BASIC ECOLOGY

Eugene P. Odum
Calloway Professor of Ecology
and Director of the Institute of Ecology
University of Georgia

Saunders College Publishing
Philadelphia New York Chicago
San Francisco Montreal Toronto
London Sydney Tokyo Mexico City
Rio de Janeiro Madrid

Ю. Одум

ЭКОЛОГИЯ 1

В двух томах

Перевод с английского
Ю. М. Фролова

под редакцией
академика В. Е. Соколова

Москва «Мир» 1986

ББК 28.081
О44
УДК 577.4

Одум Ю.

О44 **Экология:** В 2-х т. Т. 1. Пер. с англ. — М.: Мир, 1986. — 328 с., ил.

Книга известного американского ученого представляет собой теоретическое руководство по экологии. На русском языке выходит в двух томах. Первый том охватывает 5 глав, в которых в свете новейших достижений рассматриваются концепции и классификации экосистем, их возникновение и эволюция, энергетическая характеристика, а также связь экологических тенденций развития с развитием человеческого общества.

Для всех, интересующихся проблемами использования природных ресурсов и охраны окружающей среды, биологов разных специальностей, студентов и преподавателей биологических вузов.

О $\frac{2001050000-222}{041(01)-86}$ — 133—86, ч. 1

ББК 28.081

Редакция литературы по биологии

Юджин П. Одум

ЭКОЛОГИЯ

Научный редактор М. Б. Николаева. Мл. редактор Н. Ю. Плавинская. Художник В. С. Стуликов. Художественный редактор Л. М. Кузнецова. Технический редактор А. Л. Гулина. Корректор Н. В. Андреева.

ИБ № 5491

Сдано в набор 17.10.85. Подписано к печати 1.04.86. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типографская № 1. Печать высокая. Гарнитура обыкновенная. Объем бум. л. 10,25. Усл. печ. л. 20,5. Усл. кр.-отт. 20,50. Уч. изд. л. 21,41. Изд. № 4/4135. Тираж 13 500 экз. Зак. 1383. Цена 1 р. 90 к.

Издательство «МИР». 129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2.

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 113105, Нагатинская, 1

© 1983 by CBS College Publishing. All rights reserved. Printed in the United States of America.
© перевод на русский язык, «Мир», 1986.

Предисловие редактора перевода

Предлагаемая книга Ю. Одума заметно отличается от известных советскому читателю «Основ экологии», выпущенных издательством «Мир» в 1975 г. Первая книга содержала развернутое изложение фундаментальных представлений экологии, дополненное широким описанием основных типов экосистем. Небольшая по объему, но четко акцентированная часть текста представляла собой в сущности отклик на взрыв общественного интереса к словам «экология» и «окружающая среда». Оценивать эту книгу нужно было в первую очередь с точки зрения биологического содержания.

С новым вариантом дело обстоит много сложнее. Автор пишет, что книга предназначена в основном для студентов и начинающих исследователей. Тем не менее написана она больше в манере школьного учебника, поскольку экологический (в традиционном, узком, профессиональном смысле) материал представлен так, что система знаний выглядит безукоризненно стройной, а неясные и противоречивые аспекты — второстепенными и непринципиальными. Автор очень четко изложил, какой при определенном подходе могла бы быть традиционная, в биологическом понимании, экология. Соответствующий материал очень нужен и интересен. При современном широком развитии конкретных исследований общие аспекты науки часто мало занимают исследователей, поэтому к одним и тем же результатам ценой больших усилий приходят, например, ихтиологи и энтомологи. Нет сомнения, что знакомство с последовательным изложением основ общей экологии полезно каждому исследователю конкретной задачи. Книга Одума ценна еще и тем, что она содержит большой фактический материал, собранный преимущественно американскими экологами. Таким об-

разом, читатель имеет возможность познакомиться с подходами, методами и результатами работ американских коллег.

В то же время приходится отметить, что слабое знакомство автора с работами русских и советских ученых обедняет содержательную сторону книги. Так, например, работы В. И. Вернадского цитируются по изложению Дж. И. Хатчинсона. Суждения о биосфере такого замечательного ученого, как Хатчинсон, безусловно интересны, но они носят более частный характер, а в данном случае это просто наука «из вторых рук». В результате автор предлагаемой книги, хоть и ссылается на статью Вернадского о ноосфере, но все его общие суждения одновременно основываются на множестве исследований по экономике, энергетике, футурологии и т. д. вне связи с утверждением Вернадского о роли именно разумной деятельности человека.

Читателю также полезно иметь в виду, что утверждение автора об эквивалентности понятий экосистемы и биогеоценоза, с нашей точки зрения, не совсем верно. Экосистема в конкретном исследовании — это удобный объект с более или менее произвольным набором компонентов. Одно из важнейших понятий биогеоценологии — представление о биогеоценозе как о функциональной и пространственной единице биосферы. Очевидно, что именно во втором случае есть надежда выявить естественный природный объект, равно важный для экологии, геохимии и географии.

До сих пор, обсуждая книгу Ю. Одума, мы говорили об экологии как о биологической дисциплине. Точка зрения автора, однако, резко от этого отличается. По Одуму, экология — это междисциплинарная область знаний, это наука об устройстве многоуровневых систем в природе, обществе и об их взаимодействии. Такое понимание объекта и содержания экологии соответствует, безусловно, широкому общественному интересу к этим вопросам в том виде, как он проявляется на Западе. По Одуму получается, что все, что́ в природе, — выглядит разумно, целесообразно и энергетически эффективно (в конце концов). Развитие же общества грозит конфликтом с природой и опасно само по себе, поэтому в развитие общества нужно заложить принципы экологической сукцессии. Становится понятным, почему биологическое содержание книги дано так, что у науки нет принципиальных затруднений — идеал не может быть двусмысленным. Междисциплинарный объект объединяется здесь одной идеей — идеей системного подхода. Иногда приходится читать о преимуществах системного подхода перед всеми другими способами научного исследования. Автор книги пишет, что разумно естественное сочетание «редукционизма и системного подхода», причем системный подход отражает холистическую точку зрения. Все же Одум не сомневается в существовании четких и однозначных уровней, организованных в

иерархическую систему. В книге не исследуется, каким образом и из каких уровней устроена природа. Эти уровни даются готовыми, поэтому приходится констатировать, что в данном случае системный подход — это предвзятый подход. Более того, этот подход здесь претендует на описание общих законов развития природы и общества, с чем согласиться нельзя. Нужно также заметить, что соответствие между процессами в природе и обществе устанавливается автором на уровне поверхностных аналогий, но не общих механизмов. И это понятно, так как основа социальных отношений в любой конкретной среде — это отношения людей в процессе труда, но не потоки капитала, энергии и т. д. Тем не менее соответствующие разделы весьма интересны и полезны, так как содержат много сведений о конкретных работах в разных аспектах взаимоотношения природы и хозяйственной деятельности людей.

В книге Ю. Одума подробно рассматриваются как причины общественного интереса к проблемам окружающей среды, так и ответ ученых на этот интерес. В этом смысле книга очень современна, и издательство «Мир» предприняло ее перевод весьма своевременно. Ее с интересом прочтут не только профессионалы-экологи, но и представители других научных дисциплин, занимающиеся конкретными вопросами взаимодействия природы и общества. При этом не хотелось бы, чтобы каждый профессионал считал, что в областях науки, соседних с рассмотренными автором, все описано безукоризненно. Книга сложная и противоречивая, как сложно и противоречиво в настоящее время взаимодействие природы и техники.

В. Е. Соколов

Предисловие

Я полагал, что основательно пересмотренное третье издание книги «Основы экологии», вышедшей в 1971 г., будет последним. Как правило, при переиздании учебники начинают страдать «синдромом динозавра»: они становятся все более толстыми, все более энциклопедичными и все менее полезными для студентов, особенно начинающих. Затем, как доисторические монстры, они вымирают. Чтобы избежать этой судьбы, мы с издателем решили, что я подготовлю менее подробную книгу с новым названием, пригодную в качестве учебника для курса, длящегося один семестр или одну четверть. А позже мы переиздадим с дополнениями и исправлениями «Основы экологии».

«Экология» — это первая часть «Основ экологии», дополненная новыми сведениями и в большой мере переписанная заново в свете новых открытий и возросшего в 70-х годах интереса общества к проблемам окружающей среды. Иллюстрируя основные принципы экологии, я специально старался подбирать новые примеры, имеющие отношение к деятельности человека. Этот подход должен сделать экологию более интересной и захватывающей. Вторая часть «Основ» сжата и включена в эту книгу в качестве приложения, озаглавленного «Основные типы природных экосистем биосферы».

Как и в других моих книгах, при изложении любого материала я руководствуюсь принципом: «от целого к части». Правда, таким образом делается ударение на экосистемном уровне организации, но значение популяционной экологии ни в коем случае не преуменьшается: ее вопросы подробно освещены в двух главах, рассматривающих популяции и сообщества. Студенты младших курсов вряд ли найдут время для ознакомления со множеством

оригинальных работ и литературой для дополнительного чтения, которая включена в каждый раздел, но если преподаватель потребует рефераты по тем или иным вопросам, то эти ссылки на литературу не окажутся бесполезными.

За последнее десятилетие экология становится все более и более цельной дисциплиной, которая связывает естественные и гуманитарные науки. Сохраняя свои крепкие корни в биологических науках, она уже не может быть отнесена целиком только к ним. Экология — точная наука в том смысле, что она использует концепции, методы и приборы математики, химии, физики и других естественных наук. Но в то же время она — гуманитарная наука, так как на структуру и функцию экосистем очень сильно влияет поведение человека. Как интегрированная и естественная наука экология с огромным успехом может быть применена к практической деятельности человека, поскольку для ситуаций, складывающихся в реальном мире, почти всегда характерны два аспекта: естественнонаучный и социальный (экономический и политический). Эти два аспекта нельзя рассматривать в отрыве друг от друга, если мы хотим найти долговременные решения критических проблем.

Как и предыдущие, эта моя книга в очень большой степени обязана своим появлением студентам и коллегам, которые были связаны с Экологическим институтом штата Джорджия за последние три десятилетия. Не буду перечислять поименно всех, потому что такой список занял бы несколько страниц.

Когда дело касается энергетического баланса и окружающей среды, во всем мире не найдется более опытного и более оригинального по своему мышлению специалиста, чем мой брат, Г. Т. Одум. Разделы, касающиеся энергетики (особенно гл. 3), отражают сильное влияние его идей на мое мышление. Я обязан также моему сыну У. Ю. Одуму, преподающему науку об окружающей среде в университете шт. Вирджиния. Я использовал полученные им результаты, и, кроме того, он и его коллеги активно помогали мне подобрать материал, который заинтересовал бы современное поколение студентов.

Я никогда не смог бы взяться за еще один пересмотр этого сложного предмета, развивающегося и меняющегося чуть ли не ежедневно в своем охвате и относительной важности тех или иных сторон, если бы не встретил понимания и одобрения со стороны моей жены Марты-Энн. Она помогла мне и в составлении предметного указателя, который мы считаем важной частью книги, так как он может служить и словарем.

Приношу особую благодарность миссис Дж. Форстон за ее упорную работу над рукописью. Она никогда не выказывала неудовольствия, если приходилось заново полностью перепечатывать какую-либо главу.

Я высоко ценю готовность помочь, преданность делу и терпение сотрудников издательства «Сондерс», особенно редакторов М. Брауна и Л. Джерси, помощника редактора М. М. Керриган и художника Т. Мэллона.

Содержание книги в немалой степени сложилось под влиянием ценных предложений рецензентов из академических кругов, особенно П. Рича, Н. Маршалла, Д. Стерна, Э. Дж. Трамера, Ф. Трамы, Г. Джиллиса, Р. Андерсона, Э. П. Ковича и С. Карпентера.

Юджин П. Одум.

ГЛАВА 1

Введение: предмет экологии

1. Отношение экологии к другим наукам и ее значение для цивилизации

Слово «экология» образовано от греческого «ойкос», что означает дом, и «логос» — наука. Таким образом, изучение нашего «природного дома» охватывает изучение всех живущих в нем организмов и всех функциональных процессов, делающих этот «дом» пригодным для жизни. В буквальном смысле экология — это наука об организмах «у себя дома», наука, в которой особое внимание уделяется «совокупности или характеру связей между организмами и окружающей их средой», если воспользоваться одним из определений из полного словаря Уэбстера.

Слово «экономика» (от греч. oikonomikē[1]) также образовано от греческого корня «ойкос» и буквально означает искусство ведения домашнего хозяйства; следовательно, экология и экономика должны идти рука об руку. К сожалению, многие считают экологов и экономистов противниками с непримиримыми взглядами. Позже мы рассмотрим разногласия между ними, возникающие из-за того, что специалисты в области каждой из этих дисциплин слишком узко смотрят на свой предмет, а также узнаем о попытках навести мосты между ними.

Экология приобрела практический интерес еще на заре развития человечества. В примитивном обществе каждый индивидуум, для того чтобы выжить, должен был иметь определенные знания об окружающей его среде, т. е. о силах природы, растениях и животных. Можно сказать, что цивилизация возникла тогда, когда человек научился использовать огонь и другие средства и орудия, позволявшие ему изменять среду своего обитания. Благодаря достижениям техники мы теперь, казалось бы, меньше зависим от природы в своих насущных потребностях и поэтому склонны забывать, что зависимость эта сохранилась. К тому же в любых политико-экономических системах ценятся в основном вещи, из-

готовленные человеком для нужд прежде всего отдельного человека, но придается мало значения материальным благам и услугам, которые предоставляет сама природа человечеству в целом. Пока не наступит какой-либо кризис, мы склонны принимать эти даровые блага и услуги природы как нечто само собой разумеющееся; нам кажется, что они никогда не иссякнут или что их смогут заменить технические изобретения, хотя опыт свидетельствует, что это не так.

Парадокс заключается в том, что индустриально развитые страны добились процветания, временно освободив человека от подчинения законам природы, используя конечный и быстро исчерпываемый запас горючих ископаемых, накопленный самой природой. И все же цивилизация продолжает зависеть от окружающей среды, причем не только от энергетических и материальных ресурсов, но и от ее жизненно важных процессов, таких, как круговороты воздуха и воды. Основные законы природы не потеряли своей силы; с ростом численности населения и с грандиознейшим увеличением масштабов потребления энергии, расширившими наши возможности воздействия на окружающую среду, изменилось лишь относительное значение этих законов и усложнилась зависимость от них человека. И теперь сохранение цивилизации зависит от наших знаний о природе и разумных действий, направленных на сохранение и улучшение окружающей среды посредством гармоничного, а не разрушительного вмешательства.

Подобно всем другим областям знания, экология развивалась непрерывно, но неравномерно на протяжении истории человечества. Труды Гиппократа, Аристотеля и других древнегреческих философов содержат сведения явно экологического характера. Однако греки не пользовались термином «экология». Этот термин появился недавно и был предложен немецким биологом Эрнстом Геккелем (Ernst Haeckel) в 1869 г. До него многие великие деятели «биологического Возрождения» XVIII—XIX веков внесли свой вклад в эту область, не применяя слова «экология». Например, в начале XVIII в. Антон ван Левенгук, более известный как один из первых микроскопистов, был также пионером в изучении пищевых цепей и регуляции численности организмов (Egerton, 1968), а по сочинениям английского ботаника Ричарда Брэдли (Richard Bradley) видно, что он имел четкое представление о биологической продуктивности (Egerton, 1969). Изучение этих вопросов составляет важные направления в современной экологии.

Как признанная самостоятельная научная дисциплина экология возникла около 1900 года, но ее название «экология» вошло в общий лексикон лишь в последнее десятилетие. Сначала исследователи проводили резкую грань между экологией растений и экологией животных, но концепция биотического сообщества Ф. Клементса (F. Clements) и В. Шелфорда (V. Shelford), кон-

цепции пищевых цепей и круговорота веществ, разработанные Р. Линдеманом и Дж. Хатчинсоном (R. Lindeman, G. Hutchinson), а также исследования озерных систем, проведенные Э. Бирджем, Чонси Джудеем (E. Birge, Ch. Juday) и многими другими, помогли создать теоретическую основу общей экологии. В дальнейшем мы будем нередко ссылаться на труды этих пионеров в области экологии.

Движение, которое лучше всего назвать как «всеобщая озабоченность проблемами окружающей среды», внезапно развернулось в течение двух лет, с 1968 по 1970 г. Казалось, все вдруг заинтересовались загрязнением среды, окружающей природой, ростом народонаселения, вопросами потребления пищи и энергии. Об этом свидетельствовали подробные материалы по проблемам окружающей среды в широкой прессе. Рост общественного интереса оказал глубокое влияние на академическую экологию. До 1970 г. на экологию смотрели главным образом лишь как на одно из подразделений биологии. Экологи входили в штат биологических факультетов, курсы экологии, как правило, имелись только в программе подготовки биологов. Хотя и сейчас экология уходит своими корнями в биологию, она уже вышла из ее рамок, оформившись в принципиально новую интегрированную дисциплину, связывающую физические и биологические явления и образующую мост между естественными и общественными науками (Odum, 1977). Во многих колледжах теперь имеются курсы экологии, предназначенные для всех студентов, организованы отдельные кафедры или институты экологии. В некоторых крупных университетах введены междисциплинарные квалификационные степени по экологии. По мере расширения круга проблем, которыми занимается экология, углублялось изучение вопросов, касающихся взаимодействия особей и видов между собой и использования ими ресурсов. Многие основные концепции, в которых сформулирован «эволюционный подход» к экологии, были впервые выдвинуты покойным Робертом Мак-Артуром (см. гл. 6 и 7).

2. Иерархия уровней организации

Вероятно, лучше всего можно определить содержание современной экологии, исходя из концепции уровней организации, которые составляют своеобразный «биологический спектр», как это показано на рис. 1.1. Сообщество, популяция, организм, орган, клетка и ген — основные уровни организации жизни; на рис. 1 они расположены в иерархическом порядке — от крупных систем к малым. Теоретически этот спектр уровней, как и спектр излучения или логарифмическая шкала, может быть продолжен до бесконечности в обе стороны. *Иерархия* — согласно словарю Уэбстера для студентов — это «расположение ступенчатым рядом». На каждой

ступени, или уровне, в результате взаимодействия с окружающей физической средой (энергией и веществом) возникают характерные функциональные системы. Под системой в соответствии с тем же словарем мы подразумеваем «упорядоченно взаимодействующие и взаимозависимые компоненты, образующие единое целое»; в соответствии с другой точкой зрения система — это «набор взаимосвязей, составляющий поддающуюся идентификации единицу, реальную или концептуальную» (Laszlo, Margenau, 1972). Системы, содержащие живые компоненты (биологические систе-

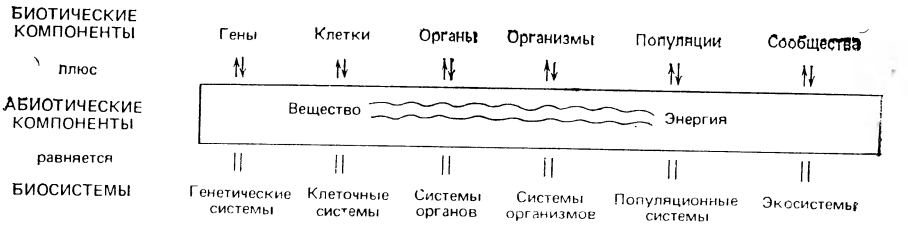


Рис. 1.1. Спектр уровней организации. Экология изучает уровни, находящиеся в правой части спектра, т. е. уровни организации от организмов до **экосистем.**

мы, или биосистемы), можно выделять или изучать на любом из уровней, показанных на рис. 1.1, или на любом промежуточном уровне, удобном или полезном для исследования. Например, системы «хозяин—паразит» или двухвидовая система взаимосвязанных организмов (скажем, сожительство гриба и водоросли, образующее лишайник) представляют собой промежуточные уровни между популяцией и сообществом.

Экология изучает главным образом те системы, которые расположены в правой части этого спектра, т. е. системы выше уровня организма. В экологии значение термина *популяция*, первоначально обозначавшего группу людей, расширено и обозначает группы особей любого вида организмов. Точно так же *сообщество* (иногда называемое еще биотическим сообществом) в экологическом смысле включает все популяции, занимающие данный участок. Сообщество и неживая среда функционируют совместно, образуя экологическую систему, или *экосистему*. Сообществу и экосистеме приблизительно соответствуют часто употребляемые в европейской и русской литературе термины *биоценоз* и *биогеоценоз* (буквально жизнь и земля, функционирующие вместе). *Биом* — удобный и широко используемый термин, обозначающий крупную региональную или субконтинентальную биосистему, характеризующуюся каким-либо основным типом растительности или другой характерной особенностью ландшафта, например биом лиственных лесов умеренного пояса. Самая крупная и наиболее

близкая к идеалу в смысле «самообеспечения» биологическая система, которую мы знаем, — это *биосфера*, или *экосфера*; она включает все живые организмы Земли, находящиеся во взаимодействии с физической средой Земли как единое целое, чтобы поддерживать эту систему в состоянии устойчивого равновесия, получая поток энергии от Солнца, ее источника, и переизлучая эту энергию в космическое пространство. Под *устойчивым равновесием* мы понимаем способность саморегулируемой системы возвращаться в исходное состояние по крайней мере после небольшого отклонения.

Иерархический подход дает удобную основу для подразделения и изучения сложных ситуаций или широких градиентов. Как указывал Новиков (Novikoff, 1945), эволюция Вселенной характеризуется и непрерывностью, и дискретностью. Развитие можно рассматривать как процесс непрерывный, поскольку оно состоит в нескончаемом изменении, но вместе с тем этот процесс дискретен, поскольку развитие проходит через ряд отдельных уровней организации. В гл. 3 будет показано, что организованность жизни поддерживается постоянным, но ступенчатым потоком энергии. Таким образом, деление ступенчатого ряда, или иерархии, на компоненты во многих случаях искусственно, но иногда такое деление может быть основано на естественных разрывах. Так как каждый уровень в спектре биосистемы «интегрирован», т. е. взаимосвязан с другими уровнями, здесь нельзя найти резких границ или разрывов в функциональном смысле. Их нет даже между организмом и популяцией. Например, организм, изолированный от популяции, не в состоянии жить долго, точно так же, как изолированный орган не может длительное время сохраняться как самоподдерживающаяся единица без своего организма. Подобным же образом сообщество не может существовать, если в нем не происходит круговорот веществ и в него не поступает энергия. Тот же аргумент можно привлечь для опровержения уже упоминавшегося неверного представления о том, будто бы человеческая цивилизация может существовать независимо от мира природы.

Более подробно теория иерархической организации рассматривается в работе Пэтти (Pattee, 1973).

3. Принцип эмерджентности

Важное следствие иерархической организации состоит в том, что по мере объединения компонентов, или подмножеств, в более крупные функциональные единицы, у этих новых единиц возникают новые свойства, отсутствовавшие на предыдущем уровне. Такие *качественно новые*, *эмерджентные*, свойства экологического уровня или экологической единицы нельзя предсказать, исходя из свойств компонентов, составляющих этот уровень или единицу.

Рассматриваемый нами принцип можно выразить иным способом, исходя из понятия о *несводимых свойствах*, суть которого заключается в том, что свойства целого невозможно свести к сумме свойств его частей. Хотя данные, полученные при изучении какого-либо уровня, помогают при изучении следующего, с их помощью никогда нельзя полностью объяснить явления, происходящие на этом следующем уровне; он должен быть изучен непосредственно.

Для иллюстрации принципа эмерджентности приведем два примера, один из физики, другой из экологии. Водород и кислород, соединяясь в определенном соотношении, образуют воду, жидкость, совершенно непохожую по своим свойствам на исходные газы. А определенные водоросли и кишечнополостные животные, эволюционируя совместно, образуют систему кораллового рифа, возникает эффективный механизм круговорота элементов питания, позволяющий такой комбинированной системе поддерживать высокую продуктивность в водах с очень низким содержанием этих элементов. Следовательно, фантастическая продуктивность и разнообразие коралловых рифов — эмерджентные свойства, характерные только для уровня рифового сообщества.

Фейблмен (Feibleman, 1954) считал, что при каждом объединении подмножеств в новое множество возникает по меньшей мере одно новое свойство. Солт (Salt, 1979) предлагает различать *эмерджентные свойства*, определение которых дано выше, и *совокупные свойства*, представляющие собой сумму свойств компонентов. И те и другие — свойства целого, но совокупные свойства не включают новых или уникальных особенностей, возникающих при функционировании системы как целого. Рождаемость — пример совокупного свойства, поскольку она представляет собой лишь сумму индивидуальных рождений за определенный период, выраженную в виде доли или процента общего числа особей в популяции. Эмерджентные свойства возникают в результате взаимодействия компонентов, а не в результате изменения природы этих компонентов. Части не «сплавляются», а интегрируются, обусловливая появление уникальных новых свойств. Саймон (Simon, 1973) показал математически, что интегрированные иерархические системы быстрее возникают из составляющих их частей, чем неиерархические системы, имеющие такое же число элементов; они также более пластичны в отношении к нарушениям. Теоретически если разложить иерархическую систему на субсистемы разного уровня, то последние могут продолжать взаимодействовать и снова организуются, достигая более высокого уровня сложности (Laszlo, 1972).

Саймон иллюстрирует эти концепции притчей о двух часовщиках. Один из них использует модульный подход, т. е. изготовляет стабильные блоки, из которых затем собирает часы; другой же

не использует такой иерархический подход. Если работа обоих часто прерывается телефонными звонками, то второй часовщик, возвращаясь на рабочее место, не сразу может приступить к дальнейшей сборке, так как неорганизованные детали легко рассыпаются. Первый часовщик скорее закончит свои часы, потому что помехи (нарушения) не так сильно отбрасывают назад его дело.

Некоторые признаки, естественно, становятся более сложными и изменчивыми, когда по иерархии уровней организации (рис. 1.1) продвигаешься слева направо, другие же, напротив, часто становятся менее сложными и менее изменчивыми. Поскольку на всех уровнях функционируют гомеостатические механизмы, а именно корректирующие и уравновешивающие процессы, действующие и противодействующие силы, амплитуда колебаний имеет тенденцию уменьшаться, когда мы переходим к рассмотрению более мелких единиц, функционирующих внутри крупных. Статистически разброс значений целого меньше суммы разброса частей. Например, интенсивность фотосинтеза лесного сообщества менее изменчива, чем интенсивность фотосинтеза у отдельных листьев или деревьев внутри сообщества; объясняется это тем, что если в одной части интенсивность фотосинтеза снижается, то в другой возможно его компенсаторное усиление. Если учесть эмерджентные свойства и усиление гомеостаза на каждом уровне, то станет ясно, что для изучения целого не обязательно знать все его компоненты. Это важный момент, поскольку некоторые исследователи считают, что не имеет смысла пытаться изучать сложные популяции и сообщества, не изучив досконально составляющие его более мелкие единицы. Напротив, изучение можно начать с любой точки спектра при условии, что учитывается не только изучаемый, но и соседние уровни, поскольку, как уже было сказано, некоторые свойства целого можно предсказать, исходя из свойств его частей (совокупные свойства), другие же нельзя (эмерджентные свойства). По мнению Паттена (Patten, 1978), идеальное изучение какого-либо уровня системы включает изучение трехчленной иерархии: системы, подсистемы (соседний нижний уровень) и надсистемы (следующий верхний уровень). Более подробно о возникновении качественно новых свойств описано в работах Хенле (Henle, 1942), Бергманна (Bergmann, 1944), Лоури (Lowry, 1974) и Эдсона и др. (Edson et al., 1981).

Каждый уровень биосистемы характеризуется собственными, присущими только ему свойствами, а кроме того, обладает суммой свойств входящих в него подсистем-компонентов. Хорошо известный принцип несводимости свойств целого к сумме свойств его частей должен служить первой рабочей заповедью экологов. Хотя философия науки всегда стремилась быть холистической, рассматривая явления в их целостности, в последние годы практика

науки становится все более редукционистской, пытаясь понять явления путем детального анализа все более и более мелких компонентов. Ласло и Марджено (Laszlo, Margenau, 1962) считают, что в истории науки редукционистский и холистический способы мышления неоднократно сменяли друг друга (другие пары терминов для этих противоположных философских подходов — редукционизм—конструкционизм и атомизм—холизм). Вполне возможно, что здесь, если можно так сказать, вступает в силу «закон уменьшающейся отдачи», так как интенсификация исследований в каком-либо одном из этих направлений неизбежно приводит затем к переключению на другое направление.

Редукционистский подход, преобладавший в науке и технике со времен Исаака Ньютона, дал много полезного. Так, исследования на клеточном и молекулярном уровнях создают прочную основу для решения в будущем проблем на организменном уровне, например проблем терапии и профилактики рака. Однако, проводя исследования только на клеточном уровне, мы не получим ответов на вопросы, связанные с благополучием или сохранением цивилизации; для этого необходимо понять высшие уровни организации, чтобы найти решения таких проблем, как излишний рост народонаселения, социальные беспорядки, загрязнение среды и другие формы «рака» общества и окружающей среды. И холистический, и редукционистский подходы следует использовать в равной мере, не противопоставляя их друг другу. Новая наука — экология — стремится к синтезу, а не к разделению. По-видимому, возрождение холистического подхода по крайней мере частично связано с неприязнью общества к ученому — узкому специалисту, который не может переключаться на решение крупномасштабных проблем, требующих неотложного рассмотрения. Эта точка зрения хорошо изложена в эссе историка Линн Уайт (White, 1980). В соответствии со сказанным выше мы будем обсуждать принципы экологии на уровне экосистемы, уделяя в то же время достаточно внимания таким подсистемам, как организм, популяция и сообщество, и такой надсистеме, как биосфера. Такова философская основа организации глав настоящей книги.

