. По данным государственного мониторинга наибольшая численность благородного оленя отмечена в регионах Сибирского (123,7 тыс. особей) и Дальневосточного федеральных округов (107,3 тыс. особей). Благородный олень – весьма пластичный вид в отношении местообитаний, он может заселять самые различные биотопы, и фактор беспокойства или нарушения угодий обитания для него не критичен.

Дикий северный олень. Основные лимитирующие факторы для дикого северного оленя – это пресс хищников (волк), многоснежные зимы (массовый падеж от истощения), возврат холодов весной (гибель молодняка), антропогенная деятельность, в частности, деградация оленьих пастбищ в связи с развивающимся промышленным освоением северных регионов России при разработке нефтегазовых месторождений. Основные крупные популяции дикого северного оленя находятся преимущественно в Красноярском крае, Республике Саха (Якутия), а также Чукотском автономном округе. На их территории обитает 842,8 тыс. особей – более 88% всех диких северных оленей. В 2015 г. в Таймырской популяции (самой многочисленной на территории России) насчитывалось 522,8 тыс. оленей.

Пятнистый олень. Численность пятнистого оленя в России в 2015 г. оценивается в 25,6 тыс. особей. Более половины от общей численности пятнистых оленей сосредоточено в Приморском крае (16,1 тыс. особей) (Дальневосточный федеральный округ), где обитает единственная в России аборигенная популяция пятнистого оленя. В настоящее время численность пятнистого оленя в России стабильна.

Кабарга. Численность кабарги в России стабильна и оценивается на уровне 277,7 тыс. особей. С 2010 г. наблюдается постепенный рост численности – к 2015 г. более чем в 2 раза. Поскольку кабарга обитает в труднодоступных угодьях, это является причиной сохранения ее основного поголовья. На территории России она обитает только в регионах Сибирского (более 70% всего поголовья кабарги сосредоточены в Иркутской и Читинской областях, Красноярском крае) и Дальневосточного (Приморском и Хабаровском краях) федеральных округов,

Бурый медведь. После снижения численности в первой половине 80-х гг. наблюдался постепенный её рост. В последние три года численность бурого медведя стабильна практически на всем ареале, имеет тенденцию небольшого роста и в 2015 г. составила 225,1 тыс. особей, что на 7% превышает показатель 2014 г.

Белогрудый медведь. Обитает на территории четырёх субъектов Дальневосточного федерального округа: Приморского и Хабаровского краёв,

Амурской области, Еврейской автономной области. Численность белогрудого медведя стабильна и имеет тенденцию к росту. В 2015 г. она составила 6,4 тыс. особей, что выше прошлогоднего показателя на 16%. На территории Приморского и Хабаровского краев, его численность составляет 3,5 и 2,7 тыс. особей соответственно.

Волк. Численность волка в большинстве субъектов Российской Федерации находится на стабильно высоком уровне. В 2015 г. его численность составила 55,7 тыс. особей. Увеличение его численности с 1991 г. связано с отсутствием единой системы мер по снижению численности хищника. Более половины волков, обитающих в России, отмечены в Сибирском (18 тыс. особей) и Дальневосточном федеральных округах (20,3 тыс. особей) с наибольшей численностью в Красноярском крае (5,8 тыс. особей), Иркутской области (5,1 тыс. особей), и Республике Саха (Якутия) (12,3 тыс. особей). Общая добыча волка в России в сезон охоты 2014-2015 гг. составила 9620 особей. Правилами охоты сроки охоты на волка ограничены периодом с 15 сентября по 28(29) февраля. Отстрел волка может осуществляться и вне сроков охоты в случае превышения показателей максимальной численности волка (0,05 особей на 1000 га охотничьих угодий) или угрозы возникновения и распространения болезней охотничьих ресурсов, нанесения ущерба здоровью граждан, объектам животного мира и среде их обитания.

Обыкновенная лисица. Экологическая пластичность позволяет лисице благополучно существовать почти при всех условиях, поэтому кормовая база не лимитирует численность вида. В целом для России заметный рост ее численности отмечался с начала 90-х гг. прошлого века и достиг максимума к 2011 г. Затем наступил заметный спад.