К счастью, в последнее десятилетие успехи техники позволили на количественном уровне изучать большие сложные системы, такие, как экосистемы. Метод меченых атомов, новые физико-химические методы (спектрометрия, колориметрия, хроматография), дистанционные методы зондирования, автоматический мониторинг, математическое моделирование, компьютерная техника послужили необходимыми для этого инструментами. Техника, разумеется, обоюдоострое оружие: она может быть как средством изучения целостности человека и природы, так и средством уничтожения того и другого.

4. О моделях

Если по уже изложенным причинам экология должна изучать уровень экосистемы, то какими же методами следует воспользоваться, чтобы постичь эту многообразную и сложную форму организации? Мы начнем изучение с описания упрощенных версий, охватывающих только самые важные, основные свойства и функции. Так как в науке упрощенные версии реального мира называют *моделями*, надо определить здесь это понятие.

Модель (по определению) — это абстрактное описание того или иного явления реального мира, позволяющее делать предсказания относительно этого явления. В своей простейшей форме модель может быть словесной или графической (неформализованной). Однако если мы хотим получить достаточно надежные количественные прогнозы, то модель должна быть статистической и строго математической (формализованной). Например, математическое выражение, описывающее изменения численности популяции насекомых и позволяющее предсказывать эту численность в любой момент времени, следует считать моделью, полезной с биологической точки зрения. А если рассматриваемую популяцию составляет вид-вредитель, то эта модель приобретает еще и экономическое значение.

Модели, созданные на ЭВМ, позволяют получать на выходе искомые характеристики при изменении параметров модели, добавлении новых или исключении старых. Иными словами, возможна «настройка» математической модели с помощью ЭВМ, позволяющая усовершенствовать ее, приблизив к реальному явлению. Наконец, модели очень полезны как средство интеграции всего того, что известно о моделируемой ситуации и, следовательно, для определения аспектов, нуждающихся в новых или уточненных исходных данных или же в новых теоретических подходах. Если модель не работает, т. е. плохо соответствует реальности, необходимые изменения или улучшения могут быть подсказаны ЭВМ. Если же оказывается, что модель точно имитирует действительность, то вы получаете неограниченные возможности для экспериментирования: в нее можно вводить новые факторы или возмущения, с тем чтобы выяснить их влияние на систему. Даже в случае не совсем точного соответствия модели реальному миру, что часто бывает на ранних стадиях ее разработки, модель все же остается крайне полезной для обучения и проведения исследовательских работ, поскольку она выделяет ключевые компоненты и взаимодействия, заслуживающие особого внимания.

Вопреки мнению многочисленных скептиков, с сомнением относящихся к моделированию сложной природы, можно утверждать, что информация даже об относительно небольшом числе пе-

ременных служит достаточной основой для построения эффективных моделей, поскольку каждое явление в значительной степени управляется или контролируется ключевыми, эмерджентными или интегративными, факторами, о которых говорилось в разд. 2 и 3. Уатт (Watt, 1963), например, утверждает, что «для построения удовлетворительных математических моделей не нужно необъятного количества информации об огромном множестве переменных». Математические аспекты моделирования рассматриваются

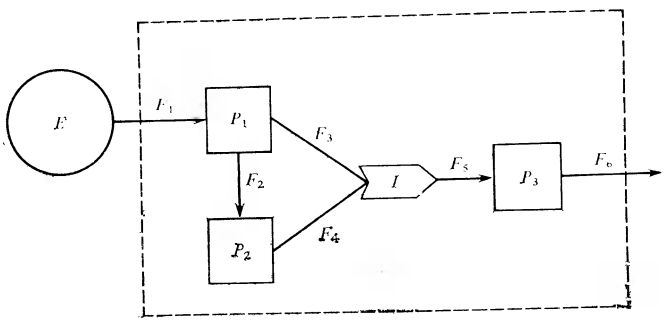


Рис. 1.2. Блоковая схема, на которой показаны четыре основных компонента, которые должны учитываться при моделировании экологических систем. E — движущая сила; P — свойства; F — потоки; I — взаимодействие.

в специальных учебниках, здесь же мы коснемся лишь самых «азов» этой дисциплины.

Моделирование обычно начинают с построения схемы, или графической модели, часто представляющей собой блок-схему (рис. 1.2). На рис. 1.2 буквами P_1 и P_2 обозначены два свойства, которые при взаимодействии (I) дают некое третье свойство P_3 (или влияют на него), когда система получает энергию от источника E. Обозначены также 5 направлений потоков вещества и энергии (F), из которых F_1 — вход, а F_6 — выход для системы как целого. Таким образом, в работающей модели экологической ситуации имеется как минимум четыре ингредиента или компонента, а именно: 1) источник энергии или другая внешняя *движущая сила*; 2) свойства, которые системоаналитики называют *переменными состояний*; 3) *направления потоков*, связывающих свойства между собой и с действующими силами через потоки энергии и вещества; и 4) взаимодействия или *функции взаимодействий* там, где взаимодействуют между собой силы и свойства, изменяя, усиливая или контролируя перемещения веществ и энергии или создавая эмерджентные свойства.

Блок-схема на рис. 1.2 может служить моделью образования смога в воздухе над Лос-Анджелесом. В этом случае P_1 изобра-

жает углеводороды, а P_2 — окислы азота, два типа химических соединений, содержащихся в выхлопных газах автомобилей. Под действием движущей силы — энергии солнечного света E — они реагируют между собой и дают смог P_3. В этом случае взаимодействие I оказывает синергический, усиливающий эффект, так как P_3 более опасен для здоровья людей, чем P_1 или P_2, действующие порознь.

Но рис. 1.2 может представлять и лугопастбищную экосистему, в которой P_1 — зеленые растения, превращающие солнечную

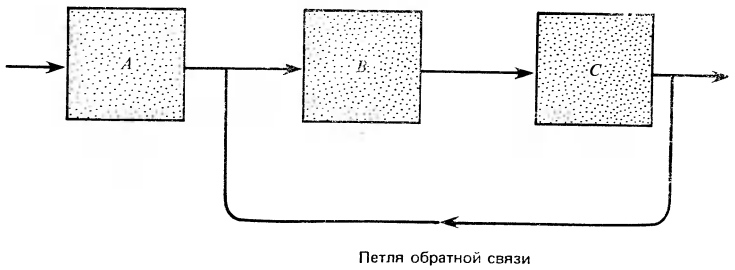


Рис. 1.3. Блоковая модель с петлей обратной связи (управляющей петлей), которая превращает линейную систему в частично замкнутую.

энергию E в пищу. В этом случае P_2 обозначает растительноядное животное, поедающее растения, а P_3 — всеядное животное, которое может питаться либо растительноядными, либо растениями. Тогда взаимодействие I может представлять несколько возможностей. Это может быть «случайный» переключатель, если наблюдения в реальном мире показали, что всеядное животное P_3 питается P_1 и P_2 без разбора в зависимости от их доступности. Или же I может иметь постоянное процентное значение, если обнаружено, что рацион P_2 состоит, скажем, на 80% из растительной и на 20% из животной пищи независимо от того, каковы запасы P_1 и P_2. Либо I может быть «сезонным» переключателем в том случае, если P_3 питается растениями в один сезон года и животными — в другой. Наконец I может быть пороговым переключателем, если P_3 сильно предпочитает животную пищу и переключается на растения только тогда, когда уровень P_2 падает ниже определенного порога.

На рис. 1.3 показана упрощенная схема системы с сильной обратной связью (или петлей управления), в которой выход компонента, находящегося «ниже», или же часть этого выхода направляется обратно и влияет на «верхние» компоненты, управляет ими. Например, обратную связь может оказывать «нижний» хищный организм C, уменьшающий численность «верхних» рас-

тительноядных животных или растений (B и A) в пищевой цепи. Эта же схема может изображать идеальную экономическую систему, в которой ресурсы (A) превращаются в полезные товары и услуги (B), причем образуются также отходы (C), которые после переработки снова пускаются в производство ($A \rightarrow B$), что уменьшает итоговое количество отходов. Как правило, природные экосистемы чаще имеют кольцевую или петлеобразную, а не ли-

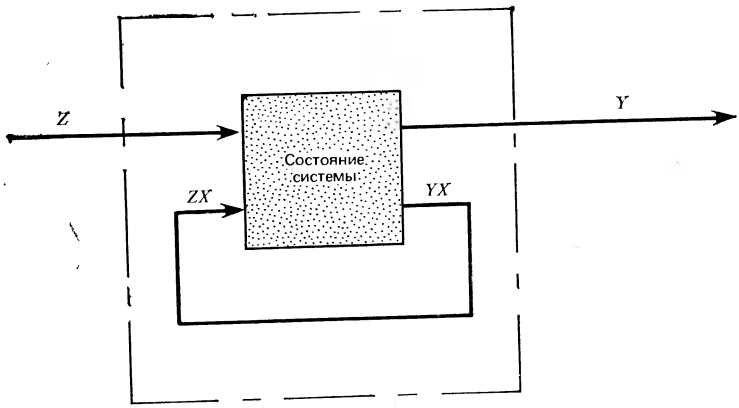


Рис. 1.4. Обобщенная модель системы с входом (Z) и выходом (Y). (По Mesarovic, Takahara, 1975.)
Состояние и поведение системы во времени зависит от взаимодействия внешних сигналов, поступающих на вход, с сигналами на выходе, образующими петлю обратной связи.

нейную структуру. (Обратная связь и некоторые вопросы кибернетики — науки об управлении — обсуждаются в гл. 2.)

Общая модель системы с внутренней петлей обратной связи показана на рис. 1.4. Два типа входных сигналов, внешний (Z) и внутренний (ZX), действуют на рассматриваемую единицу, поддерживая ее состояние или через какое-то время переводя ее в новое состояние и производя новые сигналы на выходе. Теоретически эта внутренняя петля имеет тенденцию поддерживать организованное состояние, несмотря на нарушающие внешние воздействия.

Характеристика хорошей модели должна включать три компонента: 1) анализируемое пространство (границы системы), 2) субсистемы (компоненты), считающиеся важными для общего функционирования, и 3) рассматриваемый временной интервал. После того как мы правильно определили экосистему, экологическую ситуацию или проблему и установили ее границы, мы выдвигаем доступную для проверки гипотезу или серию гипотез,

которую можно принять или отвергнуть хотя бы предварительно, ожидая результатов дальнейших экспериментов или анализа. Более подробные сведения об экологическом моделировании можно найти в работах Холла и Дэя (Hall, Day, 1979), а также Медоуза (Meadows, 1982).

В последующих главах разделы, озаглавленные «Определения», являются, в сущности, «словесными моделями» рассматриваемых экологических принципов. Во многих случаях даются также графические модели, а в некоторых случаях включены и упрощенные математические выражения. Эта книга нацелена прежде всего на то, чтобы сформулировать принципы, объяснить упрощения и абстракции, к которым приходится сводить явления реального мира, чтобы научиться понимать ситуации и проблемы и справляться с ними или строить их математические модели.

ГЛАВА 2

Экосистема

1. Концепция экосистемы

Определения

Живые организмы и их неживое (абиотическое) окружение неразделимо связаны друг с другом и находятся в постоянном взаимодействии. Любая единица (биосистема), включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями, представляет собой экологическую систему, или *экосистему*.

Экосистема — основная функциональная единица в экологии, поскольку в нее входят и организмы, и неживая среда — компоненты, взаимно влияющие на свойства друг друга и необходимые для поддержания жизни в той ее форме, которая существует на Земле. Если мы хотим, чтобы наше общество перешло к целостному решению проблем, возникающих на уровне биомов и биосферы, то должны прежде всего изучать экосистемный уровень организации.

Экосистемы представляют собой открытые системы, поэтому важной составной частью концепции являются *среда на выходе* и *среда на входе*.

Объяснения

Термин «экосистема» впервые был предложен в 1935 г. английским экологом А. Тэнсли (A. G. Tansley), но, разумеется, само представление об экосистеме возникло значительно раньше. Упоминания о единстве организмов и среды (а также человека и природы) можно найти в самых древних письменных памятниках истории. Но лишь в конце прошлого века стали появляться вполн-

не определенные высказывания такого рода и, что весьма интересно, почти одновременно в американской, европейской и русской экологической литературе. Так, немецкий ученый Карл Мёбиус писал в 1877 г. о сообществе организмов на устричной банке как о «биоценозе», а в 1887 г. американский биолог С. Форбс опубликовал свой классический труд об озере как «микрокосме». Передовой русский ученый В. В. Докучаев (1846—1903) и один из виднейших его учеников Г. Ф. Морозов (специализировавшийся в области лесной экологии [1]) придавали большое значение представлению о «биоценозе»; позднее русские экологи стали использовать более широкий термин «геобиоценоз» (Сукачев, 1944). Итак, примерно на рубеже XIX и XX веков биологи начали серьезно рассматривать идею о том, что природа функционирует как целостная система независимо от того, о какой среде идет речь: пресноводной, морской или наземной. Но только через полвека, когда усилиями Берталанфи (Bertalanffi, 1950, 1968) и других исследователей была разработана общая теория систем, началось развитие нового, количественного направления — экологии экосистем. Основоположниками этого нового направления были такие экологи, как Хатчинсон, Маргалеф, Уатт, Пэттен, Ван Дайн и Г. Одум (Hutchinson, 1948; Margalef, 1968; Watt, 1968; Patten, 1966; 1971; Van Dyne, 1966; H. Odum, 1971). Вопрос о том, в какой мере экосистемы подчиняются законам функционирования целостных систем (например, хорошо изученных сейчас физических систем) и насколько они способны к самоорганизации, подобно организмам, до настоящего времени остается открытым, и изучение его продолжается. Польза системного подхода к решению реальных проблем, связанных с окружающей средой, лишь сейчас привлекла серьезное внимание.

Сторонники холистических взглядов на природу использовали и другие термины, не обязательно равнозначные «экосистеме», — «голоцен» (Friederichs, 1930), «биосистема» (Thienemann, 1939), «биокосное тело» (Вернадский, 1944) и «холон» (Koestler, 1969).

Компоненты и процессы, обеспечивающие функционирование экосистемы, показаны на рис. 2.1. На упрощенной блоковой модели (общие особенности таких моделей рассмотрены в предыдущей главе, рис. 1.3) схематически представлено взаимодействие трех основных компонентов, а именно сообщества, потока энергии и круговорота веществ. Поток энергии направлен в одну сторону; часть поступающей солнечной энергии преобразуется

[1] Основной труд Докучаева, переизданный в Москве в 1948 г.,—«К учению о зонах природы». Основная книга Морозова — «Учение о лесе». Мы благодарны д-ру Роману Якобсону, профессору славянских языков в Гарвардском университете, за сообщение об этих двух книгах, малоизвестных в США.

сообществом и переходит на качественно более высокую ступень, трансформируясь в органическое вещество, представляющее собой более концентрированную форму энергии, чем солнечный свет, но большая часть энергии деградирует, проходит через систему и покидает ее в виде низкокачественной тепловой энергии (тепловой сток). Энергия может накапливаться, затем снова высво-

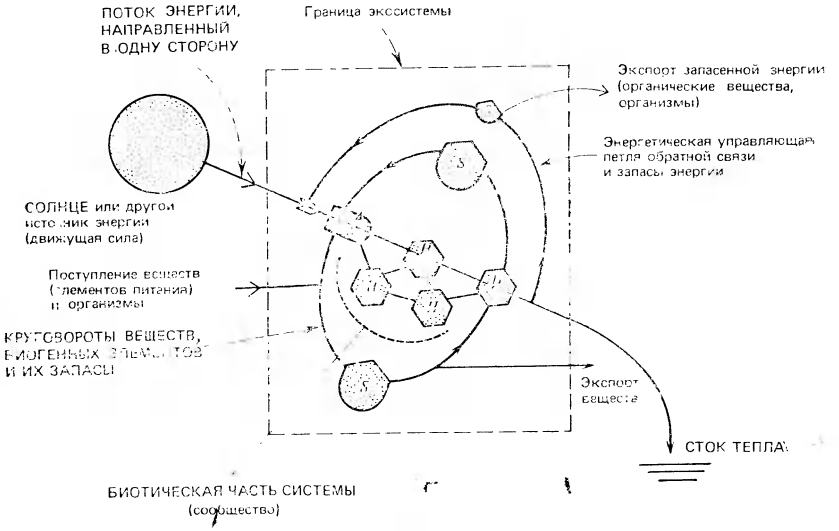


Рис. 2.1. Функциональная схема экосистемы. Ее составляют четыре основных компонента — поток энергии, круговороты веществ, сообщество и управляющие петли обратной связи. Сообщество представлено в виде сети (пищевой сети), состоящей из автотрофов (А) и гетеротрофов (Н). Запасы питательных веществ обозначены буквой S.

бождаться или экспортироваться, как показано на схеме, но ее нельзя использовать вторично. Физические законы, определяющие поведение энергии, подробно рассмотрены в гл. 3. В отличие от энергии элементы питания, в том числе биогенные элементы, необходимые для жизни (углерод, азот, фосфор и т. д.), и вода могут использоваться многократно. Эффективность повторного использования и размеры импорта и экспорта элементов питания сильно варьируют в зависимости от типа экосистемы, что уже отмечалось, когда мы коснулись экологии коралловых рифов (с. 16).

На рис. 2.1 в схему блоковой модели введено одно дополнение: в соответствии с «энергетическим языком», разработанным Г. Одумом (H. Odum, 1967, 1971), каждому блоку диаграммы придана определенная форма, которая указывает его общую функ-

цию. Из надписей на схеме видно, что кругом обозначен источник энергии, фигурами U-образной формы с крышечкой — хранилища энергии, U-образной фигурой — автотрофы (зеленые растения, способные переводить солнечную энергию в органические вещества), а шестиугольниками — гетеротрофы (организмы, нуждающиеся в готовой пище). На функциональной схеме (рис. 2.1) сообщество изображено в виде «пищевой сети», образованной автотрофами и гетеротрофами, связанными между собой соответст-

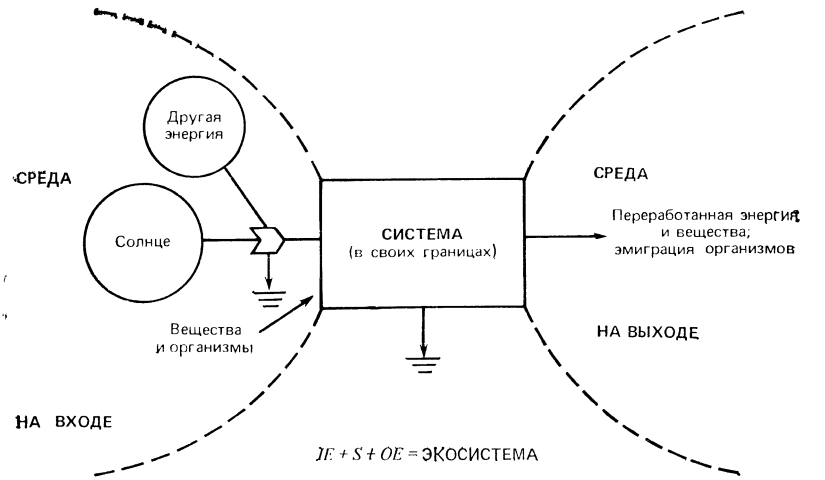


Рис. 2.2. Если на рис. 2.1 основное внимание обращено на внутреннее функционирование экосистемы, то в этой модели подчеркивается наличие внешней среды, которую следует считать неотъемлемой частью экосистемы.

вующими потоками энергии, круговоротами биогенных элементов и депонирующими единицами. Более подробно пищевые сети будут рассматриваться в гл. 3.

Все экосистемы, даже самая крупная — биосфера, являются открытыми системами: они должны получать и отдавать энергию. Разумеется, экосистемы, входящие в биосферу, также в разной степени открыты для потоков веществ, для иммиграции и эмиграции организмов. Поэтому концепция экосистемы должна учитывать существование связанных между собой и необходимых для функционирования и самоподдержания экосистемы *среды на входе* и *среды на выходе*. Эта особенность подчеркивается на рис. 2.2: в концептуально законченную экосистему входит среда на входе, среда на выходе и система (определение которой уже дано), т. е. Экосистема=$IE+S+OE$. Данная схема решает проблему, связанную с проведением границ рассматриваемой единицы, по-

сколько в этом случае не имеет значения, как мы вычленяем исследуемую часть экосистемы. Часто удобными оказываются естественные границы, например берег озера или опушка леса, или административные, например границы города, но если эти границы можно точно определить геометрически, то они могут быть и условными. Конечно, экосистема не ограничена «ящиком» в центре схемы, поскольку если бы этот «ящик» был герметичным, то его живое содержимое (озеро или город) не вынесло бы такого заключения. Функционирующая реальная экосистема должна иметь вход и в большинстве случаев пути оттока переработанной энергии и веществ.

Масштабы изменений среды на входе и на выходе чрезвычайно сильно варьируют и зависят от нескольких переменных, например от: 1) размеров системы (чем она больше, тем меньше зависит от внешних частей); 2) интенсивности обмена (чем он интенсивнее, тем больше приток и отток); 3) сбалансированности автотрофных и гетеротрофных процессов (чем сильнее нарушено это равновесие, тем больше должен быть приток извне для его восстановления); и 4) стадии и степени развития системы (молодые системы отличаются от зрелых; см. гл. 8). Следовательно, для обширной, поросшей лесом горной местности перепад между средой на входе и средой на выходе значительно меньше, чем у небольшого ручья или у города. Такие различия мы обсудим, рассматривая примеры экосистем в разд. 7 этой главы.

2. Структура экосистемы

Определения

С точки зрения *трофической структуры* (от греч. trophē — питание) экосистему можно разделить на два яруса: 1) верхний *автотрофный* (самостоятельно питающийся) *ярус*, или «зеленый пояс», включающий растения или их части, содержащие хлорофилл, где преобладают фиксация энергии света, использование простых неорганических соединений и накопление сложных органических соединений, и 2) нижний *гетеротрофный* (питаемый другими) *ярус*, или «коричневый пояс» почв и осадков, разлагающихся веществ, корней и т. д., в котором преобладают использование, трансформация и разложение сложных соединений. С биологической точки зрения в составе экосистемы удобно выделять следующие компоненты: 1) *неорганические вещества* (C, N, CO_2, H_2O и др.), включающиеся в круговороты; 2) *органические соединения* (белки, углеводы, липиды, гумусовые вещества и т. д.), связывающие биотическую и абиотическую части; 3) *воздушную, водную* и *субстратную среду*, включающую *климатический режим*

и другие физические факторы; 4) *продуцентов*, автотрофных организмов, в основном зеленые растения, которые могут производить пищу из простых неорганических веществ; 5) *макроконсументов*, или *фаготрофов* (от греч. phagós — пожиратель), — гетеротрофных организмов, в основном животных, питающихся другими организмами или частицами органического вещества; 6) *микроконсументов*, *сапротрофов* (от греч. sapros — гнилой), *деструкторов*, или *осмотрофов* (от греч. osmós — толчок, давление), — гетеротрофных организмов, в основном бактерий и грибов, получающих энергию либо путем разложения мертвых тканей, либо путем поглощения растворенного органического вещества, выделяющегося самопроизвольно или извлеченного сапротрофами из растений и других организмов. В результате деятельности сапротрофов высвобождаются неорганические элементы питания, пригодные для продуцентов; кроме того, сапротрофы поставляют пищу макроконсументам и часто выделяют гормоноподобные вещества, ингибирующие или стимулирующие функционирование других биотических компонентов экосистемы.

Вигерт и Оуэн (Wiegert, Owen, 1971) предложили подразделять гетеротрофов на две категории: *биофагов*, т. е. организмов, поедающих другие живые организмы, и *сапрофагов*, организмов, питающихся мертвыми органическими остатками.

Объяснения

В разд. 1 мы рассмотрели функционирование экосистем, теперь же обсудим их строение. На рис. 2.3 для сравнения приведены схематические разрезы (профили) экосистемы пруда и лугопастбищной экосистемы с обозначением слоев и ярусов, о которых шла речь в разд. «Определения».

Одна из общих черт всех экосистем, будь то наземные, пресноводные, морские или искусственные экосистемы (например, сельскохозяйственные), — это взаимодействие автотрофных и гетеротрофных компонентов, которые также рассматриваются в разд. «Объяснения». Организмы, участвующие в различных процессах круговорота, частично разделены в пространстве; автотрофные процессы наиболее активно протекают в верхнем ярусе («зеленом поясе»), где доступен солнечный свет. Гетеротрофные процессы наиболее интенсивно протекают в нижнем ярусе («коричневом поясе»), где в почвах и осадках накапливаются органические вещества. Кроме того, эти основные функции компонентов экосистемы частично разделены и во времени, поскольку возможен значительный временной разрыв между продуцированием органического вещества автотрофными организмами и его потреблением гетеротрофами. Например, основной процесс в пологе лесной экосистемы — фотосинтез. Лишь часть, притом часто лишь

малая часть, продуктов фотосинтеза немедленно и непосредственно используется самим растением, растительноядными животными и паразитами, питающимися листвой и другими, активно рас-

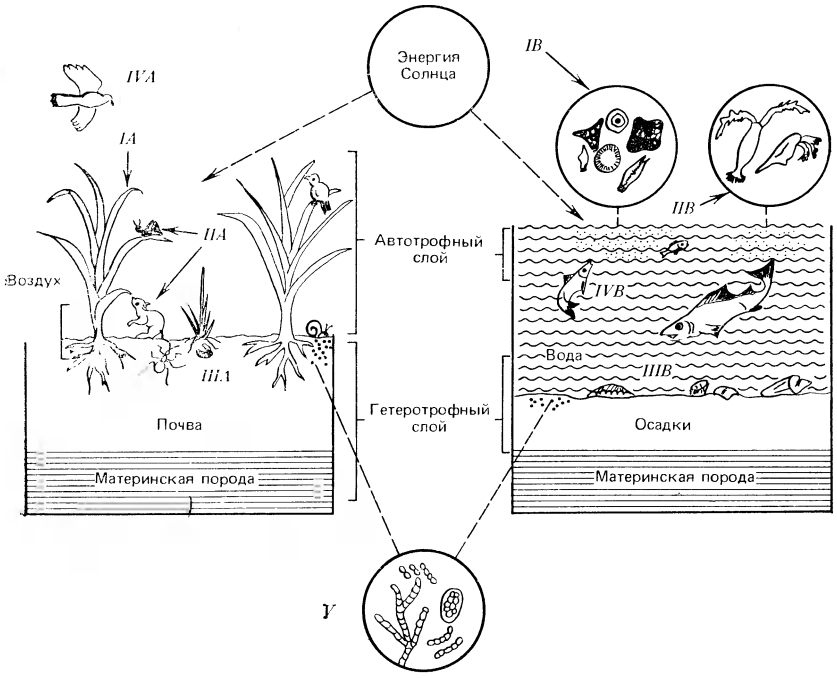


Рис. 2.3. Сравнение наземной (лугопастбищной) и водной (озерной или морской) экосистем. Для функционирования любой экосистемы необходимы следующие компоненты: солнечная энергия (и другие виды энергии); вода; элементы питания (основные абиотические неорганические и органические соединения), содержащиеся в почвах, донных осадках и воде; автотрофные и гетеротрофные организмы, образующие биотические пищевые сети. Функционирование наземных и водных экосистем сходно, но в них входят совершенно разные виды. Кроме того, в экосистемах глубоких водоемов зеленые растения представлены очень мелкими, часто микроскопическими формами (фитопланктоном), а растения наземных и некоторых мелководных экосистем имеют крупные размеры. *I* — автотрофы: *A* — травы, *B* — фитопланктон; *II* — растительноядные животные: *A* — насекомые и млекопитающие лугопастбищного сообщества, *B* — зоопланктон в толще воды; *III* — детритоядные: *A* — почвенные беспозвоночные на суше, *B* — донные беспозвоночные в воде; *IV* — хищники: *A* — птицы и другие животные на суше, *B* — рыбы в воде; *V* — сапротрофы: разлагающие бактерии и грибы.

тущими тканями растения. Большая часть синтезированного материала (листьев, древесины, запасов пищи, отложенных в семенах и корневищах) не подвергается немедленному потреблению и постепенно переходит в подстилку и почву (или соответ-

ственно в слои осадков в водных экосистемах), в сумме составляющих обособленную гетеротрофную систему. Прежде чем будет использовано все это накопленное органическое вещество, могут пройти многие недели, месяцы, годы или даже тысячелетия (в случае ископаемых видов топлива, которые сейчас быстро расходуются человеком).

Термин «детрит» (продукт распада; от лат. deterere — изнашиваться) заимствован из геологии, где им обычно называют продукты разрушения горных пород. В этой книге «детритом», если это специально не оговорено, называют органическое вещество, вовлеченное в процесс разложения. Термин «детрит» представляется наиболее удобным из множества терминов, предложенных для обозначения этого важного звена между живым и неживым миром (Odum, de la Cruz, 1963). Рич и Ветцель (Rich, Wetzel, 1978) предложили включить в понятие «детрит» то растворенное неорганическое вещество, которое вымывается или извлекается сапротрофами из живых и мертвых тканей и имеет примерно ту же функцию, что и детрит. Экологи-химики используют сокращенные обозначения для двух различных по физическому состоянию продуктов разложения: ВОВ — взвешенное органическое вещество и РОВ — растворенное органическое вещество. Роль ВОВ и РОВ в пищевых цепях рассматривается в гл. 3.

Абиотические компоненты, которые лимитируют и регулируют существование организмов, подробно рассмотрены в гл. 5, а роль организмов в регуляции абиотической среды рассматривается далее в этой главе. В качестве общего принципа можно указать, что в операциональном смысле живые и неживые части экосистем так тесно переплетены между собой в единый комплекс, что разделить их трудно; поэтому в операциональных или функциональных классификациях не проводится четкого различия между биотическими и абиотическими компонентами.

Бóльшая часть биогенных элементов (углерод, азот, фосфор и т. д.) и органических соединений (углеводы, белки, липиды и т. д.) встречается не только внутри и вне живых организмов, но и образует постоянный поток между живым и неживым. Однако некоторые соединения могут принадлежать, по-видимому, только какому-либо одному из этих состояний. Так, например, АТР (аденозинтрифосфат) — вещество, обладающее большим запасом энергии, — встречается только в живых клетках (по крайней мере вне их оно существует в природе очень недолго), а *гумусовые вещества* — устойчивые конечные продукты разложения (см. с. 53) — никогда не встречаются в клетках, хотя и являются обильным и характерным компонентом всех экосистем. Другие важнейшие биологические соединения, например ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота), которая представляет собой гене-

тический материал клеток, и хлорофиллы встречаются и внутри, и вне клеток, но вне клеток они не функционируют.

Три живых компонента экосистем (продуценты, фаготрофы и сапротрофы) можно рассматривать как три функциональных цар-

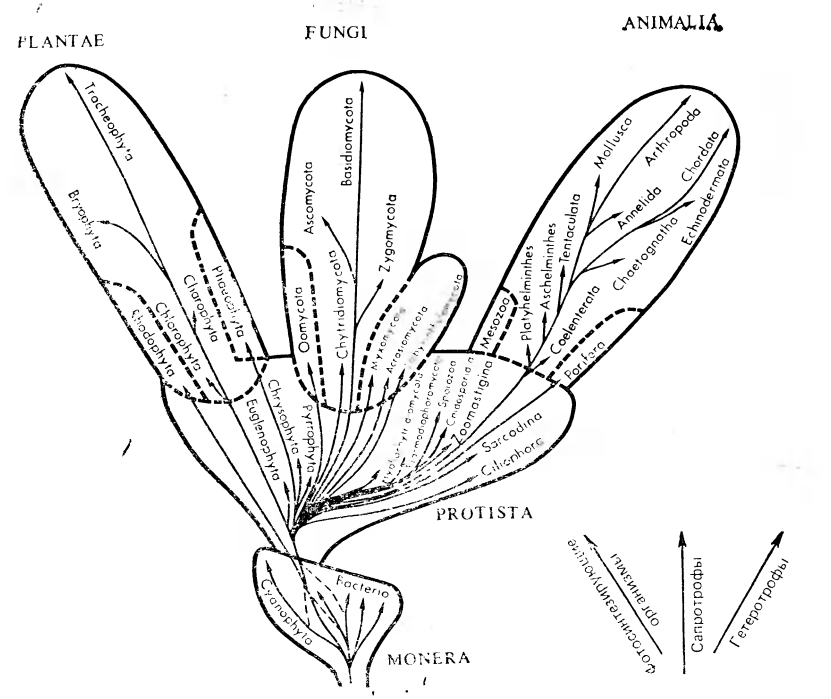


Рис. 2.4. Система из пяти царств, основанная на трех уровнях организации — прокариотическом (царство Monera), эукариотическом одноклеточном (царство Protista) и эукариотическом многоклеточном и многоядерном. На каждом уровне существуют три основные способа питания — фотосинтез, абсорбция и поглощение. Во многих учебниках по биологии и микробиологии перечисляются лишь четыре царства, так как низшие протисты (Monera) объединяются с высшими в одно царство Protista. На этой схеме эволюционные взаимоотношения значительно упрощены, особенно в группе Protista. Отмечены лишь основные типы животных, а типы бактерий опущены. Coelenterata включают Cnidaria и Ctenophora; Tentaculata включают Bryozoa, Brachiopoda и Phoronida, а некоторые авторы относят сюда и Entoprocta (из Whittaker, 1969).

ства природы, так как их разделение основано на типе питания и используемом источнике энергии. Эти экологические категории не следует путать с таксономическими царствами природы, хотя, как указал Уиттэкер (Whittaker, 1969) и как показано на рис. 2.4, некоторые параллели здесь имеются. На эволюционном древе

типов, составленном Уиттэкером, внизу находятся Monera и Protista, для которых характерны все три типа питания, тогда как три верхние ветви, а именно растения (Plantae), грибы (Fungi) и животные (Animalia), специализируются как «продуценты», «абсорбенты» (сапротрофы) и «потребители» (фаготрофы) соответственно. Экологическая классификация относится не к видам как таковым, а к их функциям. Некоторые виды занимают в приведенном ряду промежуточное положение, другие могут менять способ питания в зависимости от условий среды. Деление гетеротрофов на крупных и мелких консументов хотя и условно, но оправдано практическими соображениями, поскольку методы их изучения очень различны. Гетеротрофные микроорганизмы (бактерии, грибы и др.) сравнительно малоподвижны (обычно они локализованы в разлагаемой ими среде), очень малы, характеризуясь высокой интенсивностью метаболизма и скоростью оборота.

В морфологическом отношении они специализированы менее, чем в биохимическом, поэтому их роль в экосистеме обычно не удается определить такими прямыми методами, как визуальное наблюдение или подсчет численности. Организмы, которые мы называем макроконсументами, получают необходимую энергию в процессе гетеротрофного питания, переваривая органическое вещество, поглощаемое ими в виде более или менее крупных частиц. Именно они — «животные» в широком смысле. Морфологически они обычно адаптированы к активному поиску или сбору пищи, у их высших форм хорошо развиты сложные сенсорно-моторная нервная система, а также пищеварительная, дыхательная и циркуляторная системы. Микроконсументов, или сапротрофов, раньше часто называли «деструкторами» (разрушителями), но исследования примерно двухдесятилетней давности показали, что в некоторых экосистемах животные играют в разложении органического вещества более важную роль, чем бактерии или грибы (см., например, Johannes, 1968). Поэтому, видимо, правильнее будет не определять какую-то одну группу организмов как «деструкторы», а рассматривать разложение как процесс, в котором участвуют вся биота, а также абиотические процессы.

В качестве дополнительной литературы по общим вопросам, связанным с концепцией экосистемы, можно рекомендовать классические работы Форбса (Forbes, 1887), Тэнсли (Tansley, 1935), Хатчинсона (Hutchinson, 1948, 1964, 1970), Эванса (Evans, 1956), Коула (Cole, 1958), Ю. Одума (E. Odum, 1969, 1972) и Г. Одума (H. Odum, 1971, гл. 1). Шульц и Ван Дайн (Schultz, 1967; Van Dyne, 1969) рассматривают эту концепцию с точки зрения управления природными ресурсами, Стоддард (Stoddard, 1965) — с точки зрения географа, Дункан (Duncan, 1964) — с позиций социолога, а Вайда и Раппапорт (Vayda, Rappaport, 1968) — антропо-

лога. Исторические обзоры концепции экосистемы можно найти у Мейджера (Major, 1969) и Голли (Golley, 1982).

Каждый изучающий экологию, да и любой гражданин, должен прочитать книгу О. Леополда (A. Leopold, 1949) «Этика земли». Это красноречивая, часто цитируемая и неоднократно переиздаваемая книга, в которой особенно подчеркивается важность концепции экосистемы. Не лишне перечитать книгу «Человек и природа» (написанную в 1864 и переизданную в 1965 г.) вермонтского проповедника Джорджа Перкинса Марша, который анализировал причины гибели древних цивилизаций и предсказал такой же конец современным цивилизациям, если только человечество не осознает важности «экосистемного» взгляда на мир. Особенно рекомендуем ознакомиться с превосходной интерпретацией работы Марша, сделанной Расселом (Russel, 1968) с учетом современных взглядов, а также с обзором философии Леополда в интерпретации Флейдера (Flader, 1979).

3. Изучение экосистем

Определения

При изучении больших сложных экосистем, таких, как озера и леса, экологи используют два подхода: 1) *холистический* (от греч. holós — целый), который предполагает измерение поступлений и выхода энергии и различных веществ, оценку совокупных и эмерджентных свойств целого (см. гл. 1, разд. 3), а затем в случае необходимости — изучение его составных частей; 2) *мерологический* (от греч. merós — часть), при котором сначала изучаются свойства основных частей, а затем эти сведения экстраполируются на систему в целом. В последнее время экологи все чаще пользуются двумя дополнительными подходами, включающими экспериментальные методы и методы моделирования.

Объяснения и примеры

Выдающийся американский эколог Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1964) в своем труде «Новый опыт рассмотрения озерного микрокосма» считал, что в работе Бирджа (E. Birge, 1915) по изучению теплового баланса озер были впервые заложены основы холистического подхода. Бирдж сконцентрировал свое внимание не на том, что происходит в озере, а на измерении притока энергии в озеро и оттока энергии из него. В сущности, он рассматривал озеро как *черный ящик* (т. е. любой объект, функция которого может быть описана без выяснения его внутреннего содержания). Хатчинсон противопоставляет этот метод исследования компонент-

ному, или мерологическому, подходу Стефана Форбса (Forbes, 1887), принявшему его в своей классической работе, на которую мы уже ссылались в разд. 1. Форбс писал: «Мы рассуждаем о частях системы и пытаемся построить из них целое».

На описательном уровне развития науки столь противоположные подходы на самом деле дополняли друг друга, а не противоречили один другому. Если нет «целого», или «системы», то нам неоткуда будет выделить компоненты, а если нет составных частей, то не может быть целого (вспомним определение понятия «система» на с. 14). Практически же тот или иной подход зависит от цели исследования и в значительной мере от степени взаимосвязанности компонентов. При сильной взаимосвязанности компонентов качественно новые свойства, вероятнее всего, проявятся только на уровне целого. Следовательно, при мерологическом подходе эти важные свойства могут быть упущены. Но, что самое главное, конкретный организм в разных системах может вести себя совершенно по-разному, и эта изменчивость, очевидно, связана с тем, как данный организм взаимодействует с другими компонентами экосистемы. Например, многие насекомые в агроэкосистеме являются опасными вредителями, а в своих естественных местообитаниях они не опасны, так как там их держат под контролем паразиты, конкуренты, хищники или химические ингибиторы.

Иногда лучшим способом понять структуру экосистемы является эксперимент, т. е. нарушение тем или иным способом структуры или функции экосистемы в надежде, что реакция системы на такое нарушение позволит проверить гипотезы, основанные на наблюдениях. В последние годы «стрессовая», или «пертурбационная» (от лат. perturbare — нарушать), экология стала важной областью исследований [см.: Труды международного симпозиума/Под ред. Баррета и Розенберга (Barrett, Rosenberg, 1982)]. Помимо вмешательства в саму систему можно создавать модели и манипулировать с ними, о чем уже кратко было сказано в гл. 1. При чтении этой книги вы встретите примеры всех перечисленных подходов.

4. Биологическая регуляция геохимической среды: гипотеза Геи

Определения

Отдельные организмы не только сами приспосабливаются к физической среде, но и своей совместной деятельностью в экосистемах приспосабливают геохимическую среду к своим биологическим потребностям. Таким образом, сообщества организмов, а так-

же их среда обитания развиваются как единое целое. Тот факт, что химия атмосферы и сильно забуференная физическая среда Земли резко отличаются от условий на любой другой планете Солнечной системы, привел к созданию *гипотезы Геи*, согласно которой организмы, особенно микроорганизмы вместе с физической средой, образуют сложную систему регуляции, поддерживающую на Земле условия, благоприятные для жизни (Lovelock, 1979).

Объяснения

Всем известно, что абиотическая среда («физические факторы») контролирует деятельность организмов, однако не все понимают, что организмы в свою очередь влияют на абиотическую среду и контролируют ее самыми разнообразными способами. Организмы постоянно изменяют физическую и химическую природу инертных веществ, отдавая в среду новые соединения и источники энергии. Так, состав морской воды и донных илов моря в значительной мере определяется активностью морских организмов. Растения, живущие на песчаной дюне, образуют на ней почву, совершенно отличную от исходного субстрата. Яркий пример того, как организмы изменяют абиотическую среду, — коралловый атолл в южной части Тихого океана. Из простого сырья, предоставляемого морем, животные (кораллы) и растения строят целые острова. Организмы контролируют даже состав нашей атмосферы.

Это распространение биологического контроля на глобальный уровень стало основой *гипотезы Геи* (Гея — древнегреческая богиня Земли), созданной Джеймсом Лавлоком (James Lovelock). Физик, изобретатель и инженер Джеймс Лавлок и микробиолог Линн Маргулис (Lynn Margulis) изложили гипотезу Геи в ряде статей и в недавно выпущенной книге (Lovelock, 1979; Lovelock, Margulis, 1973; Margulis, Lovelock, 1974, 1975; Lovelock, Epton, 1975). Они пришли к выводу, что состав атмосферы Земли с ее уникально высоким содержанием кислорода и низким содержанием двуокиси углерода, а также умеренные температурные условия и условия кислотности на поверхности Земли нельзя объяснить, если не учитывать, что основную роль здесь сыграла буферная активность ранних форм жизни. Она продолжалась координированной активностью растений и микроорганизмов, сглаживающей колебания физических факторов, которые проявились бы в отсутствие хорошо организованных живых систем. Например, аммиак, выделяемый организмами, поддерживает в почвах и донных осадках pH, благоприятный для жизнедеятельности самых разнообразных организмов. Без этого продукта жизнедеятельности организмов значение pH в почве могло бы стать таким низким, что лишь очень немногие виды организмов оказались способными выжить в таких условиях.

Таблица 2.1. Сравнение состава атмосферы и температурных условий на Марсе, Венере, Земле и гипотетической Земле без жизни. (По Lovelock, 1979.)

	Марс	Венера	Земля без жизни	Земля
Содержание газов в атмосфере, %				
Двуокись углерода	95	98	98	0,03
Азот	2,7	1,9	1,9	79
Кислород	0,13	Следы	Следы	21
Температура поверхности, °С	—53	477	290±50	13

В табл. 2.1 сравнивается состав атмосферы Земли с гипотетической атмосферой, которая имелась бы на безжизненной Земле, и с атмосферой Марса, где если и есть жизнь, то совершенно ясно, что она не контролирует физическую среду. Иными словами, представление о том, что сначала в результате чисто случайного взаимодействия физических сил на Земле возникла атмосфера, благоприятная для поддержания жизни, а затем уже появилась и сама жизнь, приспосабливающаяся к этим условиям, неверно. Вероятнее всего, что именно организмы играли основную роль в развитии и регуляции геохимической среды, благоприятной для них. Лавлок и Маргулис рассматривают сложную сеть микроорганизмов «коричневого пояса» как тонкую регулирующую систему, функционирующую по принципу хемостата и несколько напоминающую систему кондиционирования, которая поддерживает пригодные для жизни условия в небоскребе. Эта регулирующая система («Гея») делает Землю сложной, но единой кибернетической системой (см. разд. 6 этой главы). Все это весьма гипотетично. К удовлетворению многих скептиков пока не найдена реальная сеть системы контроля, хотя большинство признают сильное биологическое влияние на атмосферу. Лавлок согласен, что «поиски Геи» могут быть долгими и трудными, поскольку в интегрированном механизме регуляции такого масштаба должны участвовать сотни разных процессов.

Человек, несомненно, интенсивнее, чем другие организмы, пытается изменять физические условия среды для удовлетворения своих непосредственных нужд, не замечая при этом, что рубит сук, на котором сидит. Уничтожаются биотические компоненты, физиологически необходимые для нашего существования, нарушаются глобальные равновесия. Поскольку человек относится и к гетеротрофным и к фаготрофным организмам, процветающим на вершине сложных пищевых цепей, он зависит от природной среды, несмотря на все совершенство развитой им техники. Наши огромные города — всего лишь паразиты на биосфере, если рассматривать их, исходя из потребностей человека в *ресурсах жиз-*

необеспечения, о которых мы уже говорили, т. е. потребности в воздухе, воде, горючем и пище. Чем крупнее и благоустроеннее становятся города, тем больше ресурсов им требуется от окружающей местности и тем больше опасность того, что они нанесут ущерб своему «хозяину» — природной среде.

Предложенная Лавлоком гипотеза Геи указывает на важность изучения и сохранения регулирующих механизмов, которые позволяют биосфере приспособиться по крайней мере к некоторому количеству не сосредоточенных в одной точке загрязнений, например загрязнений двуокисью углерода, «теплом», окислами азота и т. д. Соответственно, стремясь всеми средствами снизить уровень загрязнения, человек должен также сохранять целостность и крупномасштабность буферной системы жизнеобеспечения.

Примеры

Одна из классических работ, которые должны считаться обязательными в списке рекомендуемой литературы для каждого, кто изучает экологию, — это опубликованная в 1958 г. обзорно-теоретическая работа «Биологический контроль химических факторов среды» Альфреда Редфилда. Редфилд собрал данные, свидетельствующие о том, что кислород воздуха и нитраты, содержащиеся в морской воде, образованы в результате жизнедеятельности организмов и в значительной степени контролируются ею и, кроме того, что количество этих жизненно важных веществ в море определяется биологическим круговоротом фосфора. По своей слаженности и безукоризненной организации эту систему можно сравнить с превосходными часами, но в отличие от часов «заводной механизм» моря не сконструирован инженерами и действие его нам малопонятно. В небольшой книге Лавлока (Lovelock, 1979), на которую мы уже ссылались, делается попытка экстраполировать гипотезу Редфилда на глобальный уровень; эту книгу и книгу Дженча «Самоорганизующаяся Вселенная» (Jantsch, 1980) также рекомендуется прочитать.

Меднорудные разработки в Копперхилле (шт. Теннесси) служат впечатляющим примером последствий катастрофического снижения численности организмов, приведшего к нарушению структуры системы и в результате к крайней чувствительности на воздействие физических факторов. В окрестностях этих разработок дым медеплавильных печей на обширной площади погубил всю растительность. При способе выплавки меди, известном как «обжигание», поджигают огромные кучи руды, сырых дров и кокса. Эти кучи затем долго тлеют, испуская кислый дым. Впоследствии оголенная почва подверглась эрозии, и возникла пустыня внушительных размеров, несколько напоминающая марсианский ландшафт (рис. 2.5). Кроме того, на большой территории

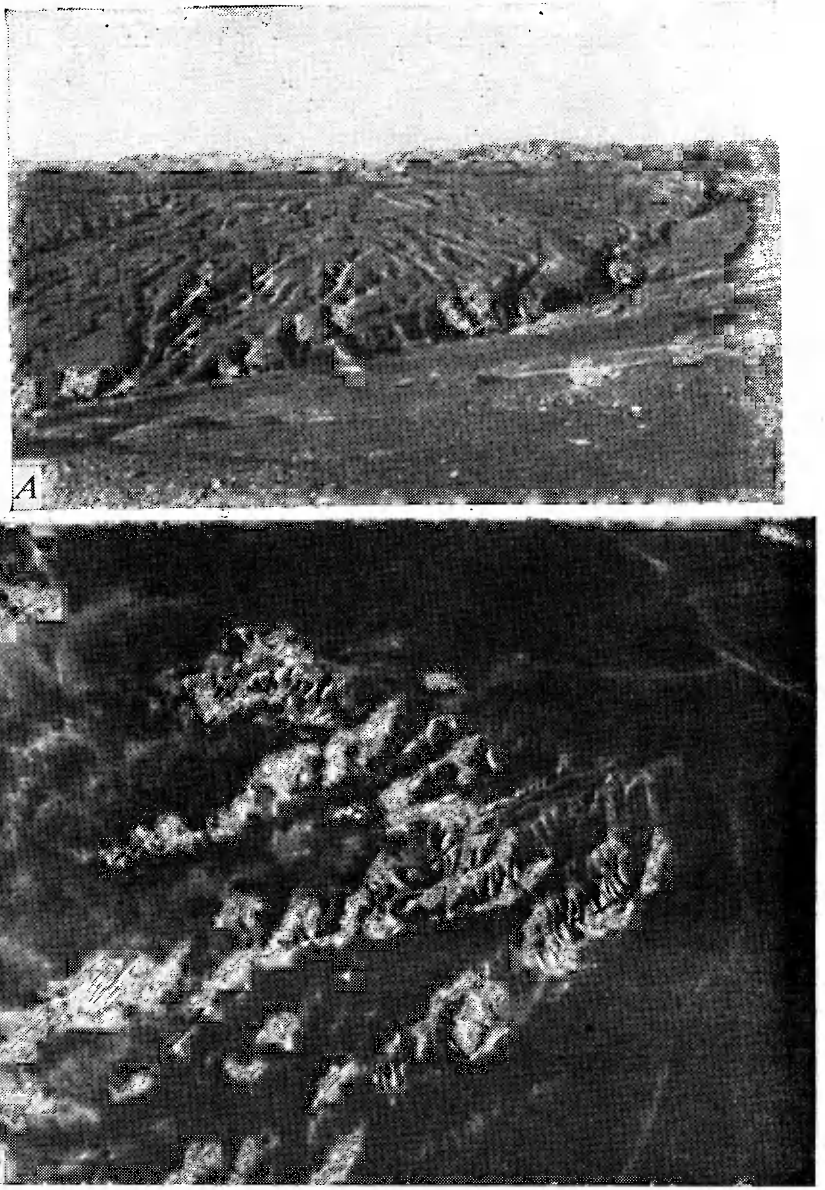


Рис. 2.5. *А*. Вид района разработок медной руды в Копперхилле (шт. Теннесси) дает представление о том, как выглядела бы Земля, лишенная жизни. Эту территорию когда-то покрывали роскошные леса; затем вся растительность была уничтожена дымом медеплавильных печей. Хотя при современных методах обработки руды дым не образуется, растительность до сих пор не восстановилась. *Б*. Некогда плодородные почвы (шт. Миссисипи), уничтоженные эрозией почвы. Результат неправильного использования земель — заброшенные дома, разоренные люди. (Оба снимка предоставлены Службой леса США.)

в округе был сведен лес, который использовали в качестве дров для обжига. Хотя усовершенствованные методы плавки сократили образование дыма, на сильно эродированных площадях растительность так и не смогла восстановиться, а окружающие ее территории восстанавливаются очень медленно. Попытки искусственного облесения с применением больших доз минеральных удобрений или осадков сточных вод оказались более удачными. Сеянцам сосны, инокулированным симбиотическими микоризными грибами, помогающими дереву извлекать элементы питания из обедненных почв (см. рис. 7.10), удается выжить самостоятельно при использовании больших доз удобрений. По крайней мере такие эксперименты показывают, что локально поврежденные экосистемы могут быть восстановлены, но лишь с большими трудовыми и финансовыми затратами. В порядке общего образования каждому следовало бы посетить Копперхилл, или какую-либо другую местность, пострадавшую от сильной эрозии, или открытые горные разработки и задаться вопросом: сколько будет стоить нам, налогоплательщикам, восстановление таких земель и какая часть нанесенного ущерба была бессмысленной и могла бы быть предотвращена?

Копперхилл преподносит нам важные экономические и политические уроки. Если одна отрасль промышленности использует все ресурсы жизнеобеспечения обширной местности и, как в случае Копперхилла, уничтожает часть этой местности, то дальнейшее экономическое развитие становится здесь невозможным. Сюда не может пробиться никакая другая промышленность, никакой другой бизнес, не связанный непосредственно с уже существующей здесь отраслью индустрии, поскольку окружающая среда, способная поддержать что-либо другое, здесь уже уничтожена. Население такого района страдает от загрязненной среды и, если можно так сказать, синдрома «одной индустрии», для которого характерны политическое доминирование хозяев этой индустрии и культурный застой. Кроме того, доход от добывающей промышленности такого типа не остается или почти не остается в этой области; капитал вывозится в другие районы, где еще возможно экономическое развитие. Историки Дж. Кобб и Т. Дайер (Cobb, Dyer, 1979) описали политическую борьбу между штатами Джорджия и Теннесси вокруг попыток сдержать загрязнение Копперхилла. Борьба продолжалась почти три четверти века. Джорджия, которая получала от Копперхилла одни неприятности, давно начала требовать проведения мер по охране окружающей среды и здоровья людей, а штат Теннесси, куда стекала большая часть прибылей, постоянно сопротивлялся любым попыткам изменить существующее положение. Лишь после многолетних судебных сражений, закончившихся решением Верховного Суда США, медной компании пришлось начать модернизацию своих методов, чтобы уменьшить интенсивность «кислых дождей». Разумеется,

сегодня ограничительные меры по отношению к такому «точечному источнику» загрязнения были бы приняты быстрее; но и сейчас не такие концентрированные, но распространяющиеся из крупных промышленных районов на обширную территорию «кислые дожди» создают критическое положение в Северной Европе, на востоке США и Канады и в других местах земного шара. Продолжается и политическая борьба между защитой окружающей среды и близорукой погоней за прибылями, но борьба эта ведется уже на региональном и глобальном уровнях, а не только на локальном. Острота этих конфликтов, несомненно, будет возрастать, пока большая часть человечества не осознает не только опасность выхода загрязнения среды из-под контроля, но и то, что корректирующую или превентивную технологию можно применить до того, как загрязнения превзойдут допустимый уровень.

Г. Хардин (Hardin, 1968) метко назвал такое положение «трагедией общих ресурсов». К общим ресурсам Хардин относит, например, воздух, море, государственные земли, т. е. ресурсы, которыми может пользоваться каждый. Если только общество не договорится о каких-то ограничениях, почти неизбежны перерасход и затем уничтожение этих ресурсов. В 1977 г. под редакцией Хардина и Бодена вышла книга, озаглавленная «Управление общими ресурсами» (Hardin, Boden, «Managing the Commons», 1977), в которой различные авторы предлагают способы избежать «трагедию общих ресурсов».

Методы и перспективы восстановления поврежденных экосистем обсуждались в последние годы на симпозиумах (Cairns et al., 1977; Holdgate, Woodman, 1978; Cairns, 1980). «Текущий ремонт» биосферы, по-видимому, займет важное место в мировой экономике, способствуя преодолению ее кризиса. Во всяком случае, на восстановление и качество биосферы придется обращать больше внимания, поскольку большинство из нас не смогут найти убежище в космических колониях, которые пока нереальны (см. с. 88).

5. Глобальная продукция и распад

Определения

«Каждый год фотосинтезирующими организмами на Земле создается около 10^{17} г (около 100 млрд. т) органического вещества. За этот же промежуток времени приблизительно такое же количество живого вещества окисляется, превращаясь в CO_2 и H_2O в результате дыхания организмов. *Однако этот баланс неточен*» (Vallentyne, 1962). В течение большей части геологического вре-

мени (по крайней мере с начала кембрия, 600 млн. — 1 млрд. лет назад) очень небольшая, но заметная часть продуцируемого органического вещества не расходовалась на дыхание и не разлагалась, а сохранялась либо частично в анаэробных (бескислородных) осадках, либо полностью после захоронения и фоссилизации. Полагают, что такое преобладание органического синтеза над дыханием и явилось основной причиной уменьшения содержания в атмосфере CO_2 и накопления кислорода, концентрация которого в настоящее время весьма высока. Это сделало возможной эволюцию и существование высших форм жизни. Примерно 300 млн. лет назад отмечался особенно большой избыток органической продукции, что привело к образованию горючих ископаемых, за счет которых позже человек смог совершить промышленную революцию. За последние 60 млн. лет выработалось флуктуирующее стационарное состояние для соотношения CO_2 и O_2 в атмосфере, обусловленное сдвигами в биотическом балансе, колебаниями вулканической активности, выветриванием горных пород, осадкообразованием и поступлением солнечной энергии. С флуктуациями содержания CO_2 в атмосфере связаны (и, по-видимому, вызываются ими) периоды потепления и похолодания климата. За последние полвека существенное влияние на состав атмосферы оказала сельскохозяйственная и промышленная деятельность человека — концентрация CO_2 в атмосфере значительно повысилась, что создало серьезную глобальную проблему в связи с возможным изменением климата.

Объяснения

Типы фотосинтеза и организмов-продуцентов. С химической точки зрения процесс фотосинтеза включает запасание части энергии солнечного света в виде потенциальной, или «связанной», энергии пищи. Общее уравнение окислительно-восстановительной реакции можно записать следующим образом:

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

окисление описывается уравнением

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

а восстановление —

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

Для зеленых растений (водорослей, высших растений) A — это кислород; вода окисляется с высвобождением газообразного кислорода, а двуокись углерода восстанавливается до углеводов (CH_2O) с высвобождением воды. При бактериальном фотосинте-

зе, напротив, H_2A (восстановитель) не вода, а либо неорганическое соединение серы, например сероводород H_2S, как у зеленых и пурпурных серобактерий (Chlorobacteriaceae и Thiorhodaceae), либо органическое соединение, как у пурпурных и бурых несерных бактерий (Athiorhodaceae). Соответственно при бактериальном фотосинтезе этих типов *кислород не выделяется*.

Фотосинтезирующие бактерии в основном водные (морские и пресноводные) организмы; в большинстве случаев они играют незначительную роль в продукции органического вещества. Но они способны функционировать в условиях, в общем неблагоприятных для большинства зеленых растений, и в водных отложениях участвуют в круговороте некоторых элементов. Например, зеленые и пурпурные серобактерии играют важную роль в круговороте серы (см. рис. 4.5). Эти облигатные анаэробы (способные к жизнедеятельности только в отсутствие кислорода) встречаются в граничном слое между окисленными и восстановленными зонами в осадках или воде, там, куда свет почти не проникает. Эти бактерии можно наблюдать в илистых отложениях литорали, где они часто образуют отчетливые розовые или пурпурные слои непосредственно под верхними зелеными слоями живущих в иле водорослей (иными словами, у самой верхней границы анаэробной, или восстановленной, зоны, где имеется свет, но мало кислорода). При исследовании японских озер (Takahashi, Ichimura, 1968) было рассчитано, что на долю фотосинтезирующих серобактерий в большинстве озер приходится только 3—5% общей годовой продукции фотосинтеза, но в стоячих озерах, богатых H_2S, эта доля повышается до 25%. Несерные фотосинтезирующие бактерии, напротив, как правило, являются факультативными аэробами (способны функционировать и в присутствии, и в отсутствие кислорода). В отсутствие света они, подобно многим водорослям, могут вести себя как гетеротрофы. Таким образом, бактериальный фотосинтез может быть полезен в загрязненных и эвтрофных водах, в связи с чем сейчас усиливается его изучение, но он не может заменить «настоящий» фотосинтез с выделением кислорода, от которого зависит вся жизнь на Земле.