На территории Центрального и Южного федеральных округов плотность населения лисицы – одна из самых высоких в стране и держится на уровне выше среднего. На Урале и в Сибири плотность населения лисицы ниже среднего, но на юге этих округов она держится на среднем уровне. В Дальневосточном регионе лисица малочисленна. На фоне недостаточной добычи лисицы охотниками, высокая плотность популяций может негативно сказаться на эпизоотической обстановке в большинстве регионов России, так как лисица является переносчиком возбудителя бешенства.

Заяц беляк и заяц-русак. Это наиболее массовые объекты охоты. В последние четыре года численность *зайца-беляка* удерживается на уровне 30-34 млн. зверьков, но в 1980-90-е гг. она была значительно выше (до 8 млн.). Более 30% поголовья вида сосредоточено в Дальневосточном федеральном округе, более 20% – в Северо-Западном и более 25% в Уральском и Приволжском округах. На протяжении последних 25 лет ресурсы *зайца-русака* в России находились на уровне 800-900 тыс. особей. К настоящему времени более 50% численности зайца-русака сосредоточено на территории Южного федерального округа, по 20% – в Приволжском и Центральном округах.

Соболь. Ресурсы этого вида куньих восстановлены до уровня, соответствующего емкости угодий, во многом, благодаря организации

природных заповедников (Кондо-Сосьвинского, Алтайского, Баргузинского, Кроноцкого и ряда других), создававшихся как «соболиные». Высокая цена на соболиную пушнину способствует интенсивному освоению его запасов, что приводит в ряде мест к излишней промысловой нагрузке. В дополнение к промыслу, в последние десятилетия на популяцию соболей усиливается влияние процессов индустриализации и урбанизации Сибири. Прирост соболя в различных регионах колеблется от 22 до 142%, что связано с цикличностью основных кормов. Свойственная соболю высокая миграционная активность обуславливает быстрое выравнивание плотности населения на больших территориях. Численность соболя в целом по России по данным зимнего маршрутного учета на протяжении последних лет стабильна и в 2015 г. она определена на уровне 1309,7 тыс. особей. Основные промысловые запасы вида находятся в Сибирском (551,3 тыс. особей) и Дальневосточном (695,7 тыс. особей) федеральных кругах. Определенной части населения северных и восточных регионов законодательно разрешена свободная добыча охотничьих ресурсов, включая соболя.

Бобр. За последние 15 лет численность выросла практически в 2 раза и на осень 2013 г. оценивалась в 680 тыс. особей. Затем несколько сократилась в 2014 и 2015 гг. Интенсивный рост численности происходит из-за резкого сокращения промыслового использования бобра вследствие падения спроса на его мех. Добыча бобра в целом по России по официальным данным не превышает 1–2% от его численности, а лимит осваивается всего на 25%. Недоиспользование ресурса бобра ведёт к неконтролируемому росту его численности, что в свою очередь может провоцировать конфликты с лесным хозяйством и нанести значительный ущерб биоценозам.

Куница. Поскольку пищевой рацион куницы достаточно разнообразный, то для нее характерны сглаженные колебания численности на уровне 200 – 240 тыс. особей. Добыча на уровне 25–30% общего поголовья не ведёт к снижению ресурсов куньих.

Мелкие куньи – колонки, горностаи, хорь. Их численность подвержена большим колебаниям и тесно связана с колебаниями численности основных кормов – мелких млекопитающих (в основном грызунов). В настоящее время все мелкие куньи добываются случайно и попутно с охотой на другие виды. Норма изъятия (в пределах 20–35% от поголовья) каждого вида не должна превышать средний прирост популяции. Горностаи – это наиболее массовый вид среди охотничьих видов хищных зверей, но охота на него достаточно трудоёмка и для большинства охотников экономически не выгодна. По этой же причине недостаточно полно используются ресурсы колонки (охота на него не менее трудоёмка, чем на соболя, а численность и цена шкурки значительно ниже), хоря (плотность населения в целом ниже, чем колонка).

Росомаха. Численность росомахи в 2004-2007 гг. оставалась на уровне 21,5-22,8 тыс. особей, затем постепенно уменьшилась до 13,5 тыс. особей. Снижение численности связана как с естественными колебаниями численности, так и с возможными ошибками при проведении учетов.

Кавказский тур. Численность кавказского тура в 2006 г. упала на четверть (до 33,8 тыс. особей), в 2008 г. произошло ещё одно падение численности до 27,5 тыс. особей, после чего его численность стабилизировалась на уровне 25-28 тыс. особей.

Снежный баран. Численность снежного барана в течение 2004-2010 гг. находилась в основном на уровне 55-60 тыс. особей, затем выросла до 70-78 тыс. особей.

Глухарь. Среди всех видов боровой дичи глухарь является наиболее желанным объектом охоты. На его численность влияют многие факторы: погодные условия, хищники, зараженность птиц гельминтами. Естественные изменения численности глухаря в разные годы обычно не превышают 1,5 раза. Отрицательное воздействие на его популяцию оказывает деятельность человека, особенно сплошные рубки леса, во время которых вырубаются токовища, а также осушение болот, беспокойство в периоды насиживания и выведения птенцов. Ежегодный отстрел 13-15% поголовья в период активного токования глухарей приводит к деградации токов. Следовательно, важен не общий лимит отстрела на хозяйство, а на каждый конкретный ток – персональное число птиц (не более 10% от учтённых на токах самцов). Численность глухаря после снижения на 0,5 млн. особей в 2009-2012 гг. увеличилась в 2015 г. на 1 млн. особей.

Тетерев. Среди факторов, влияющих на численность тетерева, наибольшее воздействие оказывают антропогенные. Сокращение и изменение в худшую сторону местообитаний птиц приводит к значительному падению численности вида. Появляющиеся в процессе лесозаготовки вырубки способствуют возрастанию ресурсов тетерева, но действие их кратковременно, так как после зарастания они не пригодны для жизни птиц. Значительный вред популяции тетерева наносят химизация полей и уничтожение листового покрова лесов ядохимикатами. Численность тетерева после роста в 2012-2014 гг. вернулась в 2015 г. на уровень 2004-2011 гг.

Рябчик. Факторы, влияющие на численность рябчика, в основном те же, что и у других тетеревиных птиц, хотя воздействие антропогенных факторов часто способствует улучшению качества местообитаний из-за придания им большей мозаичности и улучшения кормовой базы. Предпромысловая численность рябчика в стране с 1997г. по 2003г. составляла в среднем около 47 млн особей, затем резко упала до 20–25 млн особей. Минимальная численность наблюдалась в 2011 г. (14,9 млн). В 2012–2014 гг. численность стабильно находилась на уровне 20,5-22 млн, а в 2015 г. упала до уровня 2010 г.

Вальдшнеп. К боровой дичи причисляют и вальдшнепа. Основной ареал гнездования вальдшнепа находится в России (75%), Белоруссии, Финляндии, Швеции и Норвегии. Вальдшнеп – один из наиболее популярных объектов охоты на пернатую дичь не только в Европе, но и в мире. В Европе за год охотники добывают около 3,5 млн. птиц (1,5 млн. – в Италии, 1,2 млн. – во Франции, 200 тыс. – в Греции).

Водоплавающие. Наряду с естественными факторами (погодные условия, хищники, состояние воспроизводственного поголовья) на численность водоплавающих большое влияние оказывает разнообразная деятельность человека, в частности, осушение пойменных болот, ликвидация прудов. В то же время утки успешно осваивают антропогенные водоёмы: сточные канавы, отстойники промышленных предприятий, декоративные и другие искусственно созданные водоёмы на урбанизированных территориях. Ресурсы охотничьих водоплавающих птиц России составляют: 3,5 млн. *гусей* и *казарок*, 25 млн. *уток* и 3 млн. *лысух*. Поскольку водоплавающие – перелётные птицы, необходимы международные согласованные действия в отношении пропорционального изъятия ресурсов водоплавающих на путях пролёта, в местах зимовок и гнездования.

В период 2011–2015 гг. заметно выросла численность отдельных видов охотничьих животных, разводимых в питомниках. Особенно это заметно для куропаток (в 13,1 раза), лани (в 5,5 раза), благородного оленя (в 6,0 раз), косули (в 6,0 раз), муфлона – в 6,6 раза.

ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА

Вопросы для самоподготовки студентов к семинарскому занятию

1. Дайте определение понятию «биологические ресурсы» и назовите основные группы биологических ресурсов.
2. В чём состоит значение биологических ресурсов для человека?
3. Что такое кадастр биологических ресурсов, и какие сведения он содержит?
4. Перечислите основные федеральные законы и правовые акты, регламентирующие рациональное использование биологических ресурсов.
5. Назовите и охарактеризуйте основные экономические, экологические и медико-биологические функции лесов.
6. Назовите пять государств с наибольшей площадью лесов в порядке убывания.
7. Назовите пять государств с наибольшей лесистостью территории в порядке убывания.
8. Что означает выражение «лёгкие планеты» и чем они представлены?
9. Назовите площадь и региональное распределение лесов в Российской Федерации.
10. Какой объем лесозаготовки в России и как используются древесные ресурсы?
11. Какие основные причины гибели лесов в России?
12. Какие основные методы используются для защиты лесов от пожаров, болезней и насекомых-вредителей?
13. Как проводится лесоустройство и лесовосстановление в России?

14. Назовите основные охотничьи промысловые ресурсы России.
15. Охарактеризуйте промысел видов птиц России и их восстановление.
16. Назовите основные виды рыболовства.

Типовые задания для текущего контроля успеваемости

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-2)

1. Назовите основные федеральные законы и правовые акты, регламентирующие рациональное использование биологических ресурсов.
2. Назовите и охарактеризуйте основные экономические, экологические и медико-биологические функции лесов.
3. Какие основные методы используются для защиты лесов от пожаров, болезней и насекомых-вредителей?

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-3)

1. Сформулируйте основные способы рационального использования охотничьих промысловых видов.
2. Перечислите основные способы рационального использования рыбных запасов.
3. Сформулируйте определения водных биологических ресурсов и их восстановления.

Задания для проверки общепрофессиональных компетенций (ОПК-14):

1. Проанализируйте состояние рыбных запасов и промысла рыб в России.
2. Проанализируйте промысел видов млекопитающих и их межгодовую динамику в России.
3. Предложите основные способы рационального использования рыбных запасов.

ИНФОРМАЦИОННОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ И ИНТЕРНЕТ–РЕСУРСЫ

1. Аналитический ежегодник «Россия в окружающем мире» с 1998 по н/в. [Электронный ресурс]. – URL: www.rus-stat.ru
2. База данных по экологии [Электронный ресурс]. – URL: http://www.energosoftware.info/soft_ecolog.html
3. База данных ММЦ ИРИС [Электронный ресурс]. Международный маркетинговый центр. Экология. – URL: <http://database.imc-iris.com/request.php?cat=Ecology&page=1>
4. Виртуальная кафедра экологического образования и педагогики [Электронный ресурс]. МНЭПУ. – URL: <http://eop.narod.ru/>
5. Вода и экология: проблемы и решения [Электронный ресурс] – Электрон. журн. – URL: <http://www.wemag.ru/>
6. Гигиенические нормативы GegNorm v2.1 [Электронный ресурс]. – URL: <http://greede74.chat.ru:80/>
7. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды РФ» [Электронный ресурс]. – URL: www.mnr.gov.ru/regulatory/list.php?part=1101
8. Зелёный шлюз: путеводитель по экологическим ресурсам [Электронный ресурс]. – URL: <http://zelenyshluz.narod.ru/>
9. Информационные ресурсы по экологии [Электронный ресурс] Международный центр научной и технической информации. – URL: <http://www.icsti.ru/portal/rus/projects/index.php?m=projects&s=ecology>
10. Информационный портал [Электронный ресурс]: Охрана природы. Нормативно-правовая база. – URL: <http://www.battery.ru/>
11. Каталог по безопасности жизнедеятельности [Электронный ресурс]. – URL: <http://eun.chat.ru:80/>
12. Козлов Д.В. [Электронный ресурс]: Методические указания "Основы гидрофизики" / Московский государственный университет природообустройства, кафедра комплексного использования природных ресурсов. – URL: http://www.msuee.ru/html2/med_gidr/l3_4.html
13. Международный социально-экологический Союз [Электронный ресурс] – Центр координации и информации СоЭС. – Электронная библиотека. – URL: <http://www.seu.ru/cci/lib/>
14. Международный экологический форум [Электронный ресурс]. Сайт на англ. яз. – Режим доступа: <http://www.greenwaves.com/russian/>
15. Научно-информационный портал ВИНТИ [Электронный ресурс] сайт Всероссийского института научной и технической информации. – URL: <http://science.viniti.ru/>
16. Общественный экологический Internet-проект EcoLife [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.ecolife.org.ua/>
17. Природообустройства [Электронный ресурс]: МГУ, кафедра комплексного использования водных ресурсов. – URL: http://www.msuee.ru/html2/med_gidr/l6.html