Недавние открытия, показавшие, что у высших растений имеются разные биохимические пути восстановления двуокиси углерода (см. уравнение восстановления на с. 42), имеют важное значение для экологии. У большинства растений фиксация двуокиси углерода идет по *C_3-пентозофосфатному пути*, или *циклу Кальвина*; этот путь много лет считался единственно возможным при фотосинтезе. Но в 60-х годах этого века несколько физиологов растений, в том числе Хэтч (Hatch) и Слэк (Slack) в Австралии, обнаружили, что у некоторых растений восстановление двуокиси углерода происходит иначе, по циклу *C_4-дикарбоновых кислот*. У этих последних растений в обкладке проводящих пуч-

ков (вокруг жилок листа) имеются крупные хлоропласты. Эта отличительная морофологическая особенность была отмечена еще сто лет назад, но никто не предполагал, что она свидетельствует о принципиальном физиологическом различии. Оказалось, что растения с циклом дикарбоновых кислот иначе, чем обычные, реагируют на свет, температуру и воду. При обсуждении экологиче-

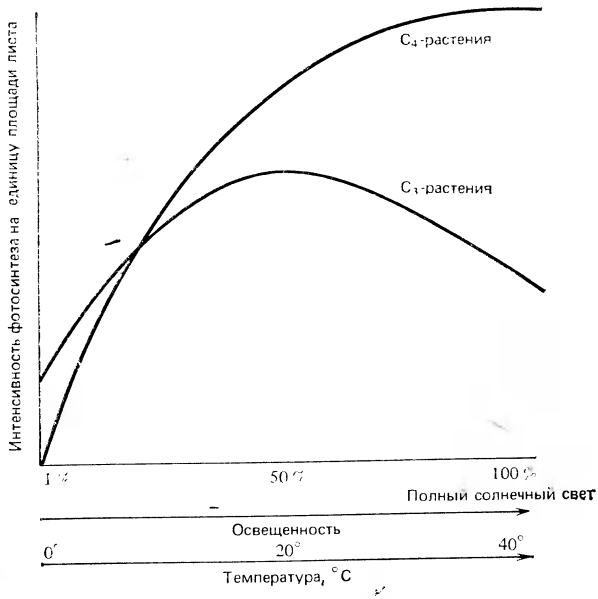


Рис. 2.6. Сравнение фотосинтеза у C_3- и C_4-растений при увеличении освещенности и повышении температуры. Объяснения см. в тексте.

ских следствий этих особенностей растения в соответствии с характером протекающих у них процессов фотосинтеза называют *C_3-растениями* или *C_4-растениями*.

На рис. 2.6 сравнивается реакция растений C_3 и C_4 на свет и температуру. У первых максимальная интенсивность фотосинтеза (на единицу поверхности листа) обычно наблюдается при умеренной освещенности и температуре, а высокие температуры и яркий солнечный свет подавляют фотосинтез. Напротив, C_4-растения адаптированы к яркому свету и высокой температуре и в таких условиях значительно превосходят по продуктивности C_3-растения. Кроме того, они более эффективно используют воду: как правило, на производство 1 г сухого вещества им требуется менее 400 г воды, а C_3-растениям — от 400 до 1000 г воды. К тому же фотосинтез у C_4-растений не ингибируется высокими

концентрациями кислорода, как это происходит у C_3-видов. Одна из причин того, что C_4-растения более эффективны у верхних пределов световой и температурной шкал, состоит в том, что у них невелико фотодыхание, т. е. при увеличении освещенности продукты фотосинтеза не тратятся на дыхание. Некоторые C_4-растения, по-видимому, более устойчивы к поеданию насекомыми (Caswell et al., 1973), хотя этот вопрос изучен еще не до конца. Возможно, эта особенность связана с низким содержанием белка у таких растений. Вместе с тем Хейнс и Хэнсон (Haines, Hanson, 1979) обнаружили, что для консументов с засоленного марша детрит из C_4-растений оказался более питательным, чем детрит из C_3-растений.

C_4-фотосинтез особенно характерен для растений семейства злаков (Gramineae), но встречается и у растений многих других семейств, как однодольных, так и двудольных. Как и следовало ожидать, C_4-виды преобладают среди растительности пустынь и степей в теплом и тропическом климате и редки в лесах и на туманном севере, где освещенность и температуры низкие. В табл. 2.2 представлены данные, свидетельствующие об увеличении доли C_4-видов вдоль градиента от прохладных влажных прерий Центрального Запада США до жарких сухих пустынь Юго-Востока, а также о характере изменения соотношения C_4/C_3 по сезонам в пустынях умеренной зоны. Не удивительно, что росичка, этот печально известный сорняк газонов в пригородных поселках, относится к C_4-видам, подобно ряду других сорняков, процветающих на созданных человеком хорошо прогреваемых открытых участках. Более детальное сравнение C_3- и C_4-растений можно найти в работах Блэка (Black, 1971), Бьёркмана и Бири (Bjorkman, Beery, 1973) и Бири (Beery, 1975).

Таблица 2.2. Доля видов C_4-растений в прериях и пустынях США по трансекте восток—запад.

	Число C_4-видов, %
Высокотравная прерия	50
Смешанный грасленд	67
Низкотравный грасленд	100
Пустынные летние однолетники	100
Пустынные зимние однолетники	0

Хотя в пересчете на площадь листвы эффективность фотосинтеза у C_3-растений ниже, эти растения создают бо́льшую часть фотосинтетической продукции мира, возможно, потому, что они более конкурентоспособны в смешанных сообществах, где расте-

ния затеняют друг друга и где освещенность, температура и другие факторы ближе к средним значениям, чем к предельным (из фиг. 2.6 видно, что C_3-растения превосходят C_4-растения при слабой освещенности и низкой температуре). Это еще один хороший пример принципа, гласящего, что «целое — не просто сумма частей». Выживание наиболее приспособленных в реальном мире — не всегда выживание видов, физиологически более эффективных в оптимальных условиях в монокультуре: чаще выживают виды, преуспевающие в смешанной культуре в изменчивых и не всегда оптимальных условиях. Иными словами, то, что эффективно в изоляции, не обязательно эффективно в сообществе, где на естественный отбор сильно влияют межвидовые взаимодействия.

Растения, которые в настоящее время играют главную роль в питании человечества, такие, как пшеница, рис, картофель и большая часть овощей, относятся в основном к C_3-видам, поскольку культуры, пригодные для интенсивного механизированного земледелия, были выведены преимущественно в умеренной зоне Северного полушария. Культуры тропического происхождения, например кукуруза, сорго и сахарный тростник, относятся к C_4-растениям. Очевидно, следовало бы вывести больше C_4-сортов растений для возделывания их в орошаемых пустынях и в тропиках.

Недавно был открыт еще один способ фотосинтеза, приспособленный к условиям пустынь и получивший название САМ-метаболизм[1]. У некоторых суккулентов пустыни, в том числе кактусов, устьица на протяжении жаркого дня закрыты и открываются только прохладной ночью. Двуокись углерода, поглощаемая через устьица, накапливается в форме органических кислот (отсюда и название) и фиксируется в углеводах только на следующий день. Такая задержка фотосинтеза значительно уменьшает дневные потери воды, усиливая этим способность суккулентных растений сохранять водный баланс и запасы воды.

Микроорганизмы, которых называют *хемосинтезирующими бактериями*, относятся к *хемолитотрофам*, потому что они получают энергию для включения двуокиси углерода в состав компонентов клетки не за счет фотосинтеза, а в результате химического окисления простых неорганических соединений, например аммиака (в нитрит), нитрита (в нитрат), сульфида (в серу), двухвалентного железа (в трехвалентное). Такие микроорганизмы могут расти в темноте, но большинству из них нужен кислород. В качестве примеров можно привести серобактерии *Thiobacillus*, встречающиеся в изобилии в серных источниках, а также различные азотные бактерии, играющие важную роль в кругово-

[1] Сокращение английских слов crassulacean acid metabolism, т. е. кислотный метаболизм толстянковых. — *Прим. перев.*

роте азота. Хемолитотрофы участвуют в основном во вторичном использовании углерода, а не в образовании первичной продукции, так как в конечном счете источником энергии для них служит органическое вещество, полученное в процессе фотосинтеза.

Однако недавно были открыты уникальные глубоководные экосистемы, функционирование которых целиком основано на активности хемосинтезирующих бактерий, не зависящих от продуктов фотосинтеза. Эти экосистемы существуют в абсолютной темноте, где происходит спрединг дна океана, создавая выходы горячей воды, богатой минеральными солями и серой. Здесь обитают различные морские животные, в том числе двустворчатые моллюски длиной около 30 см и необычные трехметровые черви. Они получают энергию от бактерий, использующих сульфиды и, возможно, другие неорганические соединения, а также CO_2 и O_2 (их изображения см. в работе Ballard, Grassle, 1979). Некоторые из этих животных непосредственно питаются серобактериями, у других, по-видимому, серобактерии постоянно обитают в кишечнике. Перед нами — настоящая древняя геотермальная экосистема, так как восстановленные соединения серы, служащие источником энергии для нее, образуются за счет тепла земного ядра. Это любопытное исключение из общего правила, согласно которому процесс производства пищи инициируют свет и зеленые растения (Karl et al., 1980).

Благодаря способности функционировать в отсутствие света — в осадках, почве и на дне океанов хемосинтезирующие бактерии не только играют роль в извлечении минеральных питательных веществ, но, как показал русский гидробиолог И. Т. Сорокин (1966), они используют энергию (вторично используя углерод, о чем упоминалось выше), которая иначе была бы недоступна для консументов.

Большинство высших (семенных) растений и многие виды водорослей используют только простые неорганические вещества и, следовательно, являются полностью автотрофными. Но некоторые водоросли нуждаются в каком-то одном определенном сложном органическом «ростовом веществе», которое они сами не способны синтезировать. Другие виды нуждаются в двух, трех или многих таких ростовых веществах и, следовательно, являются частично гетеротрофными. Организмы, занимающие промежуточное положение между автотрофами и гетеротрофами, часто называют *ауксотрофными* (от лат. auxiliarius — вспомогательный). (См. обзоры Provasoli, 1966; Hutner, Provasoli, 1964; Lewin, 1963.) Для «страны полуночного солнца» (северной Швеции) Роде (Rodhe, 1955) получил данные, показывающие, что летом фитопланктонные организмы в озерах ведут себя как продуценты, а в течение длинной зимней ночи, продолжающейся несколько месяцев, они, по-видимому, способны утилизировать органическое

вещество, накопившееся в воде, т. е. ведут себя как консументы.

В глобальном масштабе эволюционно наиболее развитые формы жизни можно четко разделить на автотрофов и гетеротрофов, причем для выживания последних необходим газообразный кислород. Но многие виды и штаммы низших микроорганизмов — бактерий, грибов, низших водорослей и простейших — не столь специализированы. Они приспособлены к промежуточному способу существования и могут с автотрофии переключаться на гетеротрофию, жить в присутствии и в отсутствие кислорода.

Типы разложения (катаболизма) и разрушителей. В целом можно сказать, что в природе гетеротрофный процесс разложения примерно уравновешивает автотрофный метаболизм. Если рассматривать разложение в широком смысле слова как «любое биологическое окисление, дающее энергию», то с учетом потребности в кислороде можно выделить несколько типов этого процесса, приблизительно аналогичных типам фотосинтеза.

1. Аэробное дыхание — акцептором электронов (окислителем) служит газообразный (молекулярный) кислород.

2. Анаэробное дыхание протекает без участия газообразного кислорода. Акцептором электронов (окислителем) служит не кислород, а какое-либо другое неорганическое или органическое соединение.

3. Брожение тоже анаэробный процесс, но окисляемое органическое соединение само служит акцептором электронов (окислителем).

Аэробное дыхание (тип 1) — процесс, обратный «нормальному» фотосинтезу; в этом процессе синтезированное органическое вещество (CH_2O) вновь разлагается с образованием CO_2 и H_2O и с высвобождением энергии. Все высшие растения и животные и большинство представителей Monera и Protista (рис. 2.4) получают энергию для поддержания жизнедеятельности и построения клеток именно с помощью этого процесса. В итоге завершенного дыхания образуются CO_2, H_2O и вещества клетки, однако процесс может идти не до конца, и в результате такого незавершенного дыхания образуются органические соединения, еще содержащие некоторое количество энергии, которая в дальнейшем может быть использована другими организмами (процессы типа 2 и 3).

Бескислородное дыхание служит основой жизнедеятельности главным образом у сапрофагов (бактерии, дрожжи, плесневые грибы, простейшие), хотя как звено метаболизма оно может встречаться и в некоторых тканях высших животных. Хороший пример облигатных анаэробов — метановые бактерии, которые разлагают органические соединения, образуя метан (CH_4) путем восстановления либо органического углерода, либо углерода карбонатов (таким образом, дыхание у них может происходить по

типам 2 и 3). Метан, часто именуемый болотным газом, поднимается к поверхности, где он может либо окислиться, либо, самовоспламеняясь, «превратиться» в НЛО (неопознанный летающий объект)! Метановые бактерии участвуют также в разложении содержимого рубца у домашнего скота и других жвачных животных. Мы расходуем запасы природного газа и других горючих ископаемых, и, возможно, придется одомашнить эти микробы с целью крупномасштабного получения метана из навоза или других органических источников.

Бактерии *Desulfovibrio* — экологически важный пример анаэробного дыхания (тип 2); эти бактерии восстанавливают SO_4 в глубоких отложениях и в бескислородных водах, например в Черном море, до газообразного H_2S. Этот газ может подняться в верхние слои отложений или в поверхностные воды, где его используют другие организмы (например, фотосинтезирующие бактерии). К общеизвестным организмам, использующим брожение (тип 4), относятся, разумеется, дрожжи. Они имеют большую практическую ценность для человека, но, кроме того, в изобилии встречаются в почве, где играют ключевую роль в разложении растительных остатков.

Как уже указывалось, многие группы бактерий (например, факультативные анаэробы) способны и к аэробному, и к анаэробному дыханию, но конечные продукты этих двух реакций различны и количество высвобождающейся энергии при анаэробном дыхании значительно меньше. На рис. 2.7 представлены результаты интересного исследования, в котором один и тот же вид бактерий, *Aerobacter*, выращивали в анаэробных и аэробных условиях с использованием глюкозы в качестве источника углерода. В присутствии кислорода почти вся глюкоза превращалась в бактериальную биомассу и CO_2; в отсутствие же кислорода разложение было неполным, гораздо меньшая часть глюкозы превращалась в углеродсодержащие вещества клеток и во внешнюю среду выделялся ряд органических соединений. Чтобы окислить их, потребовались бы другие специализированные виды бактерий. Когда скорость поступления органического детрита в почву и донные отложения высока, бактерии, грибы, простейшие и другие организмы создают анаэробные условия, используя кислород быстрее, чем он диффундирует в субстрат. При этом разложение органического вещества не прекращается — оно продолжается, хотя часто в замедленном темпе, если в среде имеются микроорганизмы с достаточно широким диапазоном анаэробных типов метаболизма.

Хотя анаэробные сапрофаги (и облигатные, и факультативные) являются малозаметной частью сообщества, они тем не менее важны для экосистемы, так как лишь они способны к дыханию в лишенных света бескислородных слоях почвы и подвод-

ных осадков. Они «спасают» энергию и вещества, которые диффундируют из глубин и становятся доступными для аэробов.

Анаэробные формы жизни представляют первичный мир живого (полагают, что древнейшими формами жизни были анаэробные прокариоты; см. рис. 2.4), на основе которого позднее эволюционировал аэробный мир. Рич (Rich, 1978) так описывает

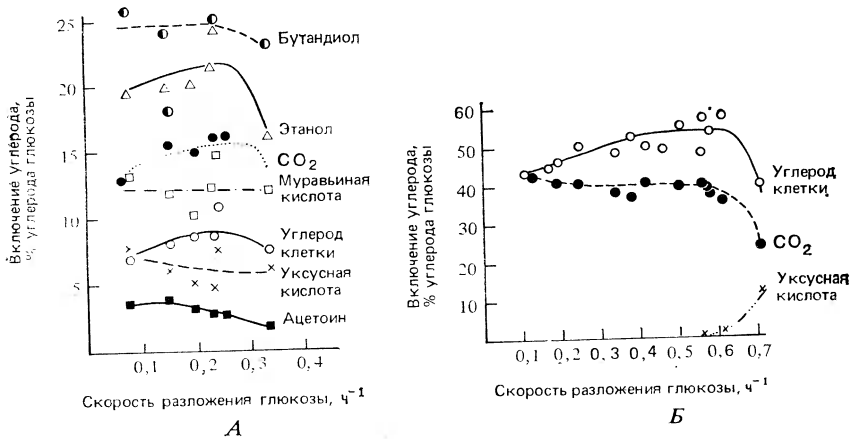


Рис. 2.7. Разложение глюкозы бактерией *Aerobacter* в анаэробных *(А)* и аэробных *(Б)* условиях. Обратите внимание, что в аэробных условиях разложение идет до конца, причем от 40 до 50% исходного углерода глюкозы входит в состав бактериальной биомассы. В анаэробных условиях, напротив, используется лишь около 15% углерода глюкозы и не полностью разложившиеся органические продукты остаются в окружающей среде. Снижение интенсивности включения углерода в клетки и выделения CO_2, а также начало образования уксусной кислоты свидетельствуют о том, что снабжение кислородом ухудшается, вследствие чего возникает ситуация, показанная на рис. *А*. (По Pirt, 1957.)

двухступенчатую эволюцию жизни: «Докембрийские формы жизни появились при увеличении количества свободной энергии, когда в результате удлинения цепи переноса электрона увеличилась высвобождаемая энергия, т. е. повысилось *качество* энергии, доступной организмам. На втором этапе в процессе обычной эволюции энергетическая ценность единицы органического вещества стала фиксированной (конечным акцептором электронов стал кислород) и развитие жизни стало зависеть от *количества* энергии, доступной организмам».

В современном мире восстановленные неорганические и органические соединения, синтезированные микроорганизмами в анаэробных условиях, служат резервуарами углерода для фиксирования энергии в процессе фотосинтеза. Позже в аэробных условиях эти восстановленные соединения используются как

субстраты аэробными хемолитотрофами и гетеротрофами. Таким образом анаэробные и аэробные организмы тесно взаимосвязаны и функционально дополняют друг друга. Так, в системе очистки городских сточных вод, созданной человеком разлагающей субсистеме, для максимальной эффективности используется комбинированная деятельность анаэробных и аэробных сапрофагов.

Разложение: общий обзор. Разложение — результат как абиотических, так и биотических процессов. Так, например, степные и лесные пожары — это не только важные лимитирующие или регулирующие факторы, о чем подробнее будет сказано ниже, но и «агенты разложения» детрита, возвращающие большое количество CO_2 и других газов в атмосферу, а минеральных веществ — в почву. Пожар — важный, даже необходимый, процесс в так называемых экосистемах огневого типа, где физические условия таковы, что микроорганизмы-деструкторы не успевают разлагать образующиеся органические остатки. Механическое размельчение органических остатков происходит в результате процессов замораживания и оттаивания и воздействия силы текущей воды. Однако в основном окончательное разложение отмерших растений и животных осуществляют гетеротрофные микроорганизмы или сапрофаги. Разумеется, такое разложение есть результат процесса добывания пищи бактериями и грибами. Таким образом, разложение происходит благодаря преобразованиям энергии внутри организмов и передаче ее между ними. Этот процесс абсолютно необходим для жизни. Прекратись он, все биогенные элементы вскоре оказались бы связанными в мертвых остатках, и стало бы невозможным продолжение жизни. В бактериальных клетках и грибном мицелии имеются наборы ферментов, необходимых для протекания специфических химических реакций. Эти ферменты выделяются в мертвое вещество; некоторые продукты его разложения потребляются разлагающими организмами, для которых они служат пищей, другие остаются в среде; кроме того, некоторые продукты выводятся в среду из клеток. Ни один вид сапротрофов не может осуществить полное разложение отмерших остатков. Однако, как правило, комплекс разрушителей в биосфере состоит из большого числа видов, которые, действуя последовательно, производят полное разложение. Не все части растений и животных разрушаются с одинаковой скоростью. Жиры, сахара и белки разлагаются быстро, но растительная клетчатка, лигнин древесины, хитин, волосы и кости животных разрушаются очень медленно. На рис. 2,8, *А* сравниваются скорости разложения отмершей травяной массы спартины и остатков манящих крабов, помещенных в сетчатые нейлоновые мешочки, в засоленном марше штата Джорджия. Обратите внимание, что большая часть животных остатков и около 25% сухой массы остатков морской травы разложилось примерно за 2 мес,

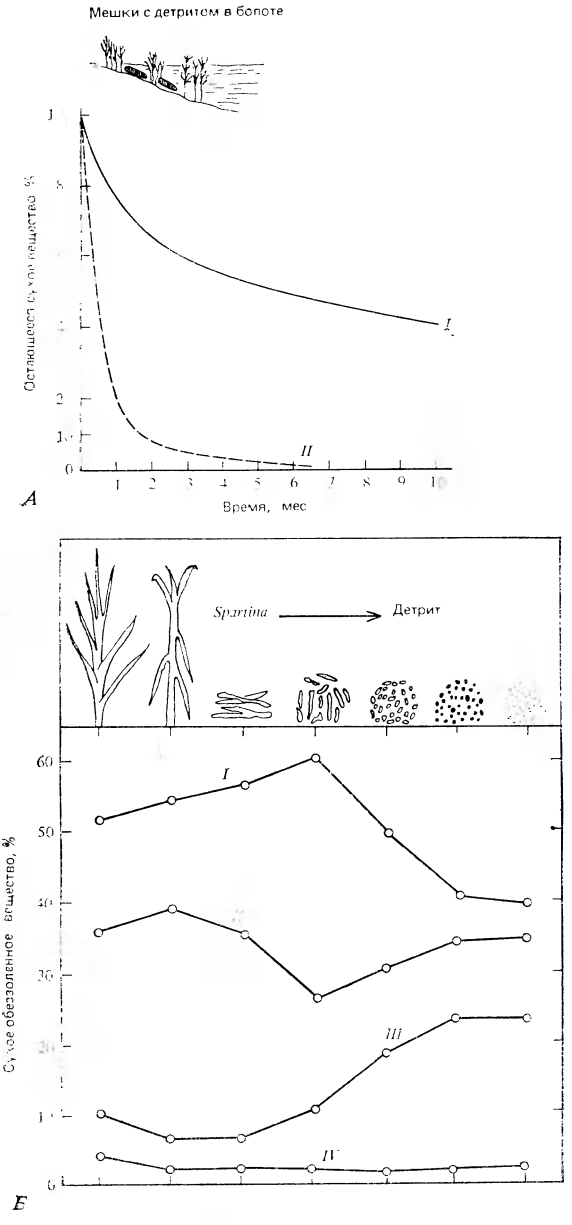


Рис. 2.8. Два аспекта разложения в экосистеме соленого марша в Джорджии. *А*. Степень разложения (в %) отмершей болотной травы *Spartina alterniflora (I)* и манящих крабов *Uca pugnax (II)*, помещенных в мешочки из редкой нейлоновой ткани в приливной зоне марша. *Б*. Обогащение детрита травы белком в результате деятельности микроорганизмов на последних стадиях разложения частиц детрита. (По E. Odum, de la Cruz, 1967.) Животные, питающиеся в донных отложениях (улитки, черви, двустворчатые моллюски, креветки, рыбы), часто избирательно поедают более питательные мелкие частицы (см. Newell, 1965; W. Odum, 1968). *I* — безазотистый экстракт; *II* — грубые волокна; *III* — белки; *IV*—жиры.

а остальные 75% травяных остатков, в основном клетчатка, разлагались медленнее. Через 10 мес оставалось еще 40% травяной массы, но остатки крабов исчезли полностью. По мере того как детрит размельчается и удаляется из мешочка, оставшаяся часть в результате активной жизнедеятельности микроорганизмов обогащается белком (рис. 2.8, *Б*); благодаря этому она становится более питательной для детритоядных животных (Odum, de la

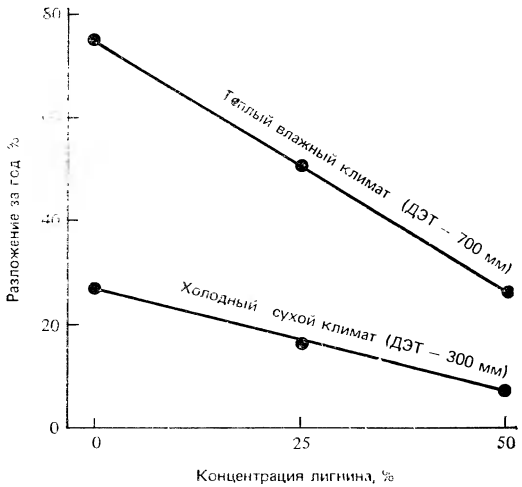


Рис. 2.9. Зависимость разложения лесной подстилки от содержания лигнина и от климата. ДЭТ — действительная эвапотранспирация. (По Meentemeyer, 1978).

Cruz, 1967; Kaushik, Hynes, 1968). График на рис. 2.9 показывает, что разложение лесного опада (листьев и веточек) очень сильно зависит от содержания в них лигнина (устойчивого полисахарида древесины) и от климатических условий.

Наиболее устойчивым продуктом разложения является *гумус*, или *гумусовые вещества*, который, как уже указывалось, представляет собой обязательный компонент всех экосистем. Удобно различать три стадии разложения: 1) размельчение детрита в результате физического и биологического воздействий, сопровождаемое высвобождением растворенного органического вещества; 2) сравнительно быстрое образование гумуса и высвобождение сапротрофами дополнительного количества растворимых органических веществ; 3) более медленная минерализация гумуса.

Медленные темпы разложения гумуса — один из факторов, обусловливающих запаздывание разложения по сравнению с продукцией и накоплением кислорода (о значении двух последних

процессов говорилось ранее). Обычно гумус имеет вид темного, часто желтовато-коричневого аморфного или коллоидного вещества с довольно неопределенным химическим составом. Физические свойства или химическое строение гумусовых веществ мало различаются в географически удаленных или биологически различных наземных экосистемах, но недавние исследования позволяют

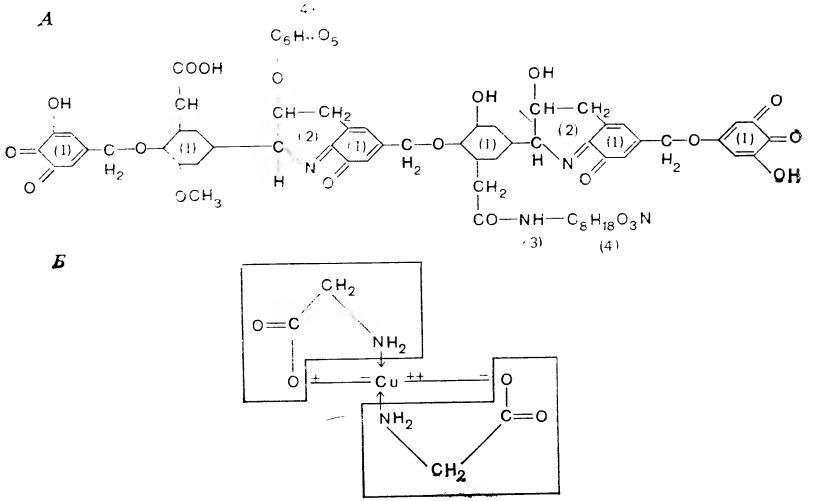


Рис. 2.10. *А.* Возможная модель структуры молекулы гуминовой кислоты, иллюстрирующая основные особенности: наличие ароматических (фенольных) колец (1), циклического азота (2), азотсодержащей боковой цепи (3) и углеводных остатков (4). Все эти особенности строения придают гумусовым веществам высокую устойчивость к разложению. *Б.* Наглядная схема процесса хелатирования. Ион меди (Cu) удерживается, как клешнями краба, парой ковалентных (⟶) и ионных (— и +) связей между двумя молекулами аминокислоты глицина.

предположить, что морские гумусовые вещества имеют иное происхождение и потому иную структуру.

С химической точки зрения гумусовые вещества представляют собой продукты конденсации ароматических соединений (фенолов) с продуктами распада белков и полисахаридов. Модель молекулярной структуры гумуса, полученного из лигноцеллюлозы, приведена на рис. 2.10. Бензольное кольцо фенольного типа и боковые цепи делают такие соединения устойчивыми к микробному разложению. Для расщепления подобных структур, видимо, требуются специальные ферменты типа оксигеназ (Gibson, 1968), которые часто отсутствуют у широко распространенных почвенных и водных сапротрофов. По иронии судьбы многие токсичные

продукты, которые человек вводит сейчас в окружающую среду,— гербициды, пестициды, промышленные отходы — являются производными бензола и из-за своей высокой устойчивости и токсичности представляют серьезную опасность.

В 1925 г. основоположник экологии микроорганизмов С. Н. Виноградский выдвинул идею, согласно которой организмы, разлагающие свежее органическое вещество, представляют собой экологически обособленную флору, отличную от флоры микроорганизмов, разлагающих гумус. Он назвал эти группы соответственно *зимогенными* и *автохтонными* (Виноградский, 1949, с. 473). Однако и до сего дня еще точно не известно, разлагается ли гумус особыми организмами, имеющими специальные ферменты, или же это происходит в результате абиотических химических процессов (а может быть, и обоими путями). Успехи в изучении гумуса незначительны, возможно, потому, что он не поддается обычному анализу в химической лаборатории. Здесь необходимы более интенсивные исследования в природной обстановке, in situ. Одна из таких работ принадлежит Трайбу (Tribe, 1963), который изучал образование гумуса из вещества, помещенного между двумя стеклянными пластинками в почву, откуда эти пластинки можно было периодически извлекать для микроскопирования и химического анализа.

Процесс фоссилизации органического вещества протекает в два этапа: 1) гумификация — фаза, идущая сравнительно быстро, как правило, в присутствии кислорода; 2) карбонификация — фаза очень медленная, идущая в основном в анаэробных условиях. Второй этап ведет к образованию из торфа лигнитов, затем бурого и наконец каменного угля; следует отметить, что в каждом из последовательно образующихся продуктов концентрация углерода возрастает (Hartenstein, 1981).

Детрит, гумусовые вещества и другой органический материал, подвергающийся разложению, играют важную роль в образовании плодородных почв. Присутствие этих продуктов в умеренном количестве придают почве структуру, благоприятную для роста растений. Кроме того, многие органические вещества образуют комплексы с минеральными питательными веществами, что облегчает усвоение этих последних растениями. Примером может служить хелатирование (от греч. chēlḕ — клешня), процесс, в результате которого образуются комплексы с ионами металлов; эти комплексы остаются в растворе и не обладают токсическим действием в отличие от неорганических солей того же металла. На рис. 2.10, *Б* показано, как пары ковалентных (→) и ионных (— и +) связей между двумя молекулами аминокислоты глицина как клешнями краба удерживают ион меди. Промышленные отходы содержат токсичные металлы в больших концентрациях, однако,

к счастью, хелатирующие агенты, получающиеся в результате естественного разложения органического вещества, ослабляют токсическое влияние металлов на организмы. Например, токсичность меди для фитопланктона коррелирует с концентрацией свободных ионов Cu^{2+}, а не с общим содержанием меди. Поэтому данное количество меди менее токсично в прибрежном местообитании, чем в открытом море, где меньше органического вещества, которое могло бы связать металл в комплексах.

Результаты, получаемые в последнее время, свидетельствуют о том, что фаготрофы, особенно мелкие животные (простейшие, почвенные клещи, коллемболы, нематоды, остракоды, улитки и т. д.), играют более значительную роль в процессах разложения, чем предполагалось ранее. Как показали данные трех экспериментальных исследований, приведенные на рис. 2.11, после селективного удаления этой микрофауны разложение отмершего растительного материала сильно замедляется. Хотя многие питающиеся детритом животные (детритофаги) на самом деле не могут переваривать лигноцеллюлозный комплекс и получают энергию пищи главным образом от микрофлоры, развивающейся на этом же материале, они ускоряют разложение растительного опада различными непрямыми путями: 1) измельчая детрит и таким образом увеличивая площадь поверхности, доступную для воздействия микроорганизмов; 2) вводя в среду белки или ростовые вещества (часто содержащиеся в выделениях животных), стимулирующие рост микроорганизмов; и 3) стимулируя рост и метаболическую активность микробных популяций, постоянно выедая часть бактерий и грибов. Наконец, многие детритоядные животные являются *копрофагами* (от греч. kópros — навоз), т. е. их обычная пища — экскременты, обогащенные питательными веществами за счет жизнедеятельности поселяющихся на них микроорганизмов (Newell, 1965; Frankenberg, Smith, 1967). Например, жук *Popilius*, живущий в трухлявых стволах деревьев, использует свои ходы в древесине как своеобразный «внешний рубец», где экскременты и размельченные частицы древесины обогащаются за счет жизнедеятельности грибов, а затем снова поедаются жуком (Mason, Odum, 1969). В этом случае копрофагия основана на взаимодействии насекомого и гриба — взаимодействии, которое облегчает жуку использование энергии пищи и ускоряет разложение древесины. В море фекалии пелагических оболочников, так называемых сальп, питающихся микрофлорой, отфильтрованной ими из воды, служат, как было показано, важным источником пищи для других морских животных, в том числе для рыб.

Уже давно было высказано предположение, что беспозвоночные способствовали бы работе биологических очистных фильтров (Hawkes, 1963), размельчая субстрат, предназначенный для раз-

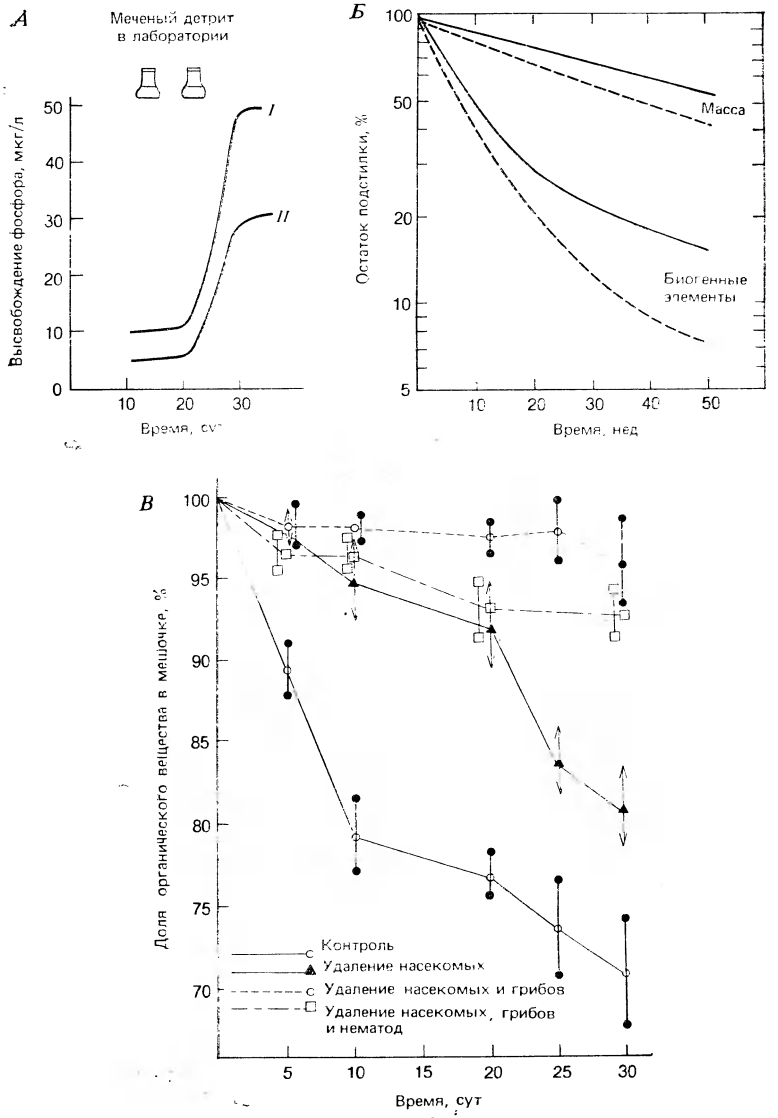


Рис. 2.11. Три эксперимента, демонстрирующие важную роль мелких животных в разложении органических веществ. *А*. Высвобождение в среду меченого фосфора из детрита с соленого марша в лабораторных условиях протекает гораздо быстрее в том случае, если в колбе содержатся не одни бактерии (*II*), а бактерии и простейшие (*I*). (По Johannes, 1965.) *Б*. Уменьшение массы и потеря элементов питания из проб лесной подстилки, помещенных в мешочки, где микрочленистоногие убиты нафталином (который не действует на бактерии и грибы), идут гораздо медленнее (сплошная линия), чем в присутствии микрочленистоногих. (По Crossley, Witkamp, 1964.) *В*. Потеря органического вещества из мешочков с пробами подстилки, закопанными на лугу, значительно замедляется, когда из мешочков избирательно удаляют микрочленистоногих, нематод или грибы. (По Santos et al., 1981.)

ложения бактериями и тем самым ускоряя их действие. Однако серьезно этим вопросом никто не занимался, поскольку инженеры обычно рассматривают «червей» и подобных им животных как помеху и считают, что главное в разложении — бактериальная активность. С 1975 г. в ряде работ были получены данные, свидетельствующие о том, что фаготрофы могут ускорять разложение бытовых отходов.

Основной функцией процесса разложения всегда считалась минерализация органических веществ, в результате чего растения снабжаются минеральным питанием, однако в последнее время этому процессу приписывают еще одну функцию, которая начинает привлекать все большее внимание экологов. Не говоря уже о том, что сапротрофы служат пищей другим животным, органические вещества, выделяемые в среду при разложении, могут сильно влиять на рост других организмов экосистемы. Джулиан Хаксли (Julian Huxley) в 1935 г. предложил для химических веществ, которые оказывают коррелирующее действие на систему через внешнюю среду, термин «наружные диффундирующие гормоны». Лукас (Lucas, 1947) предложил термин «эктокрины» (некоторые авторы предпочитают называть их «экзокринами»). Хорошо выражает смысл понятия и термин «гормоны среды» (environmental hormones), но чаще всего для обозначения веществ, выделяемых одним видом и влияющих на другие, используют термин «вторичные метаболиты». Эти вещества могут быть ингибиторами, как антибиотик пенициллин (продуцируемый плесневым грибом), или стимуляторами, как различные витамины и другие ростовые вещества, например тиамин, витамин B_{12}, биотин, гистидин, урацил и другие; химическая структура многих из этих веществ до сих пор не выяснена.

Основными продуцентами гормонов среды являются, по-видимому, сапротрофы, однако выяснилось, что водоросли также выделяют вещества, сильно влияющие на структуру и функцию водных сообществ. Выделения листьев и корней высших растений, обладающие ингибиторным действием, также играют важную роль в функционировании сообществ. К. Муллер (C. H. Muller) и его сотрудники называют такие выделения «аллелопатическими веществами» (от греч. allēlōn — друг друга, páthos — страдание), они показали, что в сложном взаимодействии с пожарами эти метаболиты регулируют развитие растительности пустынь и зарослей чапараля (Muller et al., 1968). В сухом климате эти выделения имеют тенденцию накапливаться и потому играют большую роль, чем во влажном. Значение биохимических выделений в развитии и внутренней дифференцировке сообществ рассмотрено в работах Уиттэкера и Фини (Whittaker, Feeney, 1970), а также Райса (Rice, 1964).

Подводя итог, можно сказать, что разложение органических остатков — длительный и сложный процесс, контролирующий несколько важных функций экосистемы. Например, в результате этого процесса: 1) возвращаются в круговорот элементы питания, находящиеся в мертвом органическом веществе; 2) образуются хелатные комплексы с элементами питания; 3) с помощью микроорганизмов элементы питания и энергия возвращаются в систему; 4) производится пища для последовательного ряда организмов в детритной пищевой цепи; 5) производятся вторичные метаболиты ингибирующего, стимулирующего и часто регуляторного действия; 6) преобразуются инертные вещества земной поверхности, что приводит к образованию такого уникального природного тела, каким является почва; и 7) поддерживается состав атмосферы, способствующий жизни крупных аэробов, таких, как мы сами.

Общий баланс процессов продукции и разложения. Хотя в природе имеется широкий спектр организмов с самыми разнообразными функциями, разделение их на автотрофов, фаготрофов и сапротрофов — весьма удобный способ систематизации при описании экологической структуры сообществ, подобно тому как «продукция», «потребление» и «разложение» служат полезными представлениями при описании функций сообщества в целом. Эти и другие экологические категории относятся *к функциям, а не к видам как таковым*, поскольку популяция конкретного вида может выполнять не одну, а несколько основных функций. Как уже отмечалось, для эволюционно более продвинутых форм обычно характерен довольно узкий диапазон функций. Отдельным видам бактерий, грибов, простейших и водорослей может быть свойствен высокоспециализированный метаболизм, но эти низшие типы, рассматриваемые в целом, крайне разнообразны по своим возможностям и способны выполнять почти все возможные биохимические превращения. Хотя мы считаем микроорганизмы «примитивными», человек и другие так называемые «высшие» организмы не могли бы жить без микробов, которых Коул (Cole, 1966) назвал «дружественными»; быстро приспосабливаясь к меняющимся условиям, они обеспечивают «тонкую настройку», поддерживающую стабильность экосистемы.

Как подчеркивалось в разделе «Определения», для биосферы в целом важнейшее значение имеет отставание процесса полной гетеротрофной утилизации и разложения продуктов автотрофного метаболизма от процесса их создания, поскольку именно отставание обусловило накопление в недрах горючих ископаемых, а в атмосфере — кислорода. Таким образом, крайнюю озабоченность должна вызывать деятельность человека, который хотя и ненамеренно, но очень значительно ускоряет процессы разложения: 1) сжигая органическое вещество, накопленное в горючих иско-

паемых; 2) ведя интенсивное сельское хозяйство, ускоряющее разложение гумуса; 3) сводя леса во всем мире и сжигая древесину (которая остается основным источником энергии для двух третей человечества, живущих в экономически развивающихся странах). В результате всех этих видов деятельности в воздух выбрасывается CO_2, до того фиксированная в угле, нефти, древесине и в гумусе мощных лесных почв. Количество CO_2, поступающее в атмосферу в результате хозяйственной деятельности человека, все еще невелико по сравнению с количеством, уже находящимся в обращении, тем не менее с 1900 г. концентрация CO_2 в атмосфере возросла. Возможные последствия этого (изменение климата) будут рассмотрены в гл. 4.

6. Кибернетическая природа и стабильность экосистем

Определения

Помимо потоков энергии и круговоротов веществ, о чем уже упоминалось в разд. 1 (подробнее об этом см. гл. 3 и 4), экосистемы характеризуются развитыми информационными сетями, включающими потоки физических и химических сигналов, связывающих все части системы и управляющих (или регулирующих) ею как одним целым. Поэтому можно считать, что экосистемы имеют кибернетическую (от греч. kybernētikḗ — искусство управления) природу, хотя в отличие от созданных человеком кибернетических устройств ее управляющие функции сосредоточены внутри нее и диффузны (а не направлены вовне и специализированы). Избыточность (когда какая-то функция может выполняться не одним, а несколькими видами или компонентами) повышает стабильность системы. Степень достигаемой стабильности весьма различна и зависит как от жесткости окружающей среды, так и от эффективности внутренних управляющих механизмов. Выделяют два типа стабильности: *резистентная устойчивость* (способность оставаться в устойчивом состоянии под нагрузкой) и *упругая устойчивость* (способность быстро восстанавливаться); эти два типа стабильности связывает обратная зависимость.

Объяснения и примеры

Элементарные принципы кибернетики схематически представлены на рис. 2.12, где сравнивается целенаправленная автоматическая система управления с особым, как в механическом устройстве, внешним управлением (A) и экосистема — нетелеологическая система с диффузной регуляцией входящих в нее субсистем

(*Б*). В обоих случаях управление основано на *обратной связи*, которая осуществляется, когда часть сигналов с выхода поступает на вход. Если эта обратная связь положительна (как доходы

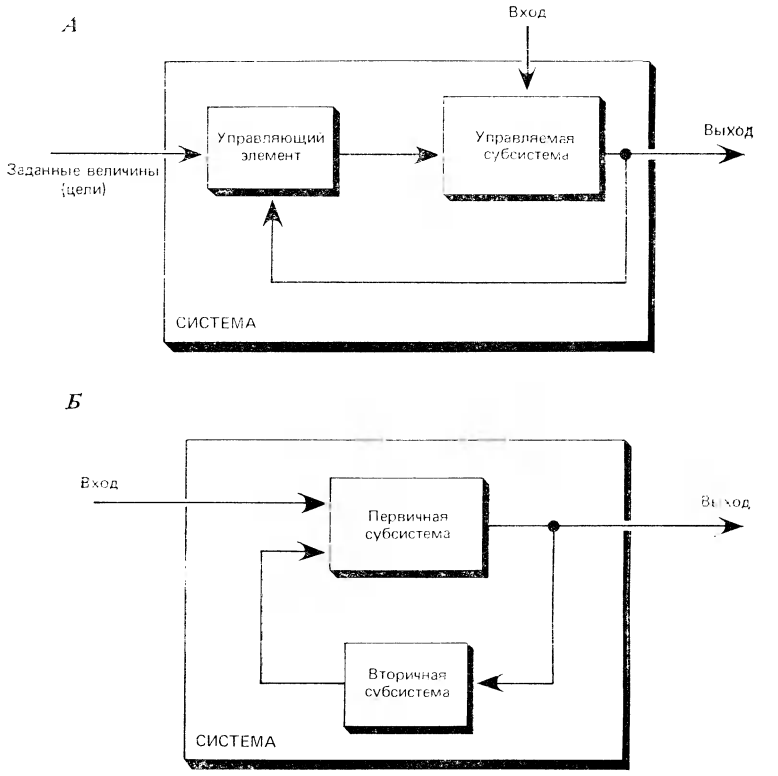


Рис. 2.12. Системы с обратной связью. *А*. Модель, пригодная для имитации искусственных автоматических управляющих систем и гомеостатических целенаправленных организменных систем. *Б*. Модель нетелеологических (нецеленаправленных) систем, в том числе экосистем, в которых управляющие механизмы рассеяны внутри системы и основаны на взаимодействии между первичной и вторичной субсистемами. (По Patten, Odum, 1981.)

по сложному проценту, которые становятся частью основного капитала), то значение управляемой переменной возрастает. *Положительная обратная связь* — это связь, усиливающая отклонения, и, без сомнения, она в значительной степени определяет рост и выживание организмов. Однако, для того чтобы действительно осуществлять контроль — например, избегать перегрева помещения или перенаселения — необходима также и *отрица-*

тельная обратная связь, уменьшающая отклонения на входе. Энергия сигнала отрицательной обратной связи крайне мала по сравнению с потоком энергии через систему, идет ли речь об устройстве регулируемой системы отопления дома, об организме или об экосистеме. *Низкоэнергетические компоненты, многократно усиливающие эффекты высокоэнергетических обратных связей, — основная характерная особенность кибернетических систем.*

Наука кибернетика, основателем которой можно считать Норберта Винера (Wiener, 1948), изучает управление как неживыми механическими, так и живыми системами. Механические устройства, осуществляющие обратную связь, инженеры часто называют *сервомеханизмами*, тогда как биологи для живых систем используют термин *гомеостатические механизмы*. Гомеостаз (от греч. hómoios — подобный, одинаковый, stasis — состояние) на уровне организма — хорошо известная концепция в физиологии, изложенная Уолтером Кенноном в его классическом труде «Мудрость тела» (Cannon, 1932). И в сервомеханизмах, и в организмах особый механический или анатомический регулятор имеет специфическую «постоянную точку» (рис. 2.12, *А*). В обычной системе регулировки температуры в помещении термостат управляет печью; у теплокровных животных регуляция температуры тела осуществляется специальным центром в мозгу. Но в больших экосистемах в результате взаимодействия круговоротов веществ и потоков энергии, а также сигналов обратной связи от субсистем возникает саморегулирующийся гомеостаз без регуляции извне или «постоянной точки» (рис. 2.12, *Б*). Мы уже отмечали, что в число управляющих механизмов, действующих на уровне экосистемы, входят микробные субсистемы, регулирующие накопление и высвобождение биогенных элементов, поведенческие механизмы и субсистемы «хищник — жертва», регулирующие плотность популяции, а также многие другие. Поскольку экосистемы управляются несколько иначе, чем механические или системы организменного уровня, было немало споров о том, являются ли экосистемы кибернетическими, а если да, то в какой степени [противоположные взгляды изложены в работах Энгельберга и Боярски (Engelberg, Boyarsky, 1979) и Пэттена и Одума (Patten, Odum, 1981)].

Кибернетическую природу экосистемы труднее выявить, в частности, потому, что компоненты на экосистемном уровне связаны в информационные сети различными физическими и химическими агентами — «посредниками», подобно тому как нервная или гормональная системы связывают в одно целое части организма, однако в случае экосистемы эти связи значительно менее заметны. Саймон (Simon, 1973) подчеркивает, что «энергия связи», которая соединяет компоненты, рассеивается и слабеет с увеличением пространственных и временны́х параметров. В масштабе

экосистемы эти слабые, но очень многочисленные связи энергии и химической информации были названы «невидимыми проводами природы» (H. Odum, 1971). Сильно выраженная реакция организмов в экосистеме на низкие концентрации некоторых веществ не просто слабая аналогия гормонального контроля в организме. Низкоэнергетические стимулы, вызывающие высокоэнергетические реакции, весьма распространены в экосистемных сетях; для иллюстрации этого достаточно будет двух примеров. В лугопастбищной экосистеме мелкие паразитические перепончатокрылые ответственны лишь за очень малую часть общего метаболизма сообщества (часто менее 0,1%), но они могут обусловливать очень сильный управляющий эффект на общий поток первичной энергии (продукции), паразитируя на растительноядных насекомых. В модельной экосистеме холодного ручья, описанной Пэттеном и Облом (Patten, Auble, 1979), хищники, составляющие очень незначительную часть биомассы, чрезвычайно сильно влияют на численность бактерий, подавая через петлю обратной связи всего 1,4% всей поступающей в систему энергии на детрит — субстрат развития бактерий. На схемах экологических систем (см. рис. 1.3, 1.4, 3.2 и 3.3) это явление обычно отражают обратной петлей, через которую «стекающая вниз» энергия низкого качества вновь подается на один из «верхних» компонентов, причем влияние этой части энергии на управление всей системой гигантски усиливается. Этот тип контроля, усиленного благодаря особому положению в сети, крайне распространен и свидетельствует о большой сложности общей структуры обратных связей в экосистеме. На протяжении всей эволюции такие взаимодействия поддерживали стабильность экосистем, предупреждая полное выедание растений, катастрофические колебания численности хищников и жертв и т. д. Хотя, как уже отмечалось, существование системы регуляции по типу обратной связи на уровне биосферы — вопрос спорный, предположение о такой регуляции естественно вытекает из того, что мы знаем об экосистемном уровне.

Помимо системы обратной связи стабильность обеспечивается избыточностью функциональных компонентов. Например, если в сообществе имеется несколько видов автотрофов, каждый из которых характеризуется своим температурным диапазоном функционирования, то скорость фотосинтеза сообщества в целом может оставаться неизменной, несмотря на колебания температуры. Бейерс (Beyers, 1962) продемонстрировал гомеостаз такого рода в эксперименте с микрокосмом. На рис. 2.13 сравниваются регуляция, основанная на обратной связи, с регуляцией, основанной на избыточности, т. е. с тем, что Хилл и Дерхем (Hill, Derhem, 1978) и Хилл и Вигерт (Hill, Wiegert, 1980) называют «конгенерическим гомотаксисом». На рис. 2.13, *Б* три компонента (A, B, C) со сходными функциями расположены параллельно, чтобы пока-

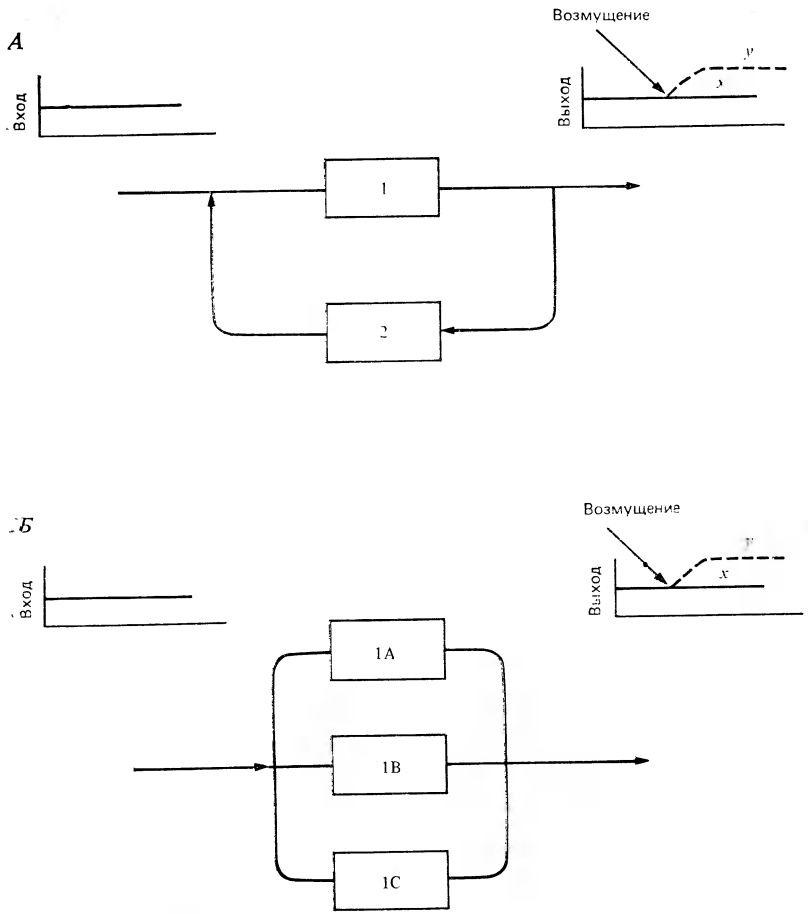


Рис. 2.13. Два противоположных механизма поддержания стабильности в экосистеме: *А* — посредством отрицательной обратной связи, *Б* — посредством избыточности функциональных компонентов (**конгенерический гомотаксис**). В обоих случаях значение на выходе (x) остается неизменным, несмотря на возмущающие воздействия. Если бы управляющей системы не было, то выходное значение изменилось бы (y). (По Hill, Wiegert, 1980.)

зать, как они могут заменять друг друга, создавая другой путь для потоков веществ и энергии. Этот способ позволяет системе без обратной связи соответствующим образом реагировать на нарушающее воздействие.

Гомеостатические механизмы функционируют в определенных пределах, за которыми уже ничем не ограничиваемые положительные обратные связи приводят к гибели системы, если невоз-

можно произвести дополнительную настройку. По мере нарастания стресса система, продолжая оставаться управляемой, может оказаться неспособной к возвращению на прежний уровень. На самом деле, согласно нашедшей широкое признание теории Холлинга (Holling, 1973), для популяций и, как можно предположить, для экосистем характерно не одно, а несколько состояний равновесия и после стрессовых воздействий они часто возвращаются не в то состояние равновесия, из которого были выведены, а в другое. Вспомним, например, что значительное, хотя и не все количество CO_2, поступающей в атмосферу в результате деятельности человека, поглощается карбонатной и другими системами моря, но по мере увеличения притока CO_2 в атмосфере устанавливаются новые равновесия на несколько более высоком уровне. В этом случае даже небольшое нарушение может иметь далеко идущие последствия. Во многих случаях подлинно надежный гомеостатический контроль устанавливается только после периода эволюционной «подгонки». Для новых экосистем (например, систем, создаваемых современным сельским хозяйством) или недавно сложившихся комплексов «паразит — хозяин» обычно характерны более резкие колебания и чрезмерный рост численности по сравнению со зрелыми системами, компоненты которых имели возможность приспособиться друг к другу.

Степень стабильности, достигаемая конкретной экосистемой, зависит не только от ее истории и эффективности ее внутренних управляющих механизмов, но и от характера среды на входе и, возможно, от сложности экосистемы. Как правило, экосистемы имеют тенденцию становиться сложнее в благоприятной физической среде, чем в среде со стохастическими (случайными, непредсказуемыми) нарушениями на входе, например штормами. Функциональная сложность, по-видимому, в большей степени, чем структурная, увеличивает стабильность системы (см., например, Van Voris et al., 1980), так как возрастает потенциально возможное число петель обратной связи; однако причинно-следственные взаимоотношения между сложностью и стабильностью изучены еще не достаточно. Несколько лет назад покойный Р. Мак-Артур высказал предположение, что разнообразие видов организмов должно увеличивать стабильность биотического сообщества, но оказалось, что между видовым разнообразием как таковым и стабильностью не существует сколько-нибудь значительной корреляции. Правда, как уже было сказано, согласно теории избыточности, или конгенерического гомотаксиса, умеренное видовое разнообразие, при условии что каждый из видов выполняет какие-то ключевые функции, должно определенным образом влиять на управляемые реакции сообщества.

В некоторой степени сложность концепций гомеостаза и стабильности обусловлена семантическими причинами. Например,

в словаре Уэбстера для студентов дается такое определение этого термина: «Стабильность — это свойство любого тела, заставляющее его возвращаться к исходному состоянию после того, как это тело выведено из состояния равновесия». Это представляется достаточно ясным, но на практике люди разных профессий (например, инженеры, экологи или экономисты) могут вкладывать в термин «стабильность» разный смысл, особенно при попытках

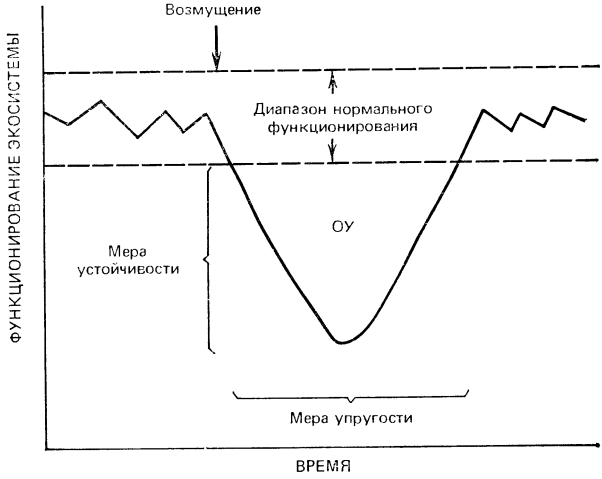


Рис. 2.14. Резистентная устойчивость и упругая устойчивость. Когда та или иная важная функция экосистемы под действием какого-либо возмущения (нарушения или стресса) отклоняется от нормальных значений, степень этого отклонения показывает относительную устойчивость системы, а время, необходимое для восстановления нормального значения, — ее относительную упругость. Область над кривой — относительная мера общей устойчивости (ОУ). (По Leffler, 1978.)

оценить меру стабильности и выразить ее количественно. Соответственно много путаницы по этому вопросу и в литературе, поэтому полное рассмотрение теории стабильности выходит за рамки данной книги. Но для целей экологии можно выделить два «типа» стабильности (рис. 2.14).

Резистентная устойчивость — это способность экосистемы сопротивляться пертурбациям (нарушениям), поддерживая неизменной свою структуру и функцию. *Упругая устойчивость* — это способность системы восстанавливаться после того, как ее структура и функция были нарушены. Сейчас накапливается все больше фактов, указывающих на то, что оба типа стабильности, возможно, взаимно исключают друг друга, или, другими словами, системе трудно одновременно развить оба типа устойчивости.