18. Томская экологическая страница. Электронная база данных «Экология». – URL: <http://www.ecology.tomsk.ru/res/EK/>
19. Радиоактивное загрязнение населенных пунктов РФ. Материалы по чернобыльской аварии [Электронный ресурс]: Институт Проблем безопасного развития атомной энергетики. – URL: <http://www.ibrae.ac.ru/>
20. Радиоактивные отходы и их переработка. [Электронный ресурс]: URL: <http://nuclearwaste.report.ru/>
21. Справочно-информационный географический портал [Электронный ресурс] сайт Ойкумена – URL: <http://www.geo-site.ru/>
22. Система добровольной сертификации «Зеленые стандарты» [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.mnr.gov.ru/greenstandarts/detail.php?ID+1185&pri>
23. Центр охраны дикой природы. [Электронный ресурс] – Электрон. журн. Режим доступа к журналу: <http://biodiversity.ru/>
24. Электронные информационные ресурсы ГПНТБ России по экологии [Электронный ресурс]. – URL: <http://ecology.gpntb.ru/ecolibrary/>
25. Экопортал. Вся экология [Электронный ресурс]. – URL: http://ecoportal.su/wastet.php?wastet_id=2075
26. Экология: навигатор по информационным ресурсам [Электронный ресурс]. – URL: http://www.spsl.nsc.ru/win/nelbib/ecolos/ecol_databases.htm
27. Экология. Навигатор по информационным ресурсам [Электронный ресурс] ГПНТБ СО РАН – URL: <http://www.spsl.nsc.ru/win/nelbib/ecolos/index.htm>
28. Экология и жизнь [Электронный ресурс] – Электрон. журн. URL: <http://www.ecolife.ru/>
29. Элементы большой науки [Электронный ресурс]: новости науки. – URL: <http://elementy.ru/news>
30. Электронная библиотека Razym.ru [Электронный ресурс]. – URL: <http://razym.ru/naukaobraz/>
31. The Nature Conservancy [Электронный ресурс]: сайт на англ. яз. – URL: <http://nature.org/>
32. Report.ru Экологическая безопасность [Электронный ресурс]. – URL: <http://environmentalsecurity.report.ru/>
33. Экологическая геохимия [Электронный ресурс]: Электрон. экологическая библиотека. Сайт на англ. яз. – URL: <http://ecology.iem.ac.ru/>
34. Экологические проекты в России [Электронный ресурс]: Информационная система по проектам, финансируемым неправительственными организациями в области экологии, охраны окружающей среды и сохранения биоразнообразия на территории Российской Федерации. – URL: <http://www.ecoprojects.ru/>
35. BetterWorldBooks [Электронный ресурс]: вопросы альтернативных технологий по вопросам загрязнения окружающей среды. Сайт на англ. яз. – URL: <http://www.betterworld.com/>

36. Ozone Depletion [Электронный ресурс]: литература по исследованию проблем озоновых дыры. Сайт на англ. яз. – URL: <http://www.faqs.org/faqs/ozone-depletion/>

37. Food and Agriculture Organization of the United Nations [Электронный ресурс]: на англ. яз. – URL: <http://www.fao.org/>

38. Natural Environment Research Council (NERC) [Электронный ресурс]: на англ. яз. – URL: <http://www.nerc.ac.uk>

39. United Nations Environment Programme [Электронный ресурс]: сайт портала ЮНЕП по состоянию окружающей среды на англ. яз. – URL: <http://geodata.grid.unep.ch>

40. World resources institute [Электронный ресурс]: сайт Института мировых ресурсов на англ. яз. – URL: <http://earthtrends.wri.org>

ПРИМЕРНЫЕ ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЕ ВОПРОСЫ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

1. Предмет экологии и ее место в системе наук.
2. История развития экологии.
3. Методы экологических исследований. Экологический мониторинг: виды, цели, задачи.
4. Понятие об экологическом кризисе, его проявление на современном этапе, пути выхода из кризиса.
5. Понятие о природных ресурсах и их эколого-экономическая классификация. Роль природных ресурсов в экономическом развитии.
6. Экологические факторы. Классификация экологических факторов.
7. Общие закономерности действия факторов среды на организмы. Законы Либиха и Шелфорда и их обобщение
8. Взаимодействие экологических факторов. Закон Митчерлиха-Тинемана-Бауле, закон «снижения энергетической эффективности природопользования» и закон «падения природно-ресурсного потенциала» – их экологическая взаимообусловленность.
9. Механизмы адаптации организмов к воздействию среды. Правило двух уровней адаптации.
10. Понятие об условиях существования и ресурсах. Классификация ресурсов по Тилману.
11. Температура как абиотический фактор. Температурные пороги жизни.
12. Экотермность и эндотермность организмов, их адаптивные преимущества и недостатки.
13. Механизмы устойчивости организмов к перегреву и переохлаждению.
14. Влажность как экологический фактор. Влияние влажности на распространение организмов.
15. Вода как лимитирующий экологический фактор. Эвапотранспирация. Правило Глоджера. Климаграммы. Газовый состав природных вод и рН.
16. Водно-солевой обмен у водных организмов.
17. Свет как абиотический фактор. Фототропизм и фототаксис организмов.
18. Газообмен в водной среде: принцип водного дыхания; адаптации к изменениям содержания кислорода в одной среде.
19. Газообмен в воздушной среде: принципы воздушного дыхания, приспособления к гипоксии.
20. Водная среда обитания. Адаптации гидробионтов к условиям жизни в водной среде.
21. Экологическая зональность морских и пресных водоемов.
22. Температурная стратификация атмосферы.
23. Тепловой баланс Земли. Парниковый эффект.
24. Особенности наземно-воздушной среды жизни, основные адаптации организмов к обитанию на суше.

25. Циркуляция атмосферы. Роль озонового слоя атмосферы и принципы его разрушения.
26. Кислотные дожди. Фотохимический смог.
27. Почва как среда обитания. Понятие о плодородии. Почвенные горизонты. Органическая часть почвы. Факторы почвообразования.
28. Явление фотопериодизма. Суточные и сезонные биологические ритмы.
29. Понятие популяции в экологии. Популяция как биологическая система. Границы популяций.
30. Статические характеристики популяций и методы их оценки.
31. Пространственная структура популяций.
32. Демографическая структура популяций.
33. Динамические характеристики популяций.
34. Динамика численности популяций. Представления о модифицирующих и регулирующих факторах.
35. Общие принципы популяционного гомеостаза.
36. Типы межпопуляционных взаимодействий и их роль в эволюции видов.
37. Конкуренция и ее роль в природе. Условия сосуществования потенциальных конкурентов. Принцип конкурентного исключения Н.Ф. Гаузе.
38. Экологические особенности связей «хищник-жертва».
39. Формы мутуализма и его роль в природе.
40. Экологическая ниша. История развития понятия, одномерная и многомерная, Фундаментальная и реализованная ниши.
41. Видовое разнообразие как интегральная характеристика видовой структуры. Выровненность (эквитабельность) видов.
42. Индексы видового разнообразия (Шеннона и Симпсона), их математические свойства и экологическая интерпретация.
43. Биоценозы, структура биоценозов.
44. Видовая структура биотического сообщества. Индекс доминирования Симпсона. Эдификаторы и видовое ядро в сообществе.
45. Виды связей в биоценозах: трофические, топические, форические, фабрические.
46. Экологические стратегии видов в биоценозе. Эколо-ценотические стратегии у растений
47. Понятия экосистемы и биогеоценоза. Функциональные блоки экосистем.
48. Трофические отношения и пищевые сети в природе.
49. Биологическая продуктивность. Типы продукции.
50. Механизмы экологических сукцессий. Первичные и вторичные сукцессии.
51. Особенности экосистем на пионерных и климаксных стадиях сукцессии.
52. Понятие о биогеохимических циклах. Циклы углерода, азота, серы и фосфора.
53. Рациональное использование и охрана земельных ресурсов.
54. Рациональное использование и охрана водных ресурсов.