Так, калифорнийский лес из секвойи довольно устойчив к пожарам (для этих деревьев характерны толстая кора и другие адаптации), но если он все же сгорит, то восстанавливается очень медленно или вовсе не восстанавливается. Напротив, калифорнийские заросли чапараля (см. с. 314) очень легко выгорают (низкая резистентная устойчивость), но быстро восстанавливаются за несколько лет (отличная упругая устойчивость). Как правило, при благоприятных физических условиях среды экосистемы в большей степени проявляют резистентную, а не упругую устойчивость, а в изменчивых физических условиях наблюдается прямо противоположное.

Подводя итоги, отметим, что экосистема не эквивалентна организму, поскольку обладает собственными качественно новыми свойствами. Другими словами, экосистема — это надорганизменный уровень организации, а не сверхорганизм; не похожа она и на промышленный комплекс (например, атомную электростанцию). И все же у нее есть одна общая с этими системами черта: кибернетическое поведение.

Эволюция центральной нервной системы постепенно превратила *Homo sapiens* в самое могущественное существо на земном шаре; по крайней мере это касается его способности изменять функционирование экосистем. Человеческий мозг, нуждаясь в очень малых затратах энергии, способен создавать самые разнообразные мощные идеи. Человек в своих идеях до сих пор опирался в основном на положительную обратную связь, что способствовало усилению его власти над природой, росту техники и эксплуатации ресурсов. Но этот процесс в конце концов, вероятно, приведет к снижению качества человеческой жизни и разрушению окружающей среды, если не будут найдены пути адекватного управления с помощью отрицательной обратной связи.

Социальный критик Льюис Мамфорд в своем известном эссе (Mumford, 1967) призывал к тому, чтобы «качество управляло количеством» — в этой фразе красноречиво сформулирован кибернетический принцип, согласно которому низкоэнергетические причины могут приводить к высокоэнергетическим следствиям. Роль человека как «мощного геологического фактора» настолько возросла, что В. И. Вернадский (1945) выдвинул концепцию, согласно которой биосфера, возникшая в результате естественной эволюции и существующая не первый миллиард лет, постепенно превращается в «ноосферу» (от греч. noos — разум), т. е. мир, в котором будет господствовать человеческий разум. Наш мозг представляет собой «устройство» с низкими количественными и очень высокими качественными энергетическими характеристиками и с огромными способностями к управлению; тем не менее говорить о ноосфере, по-видимому, еще рано. Нельзя не признать, что мы еще не обладаем достаточной прозорливостью, чтобы по-

нимать все последствия наших действий; мы также не можем оперировать с биосферной системой жизнеобеспечения и поддерживать ее в рабочем состоянии или заменить полностью искусственной средой. Закончив читать книгу, вы, несомненно, признаете это и согласитесь, что испытанные естественные процессы достаточно хороши (и к тому же столь недороги).

7. Примеры экосистем

Один из лучших способов начать изучение экологии — исследовать маленький пруд, лужайку или заброшенное поле, на примере которых удобно проанализировать основные черты экосистем и сравнить природу водных и наземных экосистем. Любая площадка, получающая свет, даже газон, цветочный ящик под окном или содержащийся в лаборатории микрокосм пригодны для наблюдений при первоначальном изучении экосистем, при условии что размеры и биологическое разнообразие этих экосистем не слишком велики и не затрудняют их анализа как единого целого. Рассмотрим семь примеров экосистем: пруд, луг, водосборный бассейн, лабораторную микроэкосистему, космический корабль, город и сельскохозяйственную экосистему.

Пруд и луг

Неотделимость живых организмов от их неживой среды становится очевидной, как только мы возьмем первую пробу. Растения, животные и микроорганизмы не только живут в пруду и на лугу, но и изменяют химический состав воды, почвы и воздуха, которые, собственно, и составляют физическую среду. Так, бутыль с прудовой водой, пригоршня донного ила или луговой почвы содержат смесь живых организмов (растений и животных) и органических и неорганических компонентов. Некоторые более крупные животные и растения могут быть выделены из пробы для изучения или подсчета, но мириады мелких живых существ трудно полностью отделить от заключающей их неживой среды так, чтобы не изменились ее свойства. Конечно, можно обработать пробу воды, донного ила или почвы в автоклаве, после чего останутся только неживые компоненты, но этот остаток уже нельзя будет назвать прудовой водой или почвой. Это будет вещество с совсем иным внешним видом и свойствами.

Основные компоненты водной и наземной экосистем мы рассмотрим ниже.

Абиотические вещества. Основные абиотические компоненты — это неорганические и органические соединения и отдельные элементы, например вода, двуокись углерода, кислород, соли кальция, азота, серы и фосфора, аминокислоты, гуминовые кислоты

и т. д. Небольшая часть жизненно важных элементов питания находится в растворе и непосредственно доступна организмам, но значительное их количество держится в запасе («хранилища», показанные на функциональной диаграмме на рис. 2.1) в виде нерастворенных частиц вещества, а также в самих организмах. По словам Хейеса (Hayes, 1951), пруд или озеро — это «не водная масса, содержащая элементы питания, как можно было бы думать, а равновесная система из воды и твердой фазы, причем при обычных условиях почти все элементы питания находятся в твердой фазе». Практически то же можно сказать и о комплексе почва—вода—биомасса, существующем в наземной экосистеме. Например, в ньюгемпширском лесу примерно 90% азота накоплено в органическом веществе почвы, 9,5% — в биомассе (древесина, корни, листья) и лишь около 0,5% — в растворенной, легкодоступной форме в почвенной воде (Bormann et al., 1977).

Скорость высвобождения элементов питания в раствор, поступление солнечной энергии, а также температурный цикл, долгота дня и другие климатические условия — таковы самые важные переменные, ежедневно регулирующие интенсивность функционирования всей экосистемы.

Чтобы полностью изучить химию среды, необходим подробный лабораторный анализ проб, но достаточно много информации можно получить путем простого измерения с помощью широко распространенных наборов для анализа воды и почвы. Некоторые наборы предназначены только для специалистов, другие — для исследователей-любителей или садоводов. При работе с таким набором прудовая или почвенная вода обрабатывается определенными химическими реактивами, в результате чего происходит цветная реакция, специфическая для измеряемого фактора. Интенсивность или оттенок появившегося цвета сравнивается со стандартной цветовой шкалой или измеряется портативным фотоэлектрическим колориметром или спектрофотометром, что позволяет оценить концентрацию измеряемого компонента. Сравнительная кислотность или щелочность, выражаемая в единицах pH и частях на миллион общей щелочности, часто определяет «контингент» возможных организмов. Для этих двух измерений может быть использован даже набор для проверки качества воды в плавательных бассейнах. Кислые почвы и воды (pH ниже 7) обычно характерны для регионов с вулканическими и метаморфическими подстилающими породами; «жесткие» или щелочные воды и почвы встречаются в регионах с известняками и сходными субстратами.

Продуценты. Продуцентов пруда можно подразделить на два главных типа: 1) укорененные или крупные плавающие растения (*макрофиты*), обычно встречающиеся только на мелководье, и 2) мелкие плавающие растения, как правило, водоросли, назы-

ваемые *фитопланктоном* (от греч. phytón — растение, planktón — блуждающий) (см. рис. 2.3, *IB*), которые распространены в толще воды на глубину проникновения света. При изобилии фитопланктона вода становится зеленоватой, в других случаях продуценты не заметны случайному наблюдателю, и неспециалист не подозревает об их присутствии. Тем не менее в больших глубоких прудах и озерах (а также в океанах) фитопланктон играет гораздо большую роль в производстве пищи для всей экосистемы, чем укорененная растительность. В лугопастбищном, да и во всех наземных сообществах дело обстоит иначе: преобладают укорененные растения (см. рис. 2.3, *IA*), но на почве, камнях и стеблях высших растений встречаются мелкие фотосинтезирующие организмы, такие, как водоросли, мхи и лишайники. Там, где эти субстраты увлажнены и освещены, микропродуценты вносят значительный вклад в органическую продукцию.

Макроконсументы. Первичные макроконсументы, или *растительноядные животные* (см. рис. 2.3, *IIA* и *IIB*), питаются непосредственно живыми растениями или их частями. В пруду имеются два типа первичных макроконсументов: *зоопланктон* (животный планктон) и *бентос* (донные формы), соответствующие двум типам продуцентов. В лугопастбищной экосистеме растительноядные животные также делятся на две размерные группы: мелкие — растительноядные насекомые и другие беспозвоночные и крупные — травоядные грызуны и копытные млекопитающие. Вторичные консументы, или *плотоядные*, такие, как хищные насекомые и хищные рыбы в пруду и хищные насекомые, пауки, птицы и млекопитающие на лугу (см. рис. 2.3, *IVA* и *IVB*), питаются первичными консументами или другими вторичными консументами (становясь тем самым третичными консументами). Еще один важный тип консументов представлен *детритофагами* (*IIIA* и *IIIB*), которые существуют за счет «дождя» органического детрита, падающего из верхних автотрофных ярусов. Вместе с растительноядными детритофаги служат пищей для плотоядных. Многие, а возможно, даже и все детритоядные животные получают бóльшую часть пищи, переваривая микроорганизмы, заселившие частицы детрита.

Сапротрофные организмы (см. рис. 2.3, *V*). Бактерии, жгутиковые и грибы распространены повсеместно, но особенно многочисленны эти организмы на поверхности раздела ила и воды (в пруду) и на границе подстилки и почвы в луговых экосистемах. Некоторые грибы и бактерии патогенны, т. е. поражают живые организмы, вызывая у них разные болезни, однако большинство поселяется только на мертвых организмах. Важную группу микроорганизмов составляют формы, образующие с растениями взаимно выгодные ассоциации; часто эти организмы становятся неотъемлемой частью корней и других органов растения

(см. гл. 7). При благоприятных температурных условиях первые стадии разложения проходят быстро. Мертвые животные и растения сохраняются недолго и вскоре распадаются на части в результате совместного действия детритоедов и микроорганизмов. Часть содержащихся в них элементов питания высвобождается для повторного использования. Как уже отмечалось, устойчивая фракция детрита, например целлюлоза, лигнин (древесина) и гумус, не разлагается, и это придает губчатую структуру почве и донным осадкам; такая структура благоприятствует росту корней растений и обеспечивает удобным местообитанием множество мелких существ, часть из которых переводят атмосферный азот в формы, пригодные для растений (фиксация азота; см. гл. 4), или выполняют другие функции, полезные для всей экосистемы.

Частичную стратификацию пруда на верхнюю «зону продуцирования» и нижнюю «зону разложения и регенерации элементов питания» можно иллюстрировать измерениями суточного метаболизма кислорода в столбе воды. Для этой цели используют метод «светлых и темных сосудов», позволяющий также составить схему потока энергии в системе. Как показано на рис. 2.15, пробы воды с разных глубин берут в попарно связанные бутыли; одна бутыль из пары («темная») обертывается черной материей или алюминиевой фольгой, чтобы исключить проникновение света. Другие, параллельно взятые пробы воды «фиксируются» с помощью химических реактивов, чтобы позже в лаборатории можно было определить исходное содержание кислорода на каждой глубине[1]. Затем спаренные темные и светлые бутыли погружают на тросе в пруд так, чтобы пробы оказались на той же глубине, с которой были взяты. Через 12 ч трос с бутылями вытаскивают, определяют в каждой пробе содержание кислорода и сравнивают с исходной его концентрацией. Уменьшение количества кислорода в темных бутылях служит показателем интенсивности дыхания находившихся в пробе продуцентов и консументов (т. е. всего сообщества), а изменение количества кислорода в светлой бутыли

[1] В качестве стандартного метода для измерения содержания кислорода в воде принят метод Винклера. Он включает фиксацию $MnSO_4$, H_2SO_4 и иодистым калием (щелочной раствор), в результате чего выделяется свободный иод в количестве, пропорциональном содержанию кислорода. Иод титруется тиосульфатом натрия (гипосульфитом, применяемым как фиксаж в фотографии), концентрация которого подбирается таким образом, чтобы определять содержание кислорода в мг/л, или, что для удобства расчетов то же самое, в г/м^3 и частях на млн. Теперь созданы электронные методы измерения содержания кислорода с помощью кислородных электродов. Они особенно полезны в тех случаях, когда необходимо непрерывно следить за изменениями содержания кислорода. Подробное описание методов можно найти в последнем издании сборника «Standard Methods», выпускаемом Американской ассоциацией здравоохранения (American Public Health Association) в Нью-Йорке (шт. Нью-Йорк).

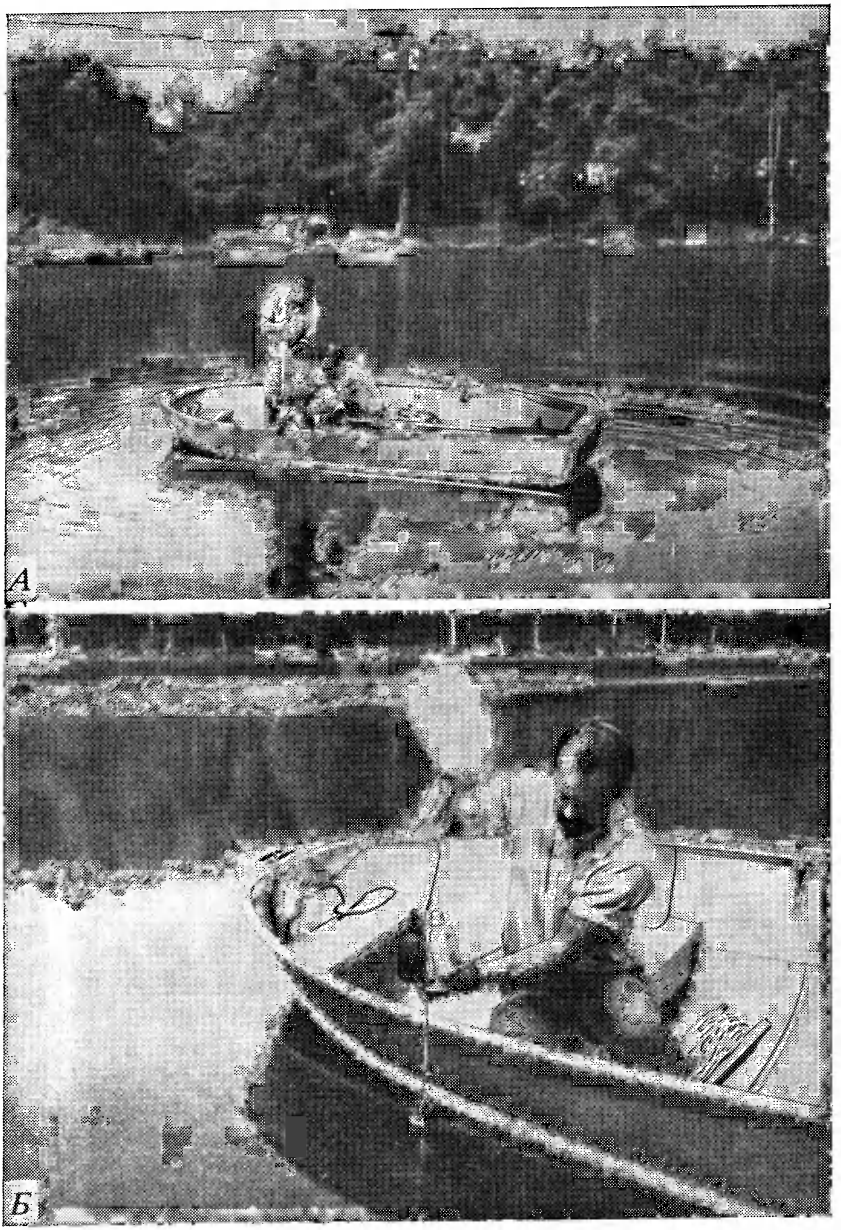


Рис. 2.15. Измерение метаболизма пруда методом „светлых и темных сосудов". *А.* Заполнение пары бутылей (светлой и темной) водой, собранной на определенной глубине с помощью батомера (цилиндр с резиновыми пробками на обоих концах). *Б.* Погружение пар бутылей на глубины, где были взяты пробы воды. Белый сосуд из пластмассы служит поплавком. Подробное объяснение этого метода см. в тексте. Энергетика этого пруда и его модель рассматриваются в гл. 3. (Снимки К. Кау для Института экологии Университета шт. Джорджия.)

отражает разность между потреблением кислорода при дыхании и его выделением при фотосинтезе (т. е. так называемую чистую продукцию кислорода). Сложение количества кислорода, использованного при дыхании, и его чистой продукции или вычитание конечной концентрации кислорода в темной бутыли из концентрации в светлой (если исходная концентрация была одинакова в обеих бутылях) дает оценку суммарного, или валового, фотосинтеза (продукции пищи) за время опыта, поскольку количество выделяемого кислорода пропорционально продуцируемому сухому веществу.

Проведя такой опыт в неглубоком удобряемом пруду в теплый солнечный день, можно ожидать, что в верхнем столбе воды высотой 2—3 м фотосинтез будет преобладать над дыханием, что выразится в увеличении концентрации кислорода в светлых бутылях. Ниже 3 м освещенность в таком пруду обычно недостаточна для протекания фотосинтеза, так что в придонных слоях воды идет только дыхание. Уровень освещенности, при котором растения еще способны уравновешивать создание и потребление пищи (содержание кислорода в светлой бутыли не меняется), называется *компенсационным уровнем* и характеризует функциональную границу между автотрофным (*эвфотическая зона*) и гетеротрофным слоями.

Если в столбе воды сечением 1 м^2 за сутки производится 5—10 г O_2 и продукция превышает дыхание, это свидетельствует о благоприятных условиях в экосистеме, так как в толще воды производится избыток пищи, который потребляется донными организмами, а также всеми организмами экосистемы, когда освещенность и температура становятся не столь благоприятными. При загрязнении нашего воображаемого пруда органическим веществом потребление O_2 (дыхание) значительно превысит его выделение, что приведет к снижению содержания кислорода в воде. Постепенно возникнут анаэробные (бескислородные) условия, при которых рыба и большинство других животных погибнут. Чтобы оценить состояние массы воды, мы должны не только измерять такой важный показатель, как концентрация кислорода, но и определять скорость изменений и баланс продукции и потребления кислорода в суточном и годовом цикле. Таким образом, постоянное наблюдение за содержанием кислорода служит одним из удобных способов прощупывания «пульса» водной экосистемы. Стандартным методом определения степени загрязненности служит также измерение биохимического потребления кислорода (БПК) в пробах воды, инкубируемых в лаборатории.

Конечно, метод отбора проб прудовой воды в бутыли или другие сосуды, например пластмассовые шары или цилиндры, имеет явные ограничения, и описанный здесь вариант метода с использованием «светлых и темных сосудов» непригоден для оценки

метаболизма пруда в целом, так как с его помощью нельзя измерить кислородный обмен обитателей донных отложений и крупных растений и животных. Метаболизм наземных экосистем тоже можно измерять, заключая их в разного рода сосуды (см. рис. 2.17) и оценивая обмен CO_2 (а не O_2), однако размеры основных представителей наземных биот и необходимость наладить в сосуде кондиционирование воздуха (чтобы он не перегрелся на солнце) делают такой подход, как правило, непригодным. Другие методы измерения метаболизма экосистем рассмотрены в гл. 3.

Структура и функции водных и наземных экосистем в принципе сходны, однако видовой состав и размеры трофических компонентов этих экосистем различны (табл. 2.3). Как уже отмечалось, наиболее резкое различие между экосистемами — в размерах зеленых растений. Наземные автотрофы обычно не так многочисленны, но они значительно крупнее водных (больше как размеры отдельных особей, так и биомасса на единицу площади; табл. 2.3). Контраст особенно разителен, если сравнить океан, где фитопланктон еще мельче, чем в пруду, и лес с его огромными деревьями. Сообщества мелководий прудов, озер, океанов, маршей, а также лугов и пустынь образуют переход между этими двумя крайностями. Фактически и всю биосферу можно рассматривать как широкий градиент экосистем от глубоких океанов до больших лесов. Отсутствием в море (кроме прибрежных зон) крупных растений объясняется тот факт, что пища из моря попадает к человеку в основном в виде животных, а не растительных продуктов.

Наземные автотрофы используют значительную часть своей производительной энергии на построение опорной ткани, которая необходима в связи с тем, что плотность (а значит, и поддерживающая способность) воздуха значительно меньше, чем воды. В опорных тканях в большом количестве содержится целлюлоза и лигнин (древесина), а поскольку на их поддержание требуется мало энергии, они почти не используются консументами. В соответствии с этим наземные растения играют большую роль в общей структуре наземной экосистемы, чем водные в воде, а интенсивность их метаболизма в расчете на единицу объема или массы намного ниже.

Здесь удобно ввести понятие *оборота*, которое может быть определено в общих чертах как отношение пропускания к содержанию. Оборот удобно представлять либо как скорость, выражаемую дробью, либо как «время оборота», которое представляет собой величину, обратную скорости. Будем рассматривать продуктивный поток энергии как «пропускание», а наличную биомассу (г/м^2 сухой массы; см. табл. 2.3) — как «содержание». Если принять, что пруд и луг имеют сравнимые значения интенсив-

Таблица 2.3. Сравнение плотности и биомассы организмов в водных и наземных экосистемах с сопоставимой умеренной продуктивностью

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

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

ности валового фотосинтеза 5 г/м^2 в сутки, то скорость оборота для пруда будет равна 5/5 или 1, а время оборота составит 1 сут. Для луга скорость оборота будет равна 5/500, или 0,01, а время оборота составит 100 сут. Таким образом, микроскопические растения пруда в период наиболее активного метаболизма экосистемы могут полностью заменяться за одни сутки, а наземные растения живут значительно дольше и «оборачиваются» гораздо медленнее (деревья большого леса примерно за 100 лет). В гл. 4 мы увидим, что понятие оборота особенно полезно для оценки обмена биогенных элементов между организмами и средой.

Благодаря массивной структуре наземные растения образуют большие количества устойчивого волокнистого детрита (листовой опад, отмершая древесина), скапливающегося в гетеротрофном ярусе. В фитопланктонной системе, наоборот, «дождь детрита» состоит из мелких частиц, которые легче разлагаются и потребляются мелкими животными. Поэтому следует ожидать, что популяции обитающих в почве сапротрофных микроорганизмов будут многочисленнее, чем в донных осадках под открытой водой (табл. 2.3). Но, как уже указывалось, численность и биомасса очень мелких организмов не обязательно соответствуют их активности; интенсивность метаболизма и оборот одного грамма бактерий в зависимости от условий могут изменяться во много раз. В отличие от численности и массы продуцентов и микроконсументов у макроконсументов в водных и наземных экосистемах эти показатели обычно гораздо более сопоставимы, если системы получают одинаковое количество энергии. Если включить в расчеты крупных наземных пастбищных животных, то численность и биомасса крупных подвижных консументов, или «пермеантов» (номадов), в обеих системах получится почти одинаковой (см. табл. 2.3).

Табл. 2.3 представляет собой лишь опыт построения приближенной модели. Как ни странно, никто до сих пор не провел полного количественного исследования ни одного пруда, луга или какой-либо другой природной экосистемы в описываемом плане. Мы можем делать лишь предположения, основанные на отрывочной информации, полученной на различных объектах. Даже в простейших природных экосистемах количество и разнообразие организмов и сложность переплетения связей в сообществах обескураживают исследователя. Как и следовало ожидать, больше известно о крупных организмах (деревьях, птицах, рыбах и т. д.), чем о мелких, которых не только труднее увидеть, но изучение которых требует применения особых, часто технически весьма сложных методов. Точно так же проведено множество измерений температуры, количества осадков и других «макрофакторов», но мало что известно о микроэлементах, витаминах, детрите, антибиотиках и других «микрофакторах», с трудом поддающихся

анализу, но имеющих тем не менее важное значение для поддержания экологического равновесия. Совершенствование техники количественных исследований требует от нового поколения экологов решения более сложных задач, ибо глубокое познание природы стимулируется ныне не одним лишь любопытством. Невежество в вопросах поддержания равновесия в экосистемах становится угрозой самому существованию человека.

И в наземных, и в водных экосистемах значительная часть солнечной энергии тратится на испарение воды и лишь небольшая часть, обычно не более 5%, фиксируется в процессе фотосинтеза. Однако роль, которую испарение играет в передвижении биогенных элементов и в поддержании температурного режима, в этих двух экосистемах различна. Эти различия будут рассмотрены в гл. 3 и 4. На каждый грамм CO_2, фиксированной лугопастбищной или лесной экосистемой, должно быть извлечено из почвы, поднято по тканям растений и транспирировано (транспирация — испарение с поверхности растений) не менее 100 г воды. Образование органического вещества фитопланктоном или другими погруженными в воду растениями не требует таких больших затрат воды.

Интересное теоретическое обсуждение особенностей наземных и водных экосистем можно найти в работах Смита (Smith, 1959), Вигерта и Оуэна (Wiegert, Owen, 1971) и Маргалефа (Margalef, 1979).

Водосборный бассейн [1]

Биологические компоненты пруда и луга кажутся автономными, однако на самом деле это в очень большой степени открытые системы, входящие в качестве составных частей в более крупные системы водосборных бассейнов. Функционирование и относительная стабильность упомянутых экосистем на протяжении многих лет в значительной мере определяются скоростью притока и оттока воды, веществ и организмов из других частей водосборного бассейна. В небольшом водоеме, где вынос воды ограничен, нередко происходит накопление веществ. Если, например, органические вещества бытовых или промышленных сточных вод не ассимилируются, то их быстрое накопление может погубить систему. Для обозначения органического загрязнения, обусловленного деятельностью человека, сейчас все чаще используют выражение

[1] В этом тексте термин «водораздел» (watershed) используется как синоним термина «водосборный бассейн» (catchment basin), который обычно встречается в европейской литературе, где «водоразделом», как правило, называют только склоны, или стороны, бассейна (не включая сюда реки или озера в долине).

культурная эвтрофикация (обогащение). Эрозия почвы и потеря биогенных элементов из нарушенного леса или с неправильно обрабатываемого и удобряемого поля не только обедняет эти экосистемы, но часто вызывает эвтрофикацию или другие неприятные последствия в экосистемах, находящихся «ниже по течению». Следовательно, учитывая интересы человека, минимальной единицей экосистемы следует считать не один водоем или клочок земли, покрытый растительностью, а весь водосборный бассейн. Такая единица как объект регулирования человеком должна включать на каждый квадратный метр (или акр) водной поверхности по меньшей мере в 20 раз большую поверхность суши водосборного бассейна[1]. Другими словами, поля, леса, водоемы и города, связанные между собой рекой или системой рек (или иногда сетью подземных вод), взаимодействуя, образуют единицу экосистемного уровня, выделяемую с целью практического изучения и управления. На рис. 2.16 показан водосборный бассейн, оборудованный системами слежения для экспериментального исследования.

Концепция водосборного бассейна помогает правильно сформулировать многие проблемы и конфликты, которые ожидают нас в будущем. Например, причины загрязнения вод и способы борьбы с ним не удается обнаружить, если изучать только воду; наши водные ресурсы страдают обычно из-за плохого хозяйствования на всей площади водосборного бассейна, который и должен рассматриваться как управляемая единица. Приведем в качестве примера Национальный парк Эверглейдс на юге Флориды. Хотя парк очень велик, он не включает сейчас источников пресной воды, расположенных севернее, а без них нельзя сохранить его уникальную природу. Национальный парк Эверглейдс, таким образом, может пострадать в результате освоения новых земель, развития сельского хозяйства и строительства городов к северу и востоку от его границ, что отводит в сторону или загрязняет его «живую кровь». Будущее парка зависит от того, насколько общество осознает его потребности в воде и не будет отводить всю воду на урбанизированный «Золотой берег» Флориды. Парк и застроенное побережье смогут сосуществовать только в том случае, если человек сумеет распределить между ними воду их общего бассейна. Более подробные сведения, касающиеся связи между наземными и водными экосистемами, можно найти в работах Лайкенса и Бормана (Likens, Bormann, 1974) и Хаслера (Hasler, 1975).

---

[1] Это отношение водной поверхности к площади водосбора широко варьирует и зависит от количества атмосферных осадков, строения и типа подстилающих геологических пород и рельефа местности.

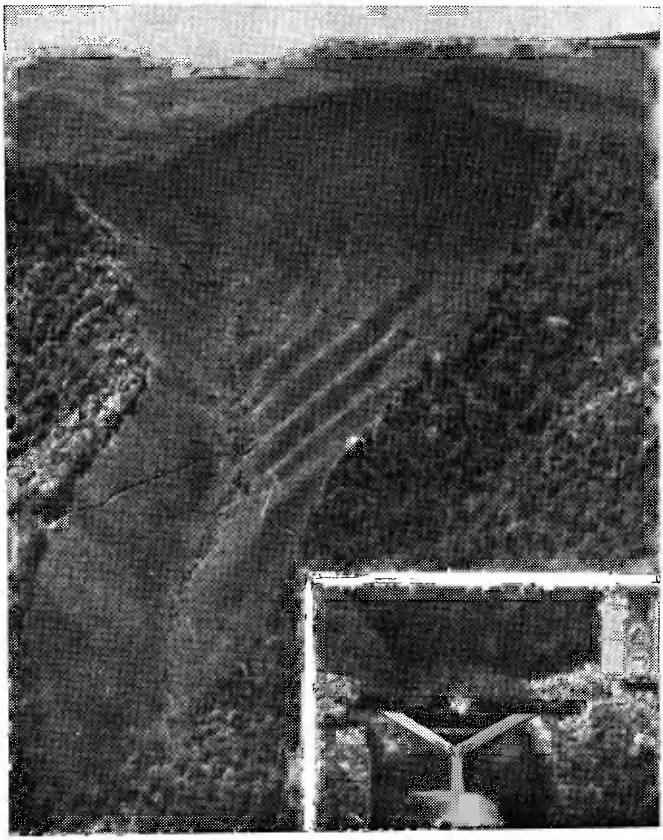


Рис. 2.16. Экспериментальные водосборные участки гидрологической Лаборатории Ковита в горах на западе Северной Каролины. На одном из водосборных участков (в центре фотографии) были вырублены все деревья, чтобы сравнить приход воды (атмосферные осадки) и ее расход (поверхностный сток) с теми же параметрами на соседних ненарушенных (облесенных) площадях. На врезке показана V-образная плотина и регистрирующее устройство, измеряющее количество воды, поступающей с каждого водосборного участка.