- 55. Рациональное использование и охрана минеральных ресурсов.
- 56. Рациональное использование и охрана биологических ресурсов.
- 57. Концепция устойчивого развития. Рациональное природопользование как основа устойчивого развития регионов.
- 58. Экологическая ниша. Одномерная, многомерная, фундаментальная и реализованная ниши.

ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Бродский, А.К. Общая экология: учебник / А.К. Бродский. – М.: Академия, 2010. – 256 с.
2. Бродский, А.К. Биоразнообразие: учебник / А.К. Бродский. – М.: Академия, 2012. – 206 с.
3. Голубев, Г.Н. Основы геоэкологии: учебник / Г.Н. Голубев. – М.: КНОРУС, 2011. – 352 с.
4. Гордиенко, В.А. Экология (учебное пособие) / В.А. Гордиенко, К.В. Показеев и др. – М.: Лань, 2014. – 640 с.
5. Государственный доклад «О состоянии минерально-сырьевых ресурсов Российской Федерации в 2014 году» / под ред. Е.А. Киселева. – М.: Минерал-Инфо. – 2015 – 319 с. Электронный источник: Сайт Министерства природных ресурсов и экологии РФ. URL: http://www.mnr.gov.ru/upload/iblock/331/dokl_14.pdf
6. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2015 году» – М.: Минприроды России; НИА-Природа. – 2016. – С. 91–164. Электронный источник: Сайт Министерства природных ресурсов и экологии РФ. URL: <http://www.mnr.gov.ru/gosdoklad-eco-2015/environmental-management.html>.
7. Доклад "Состояние окружающей среды и природных ресурсов Нижегородской области в 2015 году". Раздел: Недропользование / Министерство экологии и природных ресурсов Нижегородской области – С. 70–74. Электронный источник: Сайт Министерства природных ресурсов и экологии РФ. Режим доступа: http://www.mineco-nn.ru/File/okr_sreda/doklad_2015-ilovepdf-compressed.pdf.
8. Доклад "Состояние окружающей среды и природных ресурсов Нижегородской области в 2016 году" / Министерство экологии и природных ресурсов Нижегородской области. Электронный источник: Сайт Минэкологии Нижегородской области. URL: http://www.mineco-nn.ru/File/doklad_2016/04_Nedropolzovanie.doc
9. Захваткин, Ю.А. Основы общей и сельскохозяйственной экологии / Ю.А. Захваткин. – М: ЛИБРОКОМ, 2013. – 352 с.
10. Короновский, Н.В. Геоэкология: учеб. пособие / Н.В. Короновский, Г.В. Брянцева, Н.А. Ясаманов. – 2-е изд., стер. – М.: Академия, 2013. – 384 с.
11. Марфенин, Н.Н. Экология: учебник / Н.Н. Марфенин. – М.: Академия, 2012. – 512 с.
12. Степановских, А. С. Прикладная экология. Охрана окружающей среды учебник для студ. вузов, обуч. по экол. спец. / А.С. Степановских. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2003. – 751 с.
13. Химия окружающей среды: Учеб. пособие для студ. вузов / Под ред. Т.И. Хаханиной. – М.: Юрайт: Высшее образование, 2010. – 129 с.

14. Чернова, Н.М. Общая экология: учебник для вузов / Н.М. Чернова, А.М. Былова. – М.: Дрофа, 2004. – 417 с.
15. Шилов, И. А. Экология: учебник / И.А. Шилов. – М.: Юрайт, 2013. – 512 с.

Дополнительная

1. Анисимов, А.П. Экологическое право России: учебник для студ. вузов / А.П. Анисимов, А.Я. Рыженков, А.Е. Черноморец. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Юрайт, 2011. – 510 с.
2. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд – М.: Мир. 1989. –Т. 1. – 667 с. – Т. 2. – 477 с.
3. Бобович, Б.Б. Управление отходами / Б.Б. Бобович. – М.: Инфра-М., 2013. – 88 с.
4. Бродский, А.К. Общая экология / А.К. Бродский. – М.: Академия, 2010. – 256 с.
5. Гелашвили, Д.Б. Общая экология (вопросы, ответы, тесты) / Д.Б. Гелашвили, Е.Б. Романова, И.С. Макеев. – Нижний Новгород: ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2013. – 303 с.
6. Гиляров, А.М. Популяционная экология / А.М. Гиляров. – М.: МГУ, 1990. – 192 с.
7. Коробкин, В.И. Экология: учебник /В.И. Коробкин, Л.В. Передельский. – Ростов н/Д: Феникс, 2005. – 576 с.
8. Куприянова, Е.А. Экологическое право: учеб. пособие для студ. вузов, в 2 ч. / Е.А. Куприянова, А. А. Туманов. – Мурманск: МГТУ, 2011. – 290 с.
9. Маринченко, А.В. Экология: учеб. пособие для студ. вузов / А.В. Маринченко. – 3-е изд., перераб. и доп. – М. : Дашков и К, 2009. – 328 с.
10. Марфенин, Н.Н. Устойчивое развитие человечества: Учебник / Н.Н. Марфенин. – М.: МГУ, 2006. – 624 с.
11. Миркин, Б.М. Основы общей экологии / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. – М.: Университетская книга, 2005. – 240 с.
12. Николайкин, Н.И. Экология: учеб. для вузов, 3-е изд./ Н.И. Николайкин, Н.Е. Николайкина, О.П. Мелехова. – М.: Дрофа, 2004. – 624 с.
13. Об отходах производства и потребления: федеральный закон (№-89 ФЗ от 26.04.1998 г.). – М.: ДЕАН, 2012. – 24 с.
14. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 329 с. – Т. 2.–376 с.
15. Основы общей экологии и защита биосферы: учеб. пособ. / Л.А. Черновский, О.М. Бонина, Е.А. Удальцов. – Новосибирск, 2009. – 179 с.
16. Основы экологии и охраны природы: учебник / Под ред. А.П. Арзамасцева. – М.: Медицина, 2008. – 416 с.

17. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
18. Рациональное использование природных ресурсов и охрана природы [: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / В.М. Константинов, В.М. Галушин, И.А. Жигарев, Ю.Б. Челидзе. – М.: Академия, 2009. – 272 с.
19. Редина, М.М. Нормирование и снижение загрязнения окружающей среды / М.М. Редина, А.П. Хаустов. – М.: Юрайт, 2014. – 432 с.
20. Розенберг, Г.С. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Учебн. пособие. / Г.С. Розенберг, Д.П. Мозговой, Д.Б. Гелашвили. – Самара: Самарский научный центр РАН, 1999. – 396 с.
21. Садовникова, Л. К. Экология и охрана окружающей среды при химическом загрязнении / Л.К. Садовникова. – М.: Высшая школа, 2008. – 336 с.
22. Саркисов, О.Р. Экологическая безопасность и эколого-правовые проблемы в области загрязнения окружающей среды / О.Р. Саркисов. – М.: Юнити-Дана, 2012. – 232 с.
23. Степановских, А.С. Общая экология: учебник / А.С. Степановских. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2005. – 687 с.
24. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс. 1980. – 328 с.
25. Экология Нижнего Новгорода: монография / Д.Б. Гелашвили, Е.В. Копосов, Л.А. Лаптев; Под общей редакцией Д.Б. Гелашвили. – Нижний Новгород: ННГАСУ, 20012. – 530 с.
26. Экология и рациональное природопользование: учебное пособие / Под ред. Я.Д. Вишнякова. – М.: Академия, 2013. – 384 с.

Давид Бежанович **Гелашвили**
Елена Борисовна **Романова**
Игорь Серафимович **Макеев**

ЭКОЛОГИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

(учебные вопросы, конспекты ответов, оценочные средства)

Учебно-методическое пособие

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«Национальный исследовательский Нижегородский государственный
университет им. Н.И. Лобачевского».
603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23.

Формат 60x84 1/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура Таймс.
Усл. печ. л. . Заказ №.....Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии Нижегородского госуниверситета
им. Н.И. Лобачевского
603600, г. Нижний Новгород, ул. Большая Покровская, 37.