Микроэкосистемы

Небольшие автономные «миры», или микрокосмы, в бутылях или других сосудах могут имитировать в миниатюре природу различных экосистем. Эти небольшие «миры» можно рассматривать как микроэкосистемы. Некоторые примеры микрокосмов показаны на рис. 2.17, 2.18 и 2.19. Создание небольших, полностью закрытых систем, нуждающихся лишь в одной световой энергии (своеобраз-

ные миниатюрные биосферы), — очень сложная задача (см. следующий раздел). Экспериментальные микрокосмы обычно варьируют от частично закрытых систем, в которых происходит газообмен с атмосферой, но не происходит обмена биогенными элементами и организмами, до полностью открытых систем, включающих сообщества организмов, содержащихся в различных хемостатах и турбидостатах с регулируемым притоком и оттоком биогенных элементов и организмов (рис. 2.17, *А*). В хорошо смоделированных микрокосмах можно наблюдать многие или даже почти все основные функции и трофические структуры природной экосистемы, однако в силу необходимости разнообразие и размеры компонентов таких микрокосмов крайне невелики. Преимущества микроэкосистем для исследователя заключаются в том, что они имеют четкие границы, легко воспроизводимы и удобны для экспериментов. Не следует, однако, думать, что микрокосмы представляют собой копии той или иной конкретной экосистемы, это всего лишь живые работающие модели (упрощения) природы.

Можно выделить два типа биологических микрокосмов: 1) микроэкосистемы, взятые непосредственно из природы путем множественного засева культуральной среды пробами из различных природных местообитаний, и 2) системы, созданные путем сочетания видов, выращенных в «чистых», или аксенических, культурах (свободных от других организмов), пока не получится желаемая комбинация. Системы первого типа — это, в сущности, «демонтированная» или «упрощенная» природа, сведенная к тем микроорганизмам, которые могут длительное время поддерживаться и функционировать в условиях выбранного экспериментатором сосуда, культуральной среды, освещенности и температуры. Такие системы, следовательно, обычно имитируют какие-то определенные природные ситуации. Например, микрокосм, показанный на рис. 2.17, *В*, происходит из очистного пруда; на рис. 2.19 — из сообщества, живущего на залежи. Одна из проблем, возникающая при работе с такими производными экосистемами, состоит в том, что трудно определить их точный видовой состав, особенно состав бактерий (Gorden et al., 1969). Начало использованию в экологии производных или «множественных» систем положили работы Г. Одума и его учеников (H. Odum, Hoskins, 1957; Beyers, 1963).

При втором подходе путем подбора первоначально изолированных и тщательно изученных компонентов создается система с известным составом. Получаемые при этом культуры часто называют *гнотобиотическими* [этот термин обсуждается в работе Догерти (Dougherty, 1959)], поскольку здесь точно известен состав и даже то, присутствуют или отсутствуют бактерии. Гнотобиотические культуры прежде использовали главным образом для изучения питания, биохимии и других аспектов жизни отдель-

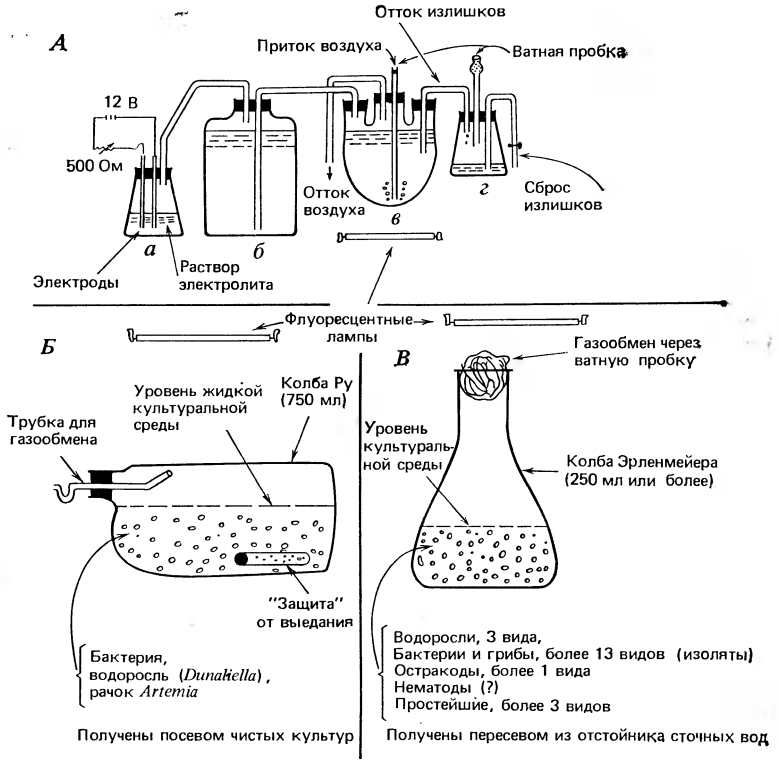


Рис. 2.17. Три типа лабораторных микроэкосистем. *А*. Простой недорогой хемостат, в котором поток питательной среды (*б*) через камеру с культурой (*в*) и сосуд для излишков (*г*) регулируется изменениями электрического тока, подаваемого в электролизный насос *(а)*. В *турбидостате* регуляция стационарного состояния достигается с помощью измерительного элемента, помещенного в культивируемое сообщество, который реагирует на плотность организмов (мутность среды). Это пример внутренней регуляции в противоположность внешней регуляции с постоянным входом в хемостате (Carpenter, 1969). *Б*. Гнотобиотический микрокосм (или микрокосм с известным составом), содержащий три вида из аксенической (чистой) культуры. Пробирка служит для водорослей местом, где они могут размножаться без риска быть съеденными рачками (так предупреждается, как полагают, «перевыпас» рачков на водорослях) (Nixon, 1969). *В*. Микроэкосистема, полученная из естественной экосистемы путем многократного пересева (Beyers, 1963). Система *А* «открыта», а системы *Б* и *В* «закрыты» для потоков веществ, но открыты для поступления световой энергии и газообмена с атмосферой. Равновесие в закрытых системах, если оно достигается, обеспечивается регуляцией сообществом круговорота элементов питания, а не механическими регулирующими устройствами, как в хемостате или турбидостате.

ных видов и штаммов или для изучения взаимодействия двух видов (см. гл. 7). Однако в последнее время экологи начали экспериментировать с более сложными полиаксеническими культурами в поисках путей построения автономных экосистем (Nixon, 1969; Taub, 1969, 1974).

Эти два противоположных подхода к созданию лабораторных микроэкосистем параллельны двум давно существующим подходам (холистическому и мерологическому) экологов к изучению озер и других больших систем, существующих в природе.

Существует широко распространенное заблуждение относительно «равновесия» в аквариуме с рыбами. Вполне возможно достигнуть некоторого приблизительного равновесия газового и пищевого режима при условии, что в нем мало рыб, а воды и растений много. Еще в 1851 г. Дж. Уорингтон «установил это удивительное и восхитительное равновесие между животным и растительным царствами» в аквариуме объемом 12 галлонов (54,6 л), поселив в нем несколько золотых рыбок, улиток и большое количество валлиснерии (водное растение), а с ними и множество разнообразных микроорганизмов. Уорингтон правильно оценил не только взаимодействие рыб и растений, но и отметил значение детритоядных улиток «в разложении остатков растений и водорослевой слизи», в результате чего «то, что иначе могло бы действовать как ядовитое начало, превращается в плодородную среду для роста растений». Большинство попыток любителей добиться равновесия в аквариуме терпит неудачу из-за того, что для наличного количества ресурсов в аквариум помещают слишком много рыб (диагноз: элементарный случай перенаселения). В табл. 2.2 показано, что для полного самообеспечения одной рыбе среднего размера требуется много кубических метров воды и организмов, служащих пищей. Поскольку аквариум обычно держат дома, на работе или в школе ради «наблюдения за рыбами», помещая большое число рыб в малом пространстве, необходимо дополнительное питание, аэрация и периодическая очистка аквариума. Иными словами, аквариумисты-любители должны забыть об экологическом равновесии и предоставить специалистам-экологам заниматься автономными микрокосмами. Рыбам и людям требуется больше места, чем можно было бы предполагать!

Обширные искусственные бассейны для водных экосистем и различные вместилища для наземных местообитаний служат примером все чаще используемых экспериментальных установок, промежуточных между лабораторными культурами и миром реальной природы. Эти внелабораторные экспериментальные установки можно рассматривать как *мезокосмы* («миры» средней величины) в отличие от микрокосмов и естественных экосистем — «макрокосмов». На рис. 2.18, *А* показан ряд больших цилиндров, уста-



Рис. 2.18. Крупные экспериментальные экосистемы, находящиеся под открытым небом, или *мезокосмы*. *А*. Несколько высоких цилиндров на берегу залива Наррагансетт (шт. Род-Айленд). В них моделируются условия и сообщества, характерные для неглубокого морского залива, что позволяет наблюдать результаты вводимых в эксперименте изменений, например добавления загрязняющих веществ. *Б*. Плавающие пластиковые камеры (на фотографии видны лишь три такие камеры), достаточно большие для того, чтобы в них можно было поместить значительное число компонентов, обитающих в природных условиях в толще воды (включая мелкую рыбу). Снимок сделан в одном из заливов Британской Колумбии.

новленных на берегу залива Наррагансетт на острове Род-Айленд и представляющих собой морские мезокосмы. Каждый цилиндр наполнен водой, имеющей тот же химический состав и соленость, что и в заливе; с помощью поршневого насоса вода в цилиндрах приводится в слабое движение, имитирующее потоки воды, которые обычно существуют в морских бухтах, подверженных приливным и другим течениям. На дно цилиндра помещают осадок, взятый со дна залива; между каждым цилиндром и заливом происходит обмен водой и организмами (время оборота для воды один месяц). По мнению Пилсома и Никсона (Pilsom, Nixon, 1980), эти мезокосмы очень точно отражают сезонные изменения в поведении организмов и метаболизме сообщества (продукции и дыхании), происходящие в заливе в естественных условиях.

Обзор «микросистемного подхода в биологии экосистем» и рассмотрение противоречий равновесного аквариума содержит работа Бейерса (Beyers, 1964). Более новые исследования отражены в трудах симпозиумов, вышедших под редакцией Уитта и Гилберта (Witt, Gilbert, 1978) и Джизи (Giesy, 1980).

И лабораторные, и внелабораторные модельные экосистемы полезны для приблизительной или предварительной оценки влияния загрязнений или других экспериментальных воздействий, связанных с деятельностью человека. Было выяснено, например, что нефть, введенная в морские мезокосмы, показанные на рис. 2.18, *А*, с целью моделирования умеренно сильного ее разлива, более токсична для консументов, чем для продуцентов. В результате из-за уменьшения численности зоопланктона и ослабления его давления на фитопланктон возрастает численность последнего: цилиндр, в который добавили нефть, заметно зеленеет по сравнению с контрольным. Это изменение трофической структуры повлекло за собой, как и следовало ожидать, усиление микробного разложения, продолжавшегося до тех пор, пока не были разрушены полностью органические вещества нефти и не приостановился усиленный рост водорослей. Плавучие мезокосмы, показанные на рис. 2.18, *Б*, устроены специально для изучения действия разных загрязнений.

Эти эксперименты позволяют сделать следующий общий вывод. Морские модельные экосистемы реагируют на низкие концентрации токсичных веществ так же, как естественные сообщества реагируют на нехватку питательных веществ. Таким образом, эффект постоянного загрязнения сходен с эффектом «голодания»: продуктивность системы и общая интенсивность ее функционирования снижаются.

Исследования микроэкосистем оказались также полезными для проверки различных экологических гипотез, разработанных на основе наблюдений в природе. Например, наземный микрокосм, показанный на рис. 2.19, был разработан для проверки гипотезы,

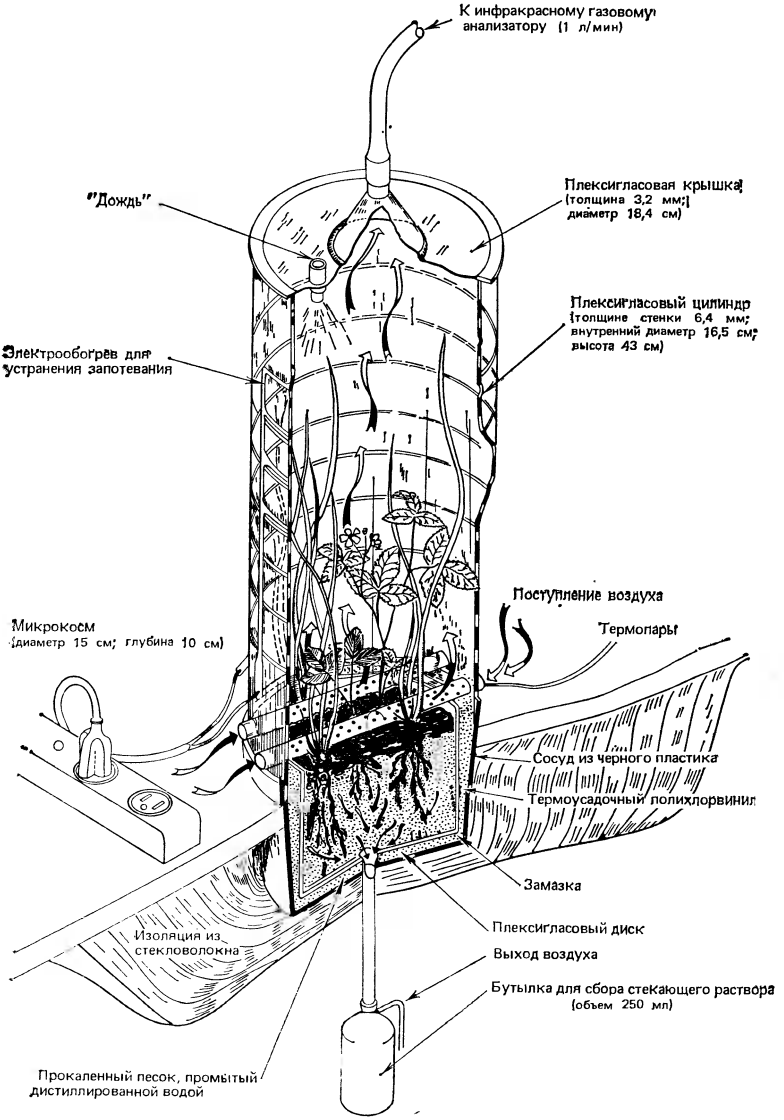


Рис. 2.19. Лабораторный наземный микрокосм. Керн почвы с растительностью, взятый с заброшенного поля, помещен в прозрачный сосуд. Метаболизм сообщества постоянно регистрируется путем измерения потоков CO_2 с помощью инфракрасного газового анализатора. Так как стрессовые воздействия часто нарушают круговорот минеральных веществ, количество вымываемых веществ, собираемое со дна почвенной колонки, может служить мерой того или иного стрессового воздействия (Van Voris et al., 1980).

согласно которой высокое функциональное разнообразие увеличивает способность системы сопротивляться острому стрессу или восстанавливаться после него (или и то и другое). Результаты такого эксперимента подтвердили эту гипотезу (Van Voris et al., 1980).

В следующих нескольких главах будут описаны случаи, когда исследования микросистем помогли установить и уточнить основные принципы экологии.

Космический корабль как экосистема

Возможно, лучший способ представить себе экосистему — это задуматься о космическом путешествии. Покидая биосферу, мы должны взять с собой четко ограниченную закрытую среду, которая обеспечивала бы все наши жизненные потребности, а в качестве энергии, поступающей из окружающего пространства, использовать солнечный свет. Для путешествий, длящихся несколько дней или недель, например на Луну и обратно, нам не требуется полностью автономная экосистема, так как необходимый запас кислорода и пищи можно взять с собой, а углекислота и другие отходы могут быть на короткое время изолированы или обезврежены. Для более длительных путешествий, например на планеты Солнечной системы, или для полетов, имеющих целью основать колонии в космосе, потребуется закрытый или обладающий более полными системами регенерации космический корабль, на котором должны иметься все жизненно важные абиотические вещества и средства для их многократного использования. В нем должны осуществляться сбалансированные процессы продуцирования, потребления и разложения организмами или их искусственными заместителями. По сути дела, автономный космический корабль представляет собой микроэкосистему, включающую человека.

Все пилотируемые космические корабли, запущенные до сих пор, были снабжены модулями жизнеобеспечения запасающего типа; в некоторых случаях с помощью физико-химических методов осуществлялась частичная регенерация воды и атмосферных газов. Рассматривалась, но была признана непригодной возможность сочетать в одной системе людей и микроорганизмы, например водоросли и водородные бактерии. Для настоящих регенеративных экосистем, которые могли бы долгое время находиться в космосе, не получая ничего с Земли, потребовались бы крупные организмы, и в частности такие, которые могли бы идти в пищу человеку, значительное видовое разнообразие, и прежде всего — большие емкости, заполненные воздухом и водой (вспомним сделанное выше замечание о большом объеме пространства, требующемся для рыб или человека). Поэтому в экосистему придется

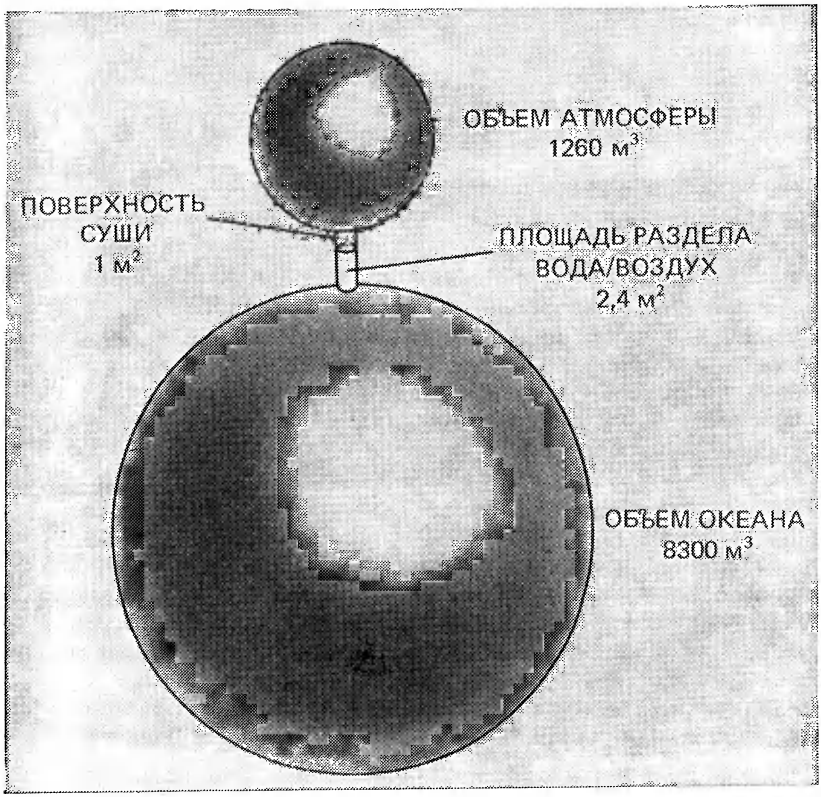


Рис. 2.20. Сравнительные объемы атмосферы и океана, приходящиеся на 1 м² суши и действующие как буфер. На рисунке не показана наземная растительность, занимающая большой объем, также помогающая биосфере сглаживать нарушающие воздействия.

включить нечто подобное обычным сельскохозяйственным и другим крупным растительным сообществам.

Основная задача, которую предстоит решить, — чем заменить буферную способность атмосферы и океанов, благодаря которой стабилизируется биосфера в целом. На Земле на каждый квадратный метр суши приходится более 1000 м³ атмосферы и почти 10 000 м³ океана плюс большие объемы постоянной растительности (рис. 2.20). Все они выполняют роль накопителей отходов, регуляторов и регенераторов. Очевидно, что для длительного пребывания человека в космосе часть этой буферной функции должны будут взять на себя механические устройства, работающие на солнечной (и, возможно, атомной) энергии. В двух появившихся несколько лет тому назад обзорах, посвященных этой

проблеме и подготовленных для Национального управления по аэронавтике и исследованию космического пространства (НАСА), содержатся следующие выводы: «не ясно, можно ли создать искусственную экосистему, совершенно закрытую для притока или оттока веществ, с полной регенерацией и с регуляцией, осуществляемой только ее биологическими компонентами» (MacElroy, Averner, 1978). «На современном этапе развития техники невозможно создать безопасную и надежную закрытую экологическую систему жизнеобеспечения, даже для использования ее на Земле» (Sperlock, Modell, 1978). Создать миниатюрную модель биосферной «системы жизнеобеспечения» для использования ее в космическом поселении будет не только сложно, но и дорого, если учесть то количество горючих ископаемых, которое придется потратить на вывод в космос всех компонентов этой системы.

Мы пока не имеем представления о том, как сконструировать мезокосм с включением в него человека, но даже если бы и узнали, то не известно, могли ли мы себе это позволить, однако некоторые энтузиасты освоения космоса, например физик Джеральд О'Нейл в своей книге «Высокая граница» (O'Neill, 1977), предсказывают, что уже в будущем веке миллионы человек будут жить в космических поселениях, обеспечиваемых функционированием тщательно отобранной биоты, свободной от паразитов и других нежелательных или непродуктивных организмов, с которыми приходится мириться на Земле. Авторы таких проектов полагают, что успешная колонизация «высокой границы» позволит увеличивать численность человечества и его материальное богатство еще много лет спустя, после того как это станет невозможно на Земле из-за ее ограниченных размеров. Для поддержания таких поселений можно будет использовать солнечную энергию и минеральные богатства спутников планет Солнечной системы и астероидов. Для начала О'Нейл предлагает собрать в космосе вращающуюся (для создания искусственной гравитации) трубообразную станцию диаметром 6,4 км и длиной 32,2 км, содержащую 1294,4 км^2 почвы. Примерно половина этой площади будет отведена для интенсивного сельского хозяйства. Такую «небольшую» космическую колонию должны, по мнению О'Нейла, населять 2 млн. человек. Если учесть, что на каждого человека в этой колонии будет приходиться всего около 640 м^2 площади почвы, а буферные объемы воздуха и воды будут невелики, возможность поддержания такого поселения без каких бы то ни было поступлений с Земли кажется сомнительной. К тому же на таком спутнике возникнут сложнейшие социальные, экономические и политические проблемы, а также проблема загрязнения среды. Далее в этой книге мы рассмотрим, до какой степени социополитические силы формируют и ограничивают условия жизни и рост человечества на Земле.

Город как гетеротрофная экосистема

Как уже отмечалось (с. 28), город[1], особенно промышленный, — неполная или гетеротрофная экосистема, получающая энергию, пищу, волокнистые материалы, воду и другие вещества с больших площадей, находящихся за его пределами. Как показано на рис. 2.21, город отличается от природной гетеротрофной экосистемы, например устричной банки, 1) гораздо более интенсивным метаболизмом на единицу площади, для чего требуется больший приток концентрированной энергии извне (в наше время поступающей главным образом в виде горючих ископаемых); 2) большими потребностями в поступлении веществ извне, например металлов для торговли и промышленности, не считая тех металлов (и сверх тех их количеств), которые необходимы для поддержания жизни; и 3) более мощным и более ядовитым потоком отходов, многие из которых — синтетические соединения, более токсичные, чем естественное сырье, из которого они получены. Следовательно, среда на входе и среда на выходе (см. рис. 2.2 на с. 27) для системы города значительно важнее, чем для такой автотрофной системы, как, например, лес.

Сейчас даже в засушливых районах большинство городов имеет широкий «зеленый пояс» или включает в себя автотрофный компонент: деревья, кустарники, травяные газоны, а часто озера и пруды; органическая продукция этого зеленого компонента не играет заметной роли в снабжении механизмов и людей, столь плотно населяющих город и его промышленный район. Без огромных поступлений пищи, горючего, электричества и воды механизмы (автомобили, фабрики и т. д.) прекратили бы работу. Люди либо вскоре погибли бы от голода, либо покинули город. Конечно, городские леса, луга и парки представляют собой огромную эстетическую и рекреационную ценность; они смягчают колебания температуры в городе, уменьшают шумовое и другие загрязнения, предоставляют местообитания певчим птицам и другим мелким животным и т. д. Но труд и горючее, затрачиваемые на орошение, удобрение, стрижку газонов, обрезку деревьев, удаление срезанных или сброшенных ветвей и листьев, а также другую работу, необходимую для поддержания частных и общественных зеленых зон города, увеличивают энергетические (и денежные) расходы на жизнь в городе. В табл. 2.4 сравнивается «застроенный лес»

---

[1] В этом разделе термин «город» используется как синоним географического понятия «стандартный урбанизированный район» (СУР), куда входят промышленные и жилые пригороды, часто простирающиеся далеко за официальные границы города. Граничащие между собой или частично перекрывающиеся города (как, например, «города-двойники» Миннеаполис и Сент-Пол в шт. Миннесота) обычно рассматриваются как один СУР.

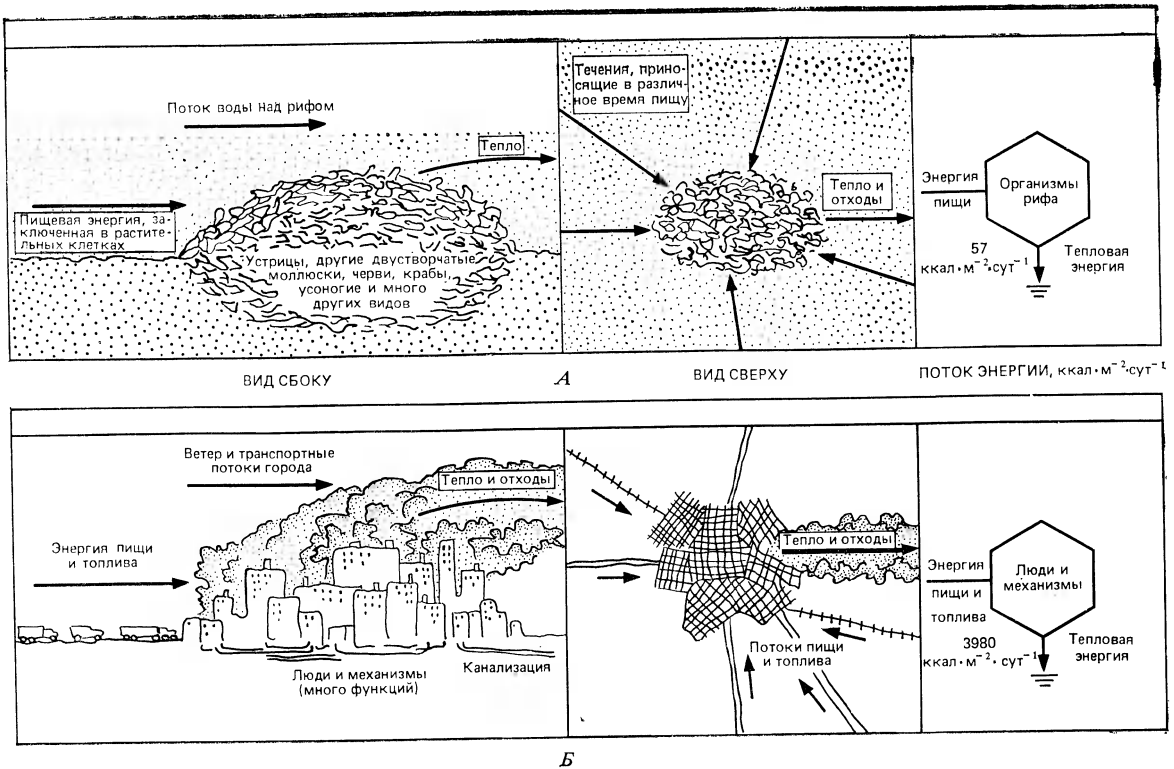


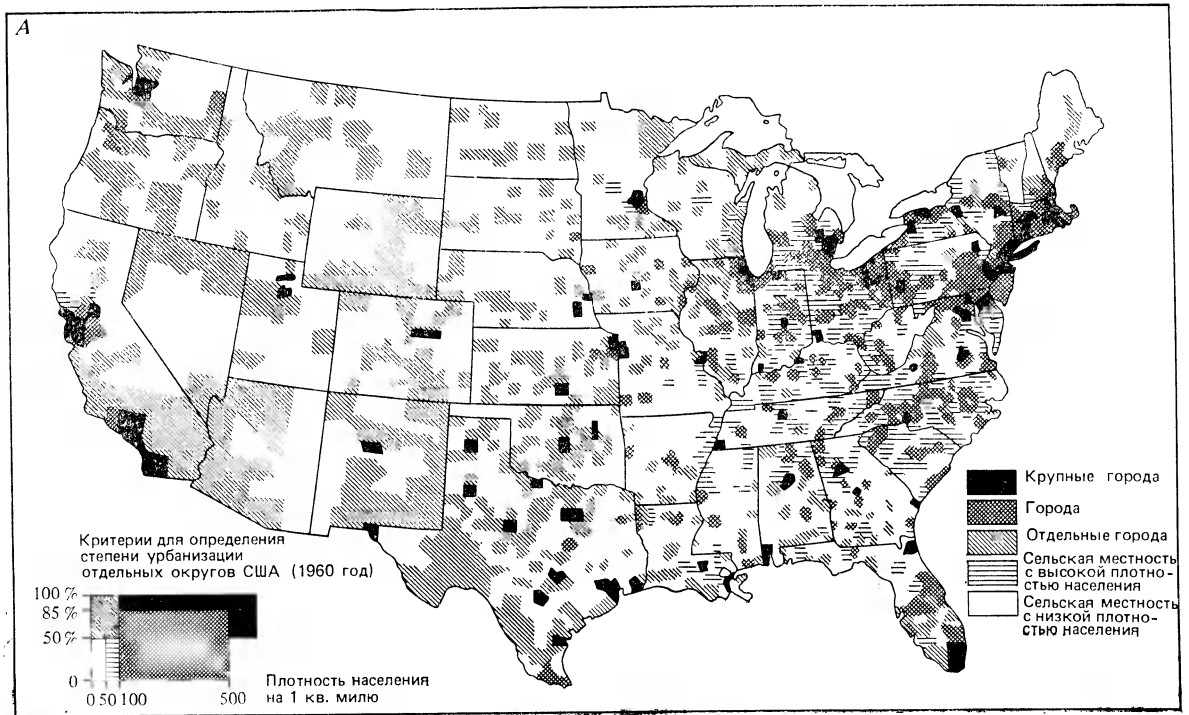
Рис. 2.21. Гетеротрофные экосистемы. *А*. Один из естественных «городов» — устричная банка, целиком зависящая от поступления энергии пищи с большой площади окружающей среды. *Б*. Индустриализованный город, существование которого поддерживается колоссальным притоком топлива и пищи, причем соответственно возникает значительный отток в виде тепла, промышленных и бытовых отходов. Потребности одного квадратного метра города в энергии примерно в 70 раз превышают потребности такой же площади устричной банки. Они составляют около 4 000 ккал/сут, а в год — около 1,5 млн. ккал. (По H. Odum, 1971, с разрешения автора и издательства John Wiley and Sons.)

в Мадисоне (шт. Висконсин) с соседним, ненарушенным лесом. Около 30% жилого района покрыто бетоном или занято зданиями и другими «непроницаемыми» объектами, но в пересчете на площадь, занятую растениями, «застроенный лес» благодаря садоводческой деятельности человека и особенно удобрению и орошению характеризуется гораздо большим видовым разнообразием растений и большей продуктивностью. Вынос органического вещества из природного леса невелик или вовсе отсутствует, но более половины годичного прироста в виде древесины, листьев и срезанной травы с застроенной территории вывозится на свалки или для заполнения котлованов. Для общества было бы полезнее, если это органическое вещество использовалось для удобрения почв на полях и огородах. К счастью, теперь появилась тенденция использовать его именно так.

Таблица 2.4. Сравнение естественного леса и прилегающей к нему застроенной лесистой местности в Мадисоне, шт. Висконсин. (Неопубликованная рукопись G. J. Lawson, G. Cottam, O. L. Loucks.)

	Естественный лес	Застроенный лес
Число видов деревьев	10	75
Число видов кустарника	20	74
Биомасса деревьев (средняя сухая масса надземных частей), кг·м$^{-2}$	27	10
Годовая чистая продукция всей растительности, кг·м$^{-2}$	812	719
Чистая продукция на занятой площади (в случае застроенной местности без учета 30% площади, где лес вырублен), г·м$^{-2}$	812	1027
Внесение удобрений, кг·га$^{-1}$	0	136
Годовой экспорт органических веществ, г·м$^{-2}$	0	497
Затраты воды на орошение	0	Большие (точно не известны)

Изучив лужайку в пригороде, Фолк (Falk, 1976) обнаружил, что баланс между поступлением и выходом довольно близок к таковому кукурузного поля или естественной влажной прерии, хотя на газоне птицы съедали в 30 раз больше насекомых и семян, чем в сравнимой прерии. Ежегодные энергетические дотации для газона, такие, как труд, бензин, удобрения и т. д., оцениваются в 528 ккал·м$^{-2}$; примерно столько же требуется на то, чтобы вырастить хороший урожай кукурузы. Так что состоятельные обитатели пригородов живут не хлебом единым: они готовы тратить на лужайку перед домом столько же энергии, сколько ее вложено в пищу, поступающую к ним на стол. И разумеется,


A
Крупные города
Города
Отдельные города
Сельская местность с высокой плотностью населения
Сельская местность с низкой плотностью населения
Критерии для определения степени урбанизации отдельных округов США (1960 год)
100 %
85 %
50 %
0
0 50 100
500
Плотность населения на 1 кв. милю

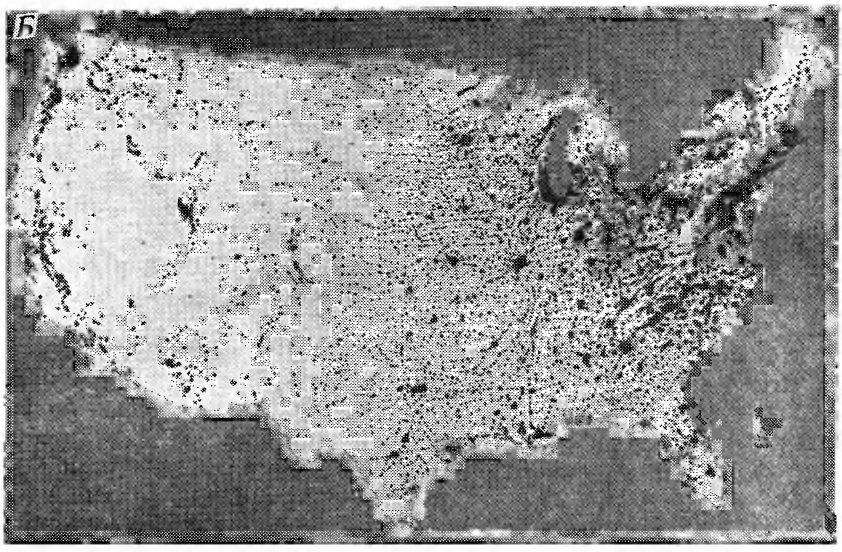


Рис. 2.22. Урбанизация в США. Для большой (и быстро растущей) части страны плотность населения составляет 19,3 человека на 1 км² или выше (все заштрихованные области на рис. *А*) и, что еще важнее, здесь высока плотность использования энергии (см. рис. *Б*, где темными пятнами показан свет, заметный ночью со спутника).

продажа оборудования и химикатов для ухода за газонами составляет важный род занятий в пригородах.

Быстрая урбанизация и рост городов в последние полвека изменили лик Земли, по-видимому, сильнее, чем все другие виды деятельности человека за всю его историю. На двух картах (рис. 2.22) показан размах урбанизации и влияния городов в США. На карте *А* (с. 92) штриховкой разной частоты покрыты районы с плотностью населения 50 и более человек на 1 квадратную милю. Рис. 2.22, *Б* представляет собой фотокарту, скомпонованную из негативов, полученных ночью со спутника; темные участки — города, пригороды и плотно заселенные сельские местности, освещенные электрическим светом. В сущности, эта карта показывает плотность распределения энергии (использования электричества). Зоны с плотностью энергии, достигающей городского уровня, сейчас сплошной полосой простираются от Бостона до Вашингтона, от Питтсбурга до Кливленда и Детройта, вдоль западных и южных берегов озера Мичиган, восточного побережья Флориды и участков Калифорнийского побережья.

Даже в развивающихся странах города растут гораздо быстрее, чем общая численность населения. Площадь суши, занятая городами, не так уж велика — всего 1—5% в разных районах мира.

Но, воздействуя на свои обширные среды на входе и на выходе, города изменяют природу водных путей, лесов и полей, не говоря уже об атмосфере и океанах. Город может влиять на удаленный от него лес не только непосредственно загрязнением воздуха или спросом на продукты леса, но и косвенно, изменяя принципы лесоводства. Например, большой спрос на бумагу и изделия из нее оказывает очень сильное экономическое давление, под действием которого естественные леса, состоящие из деревьев разных пород и разного возраста, превращаются в плантации деревьев одного вида и возраста, специально предназначенные для переработки в бумажную массу.

Ночной снимок со спутника (рис. 2.22, *Б*) наглядно показывает, что потребление энергии делает города «горячими точками». Акр или гектар города потребляет в 1000 или более раз больше энергии, чем такая же площадь сельской местности (подробнее этот вопрос будет рассматриваться в гл. 3). Образующиеся в результате функционирования города тепло, пыль и другие вещества, загрязняющие воздух, заметно изменяют климат городов по сравнению с климатом окружающей местности. Как правило, в городах теплее (см. рис. 2.23), в них повышена облачность, меньше солнечного света, больше мороси и тумана, чем в прилежащей сельской местности. Строительство городов (особенно строительство вилл и промышленных предприятий в пригородах) стало в США ведущей причиной эрозии почвы, угрожающей свести к нулю результаты мер по сохранению почв в сельскохозяйственных районах, которые обошлись очень недешево. Экологически разумная система охраны почв сложилась в результате объединенных усилий правительственных органов и университетов после возникновения «пылевой чаши» [1] и связанных с эрозией почвы катастроф 30-х годов. Проблемы городских экосистем требуют для своего решения не меньших усилий.

Даже слабонаселенные, удаленные от городов районы (на рис. 2.22, *А* не заштрихованы) могут подвергаться сильному их влиянию, поскольку из таких районов в города поступают продукты питания, минеральное сырье, вода и другие материалы. Кроме того, влияние загрязнений воды и воздуха может ощущаться очень далеко от города.

Можно оценить размер среды на входе какого-либо из американских городов, если учесть, что на душу населения в промышленно-городских районах США расходуется в день пищи примерно с 0,8 га сельскохозяйственных угодий, бумажных и деревянных изделий — с 0,4 га лесных угодий и воды — около 7570 л.

---

[1] Район на западе США, сильно пострадавший от эрозии почвы. — *Прим. перев.*

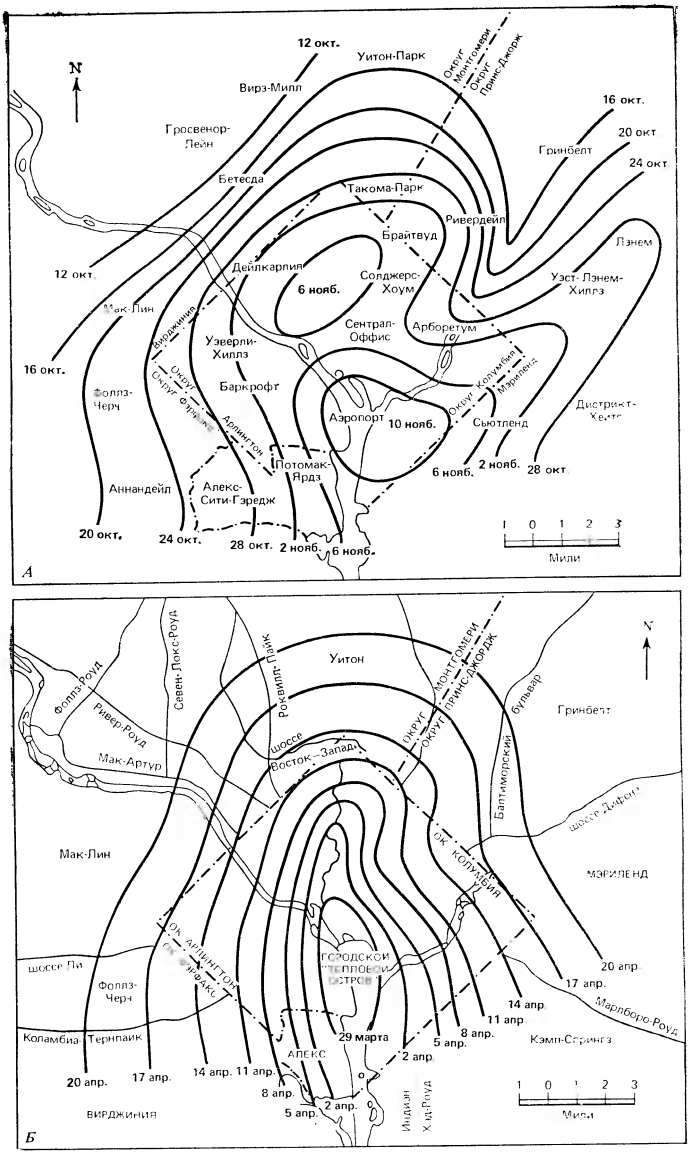


Рис. 2.23. Вашингтон, представляющий собой своеобразный «теплый остров», где осенью и весной теплее, чем в прилегающей местности. *А*. Обозначены средние даты первых осенних заморозков. *Б*. Обозначены средние даты последних весенних заморозков. (Данные подготовлены С. А. Woollum, Бюро погоды США.)

Таким образом, для того чтобы кормить, одевать, поить и умывать город, занимающий 259 км², с населением в 1 млн. человек, требуется гораздо большая площадь; лишь для производства продуктов питания необходимо около 0,8 млн. га или 8090 км². Для получения ежедневно 7,6 млрд. л воды необходим очень большой водосборный бассейн даже в районах с обильными осадками. В засушливой западной части США только обширные горные водосборные бассейны могут обеспечить водой такие большие города, как Денвер, Тексон и Лос-Анджелес, и здесь используются или будут вскоре использоваться практически все поверхностные воды (они уже «приписаны» законом к городам, но этими законными правами пока не везде пользуются).

Хотя среда на выходе города, как правило, меньше, географическое распространение кислых дождей, источники которых — промышленные районы (см. с. 10—11), показывает, что этот компонент городской экосистемы расширяется. В развивающихся странах города характеризуются менее интенсивным «городским метаболизмом», соответственно меньшим потреблением энергии и менее обширными средами на входе и на выходе. Но отсутствие в этих городах очистных сооружений для бытовых и промышленных стоков часто приводит к более сильному воздействию на окружающую природу, чем это наблюдается в окрестностях городов в технически развитых районах мира.

Современный город — паразит своего сельского окружения. При существующем порядке хозяйствования город не производит или почти не производит пищи или других органических веществ, не очищает воздух и не возвращает или почти не возвращает в круговорот воду или неорганические вещества. Город, по крайней мере теоретически, можно рассматривать и с другой точки зрения, считая, что он находится в симбиотических отношениях с окружающей его местностью, поскольку производит и вывозит товары и услуги, деньги и культурные ценности, обогащая всем этим сельское окружение и получая взамен также товары и услуги. Город или урбанизированный район в своих административных границах или в том виде, в каком он показан на картах, не имеет какой-то особой «экологии», отграниченной от экологии окружающей сельской местности. Социологи слишком часто полагают, что экология города как наука занимается изучением взаимодействия человека и среды только в застроенной части города. Это слишком узкое понимание. Чтобы воспринимать город и его проблемы в их реальной сложности, мы должны преодолеть узость нашего мышления и вынести границы наших активных действий далеко за пределы города. Город можно считать экосистемой в полном смысле слова только в том случае, если мы учитываем его обширные среды на входе и на выходе. Одно из имеющихся, к сожалению, в США препятствий для та-

кого разумного подхода — давно укоренившееся и во многом порочное политическое разделение между городом и сельской местностью. Оно поддерживает постоянную политическую «войну» и недальновидные своекорыстные местнические интересы, но в перспективе может затронуть интересы отдельных штатов и страны в целом. Пока городские и сельские лидеры не научатся ставить общие интересы выше частных, управление городом как функциональной экосистемой останется только на бумаге.

Более подробные сведения о городах и их проблемах можно найти в работах Сааринена, Девиса, Лоури, Гендерсона, Уорда и Ньюленда (Saarinen, 1943; Davis, 1965; Lowry, 1967; Henderson, 1974; Ward, 1976; Newland, 1980).

Агроэкосистемы

Агроэкосистемы (сельскохозяйственные экосистемы), как и города, зависят в своих энергетических потребностях от удаленных от них районов, и отходы этих систем также могут влиять на удаленные районы. Разумеется, в отличие от городов неотъемлемую часть агроэкосистем составляет автотрофный компонент, или «зеленый пояс». Агроэкосистемы отличаются от естественных или полуестественных экосистем, работающих на энергии солнечного света, таких, как озера, леса и т. д., в основном тремя особенностями: 1) они получают находящуюся под контролем человека вспомогательную энергию, дополняющую или заменяющую солнечную; эта вспомогательная энергия поступает в виде мышечных усилий человека и животных, удобрений, пестицидов, орошающей воды, работы машин, действующих на горючем, и т. д.; 2) разнообразие организмов резко снижено (также в результате действий человека), чтобы максимизировать выход какого-то одного продукта (пищевого или иного); и 3) доминирующие виды растений и животных подвергаются искусственному, а не естественному отбору. Другими словами, агроэкосистемы организуются и управляются таким образом, чтобы направлять как можно больше энергии солнечного света или какой-либо другой на производство продуктов питания. Это достигается двумя путями: 1) использованием вспомогательной энергии для поддержания системы, что в природных экосистемах осуществляется солнечной энергией; таким образом в агроэкосистеме значительно большее количество солнечной энергии переходит непосредственно в пищу; 2) селекцией возделываемых растений и домашних животных с целью получения оптимальной продукции в специализированной среде с энергетическими дотациями. Как и при любом интенсивном и специализированном землепользовании, определенным выгодам сопутствуют и некоторые потери: эрозия почвы, загрязнение из-за сноса пестицидов и удобрений в водоемы, высокая

стоимость горючего, повышенная чувствительность системы к изменениям погоды и к вредителям.

Примерно 10% свободной от льда суши — это пахотные земли, в основном бывшие природные степи, прерии и леса и в меньшей степени пустыни и болота. Еще 20% суши занимают пастбища, предназначенные для производства не растительной, а животной пищи. Таким образом, сельскому хозяйству в самом широком смысле слова отведено около 30% площади суши. Проведенный недавно подробный анализ продовольственной ситуации в мире привел к выводу, что сейчас используются все лучшие земли, т. е. земли, легче всего поддающиеся обработке при современном состоянии техники. Дополнительное использование менее пригодных земель потребует очень больших затрат и, возможно, разработки новых типов агроэкосистем (см. President's Science Advisory Committee report, 1967 и National Academy of Science report, 1977).

Рискуя излишним упрощением, можно разделить агроэкосистемы на два обширных типа:

1. Агроэкосистемы доиндустриального периода — самодостаточные, с интенсивным использованием дополнительной энергии в виде мышечных усилий человека и животных; поставляют продукты питания для самого фермера (и его семьи) и для продажи или обмена на местных рынках.

2. Интенсивные механизированные агроэкосистемы с крупными энергетическими дотациями в форме горючего, химикатов и работы машин; поставляют продукты питания в количестве, превышающем местные потребности, избыток продуктов идет на экспорт, и, таким образом, простые продукты питания превращаются в товар, играющий важную роль в экономике.

Около 60% пахотных земель в мире обрабатывается доиндустриальным способом, причем бóльшая часть из них находится в развивающихся странах Азии, Африки и Южной Америки с высокой численностью населения. Для этих стран характерно большое число типов сельского хозяйства, приспособленных к различным местным почвенным, водным и климатическим условиям; однако при общем рассмотрении можно выделить три основных типа агроэкосистем: 1) скотоводческие системы, 2) кочевые или подсечно-огневые системы и 3) заливные и другие постоянные немеханизированные системы.

Скотоводство, практикуемое в аридных и полуаридных регионах (особенно в саваннах и граслендах Африки), предполагает разведение крупного рогатого скота или других домашних животных и использование продуктов животноводства — молока, мяса, шкур и т. д. Кочевое земледелие, когда-то практиковавшееся по всему миру, широко распространено и сейчас в лесных районах тропиков. После расчистки участков леса и сжигания древесных

остатков (последние иногда оставляют на почве в качестве мульчи), на этой площади в течение нескольких лет выращиваются сельскохозяйственные культуры, пока не истощится запас питательных веществ, используемых растениями и вымываемых из почвы. Тогда этот участок забрасывается, чтобы в результате естественного восстановления леса пополнился запас питательных веществ. Постоянное немеханизированное земледелие веками существовало в Юго-Восточной Азии и других районах мира, удивительно хорошо удовлетворяя потребности миллионов людей в пище. Самые продуктивные из этих агроэкосистем получают дополнительную энергию в форме орошения во время паводков, либо естественных, сезонных — вдоль рек и в плодородных дельтах, либо искусственно управляемых — как в древней орошаемой каналами культуре риса.

Доиндустриальные системы сельского хозяйства часто называют «примитивными» или «направленными только на выживание», тем не менее эти системы могут быть весьма сложными и часто гармонируют с природными экосистемами. Они бывают очень эффективными, если оценивать их по количеству произведенной пищи на единицу затраченной энергии. Например, Раппапорт (Rappaport, 1967, 1971) обнаружил, что в Новой Гвинее на сложных огородах со смешанными культурами производится около 24 млн. ккал пищи на 1 га при затратах человеческого труда в 1,4 млн. ккал, т. е. соотношение полученной и затраченной энергии составляет 16 : 1. Многие механизированные агроэкосистемы, напротив, потребляют не меньше (а то и больше) энергии, чем возвращают ее в виде продуктов питания. Если мерой успеха считать продолжительность существования системы земледелия, следует признать, что заливная культура риса, насчитывающая не одну тысячу лет на Филиппинах и в других странах, заслуживает сохранения. Тем более, что современная культура риса, сильно зависящая от дешевого топлива и удобрения, возможно, не переживет век нефти.

Однако следует отметить, что даже хорошо приспособленные, постоянные доиндустриальные системы, эффективно использующие энергию, не могут производить достаточно много избыточных продуктов питания, чтобы прокормить огромные города; это возможно только при обширнейших сельскохозяйственных площадях «на входе» города и при чрезвычайной эффективности средств доставки, сохранения и складирования пищи. Кроме того, как может засвидетельствовать любой опытный садовод-любитель, сам производящий для себя продукты питания (с небольшим излишком для угощения соседей, продажи или обмена), такие системы требуют затраты большого количества «человеко-часов». Таким образом, неиндустриализованное сельское хозяйство эффективно сберегает энергию, но оно менее продуктивно в пересчете

на количество продуктов питания, производимых одним фермером, и, как правило, дает меньший урожай на единицу площади, чем интенсивное механизированное сельское хозяйство. Как известно, выигрывая в чем-то одном, мы проигрываем в другом, ничто не дается нам даром.

Ранее говорилось, что механизированное земледелие выгодно использовало доступность сравнительно недорогого топлива, удобрений и других химических соединений (для производства которых также требуется немало топлива) и, разумеется, достижения высокоразвитой науки и техники; это касается не только агротехники, но и генетики, а также переработки пищевого сырья и торговли. В невероятно короткий по сравнению с долгой историей развития сельского хозяйства период в США и других индустриализованных странах был совершен переход от мелких ферм с большой долей населения, зарабатывающего на жизнь в сельской местности, к современному способу ведения хозяйства, когда в сельской местности живет всего 4% населения, обрабатывая более крупные участки и производя больше продуктов питания при использовании в сумме меньшей площади. Урожай субсидируемых горючим агроэкосистем, занимающих около 40% пахотных земель мира, дал хотя бы временную передышку в отчаянной гонке между ростом численности населения и продукцией пищи. Но стоимость энергетических субсидий растет, и все растет число стран, неспособных прокормить себя и вынужденных ввозить продукты питания из нескольких стран мира (в том числе из США), имеющих излишки для экспорта, так что положение начинает становиться угрожающим.

Если число фермеров в развитых странах значительно снизилось, то численность поголовья скота и птицы не упала, а интенсивность производства животных продуктов увеличилась не менее, чем растительных. Мясной скот теперь откармливают не травой, а зерном, а кур как яйце- или мясопроизводящие машины выводят и содержат, заключая их в проволочные клетки при искусственном освещении и пичкая стимулирующими рост комбикормами и лекарствами. В США бóльшая часть урожая кукурузы (а также других злаков и сои) идет в пищу домашнему скоту, мясо которого, быть может, даже в излишнем количестве идет на стол не беднякам, а сильным мира сего.

Думая о давлении человека на окружающую среду и ресурсы, нельзя забывать, что сельскохозяйственных животных в мире гораздо больше, чем людей, и они потребляют примерно в пять раз больше калорий, чем люди. И это без учета животных, содержащихся дома просто из любви к ним, а они тоже потребляют массу пищи. К счастью, часть этих калорий, например калории, содержащиеся в траве, человеком непосредственно не потребляются. Отношение численности сельскохозяйственных животных к

численности населения наиболее велико в Новой Зеландии: около 37 животных на душу населения. Таким образом, хотя демографы часто приводят Новую Зеландию как пример страны с низкой плотностью населения, люди сильно действуют на ее природу через овец, выедающих траву.

История развития интенсивного механизированного сельского хозяйства на Среднем Западе США с 1830 по 1980 г., а также экологические последствия изменений в землепользовании кратко рассмотрены в табл. 2.5. Здесь подведены итоги так называемой

Таблица 2.5. История развития интенсивного сельского хозяйства на Среднем Западе США. (Данные за 1833—1980 гг. по Auclair, 1976; «тенденции на будущее» — оптимистические прогнозы автора.)

Годы	Характеристика хозяйства
1833—1934	90% прерии, 75% болотистых местностей и все леса на хороших почвах превращены в пахотные земли и пастбища, природная растительность осталась в основном на крутых склонах и недостаточно мощных неплодородных почвах.
1934—1961	Интенсификация фермерского хозяйства, сопровождаемая энергетическими и химическими дотациями, механизацией, увеличением специализации по культурам и возделывания монокультур. По мере того как увеличивалась урожайность, упала общая площадь пахотных земель и на 10% вырос лесной покров.
1961—1980	Увеличение энергетических субсидий, размера ферм и интенсивности полеводства на лучших почвах, особое распространение непрерывной культуры выгодных хлебных злаков и соевых бобов (с параллельным уменьшением применения севооборота и оставления земель под паром). Много зерна выращивается на экспорт. В этот период урожайность многих культур достигла максимума. Увеличение потерь сельскохозяйственных угодий в связи со строительством городов и из-за эрозии почвы. Ухудшение качества воды в связи с увеличением сноса удобрений и пестицидов.
1980 и тенденции на будущее	Увеличение энергетической эффективности, использование отходов урожая на мульчирование и силос, смешанное возделывание нескольких культур, ограничение вспашки, интегрированная борьба с вредителями и другие методы, сохраняющие почву, воду, дорогостоящее топливо и уменьшающие загрязнение воздуха и воды. Для производства спирта на топливо выведены специальные культуры, богатые углеводами. В действие вводятся государственные и местные планы землепользования, сокращающие потерю хороших почв, связанную с эрозией и городским строительством.

революции XX в. в американском сельском хозяйстве. Поскольку и интенсивность энергетических субсидий, и урожаи, видимо, уже достигли максимума, повышение вкладов, возможно, приведет к уменьшению выхода (действие отрицательной обратной связи). Таким образом, в будущем можно ожидать некоторых изменений в сельскохозяйственной стратегии (см. последние строки таблицы).

Более подробные сведения об агроэкосистемах приведены в работах Спеддинга, Харпера, Кокса и Эткинса, Эванса (Spedding, 1971; Harper, 1974; Cox, Atkins, 1979; Evans, 1980).

8. Классификация экосистем

Определения

Экосистемы можно классифицировать по их функциональным или структурным признакам. Пример полезной функциональной классификации — деление, основанное на количестве и качестве поступающей энергии, «движущей силы». Широко используется классификация по *биомам* (объяснение термина см. в гл. 1, с. 14), основанная на типе растительности и(или) основных стабильных физических чертах ландшафта.

Объяснения

Хотя классификацию экосистем в отличие от классификации организмов (т. е. таксономии) нельзя рассматривать как самостоятельную дисциплину, человек, по-видимому, стремится внести упорядоченность во все разнообразие явлений или предметов (например, книг в библиотеке), с которым ему приходится сталкиваться в своей повседневной жизни. Экологи не пришли к какой-то единой классификации типов экосистем или хотя бы к единой основе для такой классификации, и это хорошо: разнообразие подходов полезно.

Энергия — прекрасная основа для функциональной классификации, поскольку это главный общий знаменатель всех экосистем, как природных, так и управляемых человеком. В основе широко распространенной биомной классификации лежат заметные постоянные макроструктурные черты. В наземных местообитаниях такие черты обычно связаны с типом растительности, как бы интегрирующем в своем облике особенности организмов и климатических, гидрологических и почвенных условий. В водных местообитаниях, где растительность часто малозаметна, в основе выделения крупных типов экосистем лежат главные физические черты, например «стоячая вода», «текущая вода», «морской континентальный шельф» и т. д.

Примеры

Классификация, основанная на энергетике, приводится в табл. 3.17 и будет рассмотрена после того, как в следующей главе мы кратко ознакомимся с основными законами поведения энергии. Биомная классификация, основанная на особенностях макроструктуры, приведена в табл. 2.6. Наземные биомы выделяют по естествен-

Таблица 2.6. Основные типы природных экосистем и биомов биосферы

Наземные биомы
Тундра: арктическая и альпийская
Бореальные хвойные леса
Листопадный лес умеренной зоны
Степь умеренной зоны
Тропические грасленд и саванна
Чапараль — районы с дождливой зимой и засушливым летом
Пустыня: травянистая и кустарниковая
Полувечнозеленый тропический лес: выраженный влажный и сухой сезоны
Вечнозеленый тропический дождевой лес
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
Типы морских экосистем
Открытый океан (пелагическая)
Воды континентального шельфа (прибрежные воды)
Районы апвеллинга (плодородные районы с продуктивным рыболовством)
Эстуарии (прибрежные бухты, проливы, устья рек, соленые марши и т. д.)

ным или исходным чертам растительности, а типы водных экосистем выделяют по геологическим и физическим особенностям. Перечисленные в табл. 2.6 шестнадцать основных типов экосистем представляют собой ту среду, на которой развилась человеческая цивилизация. Вместе с тем таблица представляет собой список основных биотических сообществ, поддерживающих жизнь на Земле.

В Приложении дается карта, а также более подробное описание основных типов экосистем, снабженное фотоснимками. В последующих главах при обсуждении общих принципов экологии мы будем ссылаться на эту карту, снимки и описания.