

Министерство образования Республики Беларусь
Белорусский государственный университет
Биологический факультет
Кафедра общей экологии и методики преподавания биологии

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой

_____ Гричик В.В.

«23» июня 2023 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

_____ Демидчик В.В.

«23» июня 2023 г.

Биотический круговорот

Электронный учебно-методический комплекс
для специальности: 1-33 01 01 «Биоэкология»

Регистрационный № 2.4.2-24/356

Авторы:

Макаревич Т.А., кандидат биологических наук, доцент;

Гричик В.В., доктор биологических наук, профессор

Нестерова О.Л., кандидат биологических наук, доцент;

Рассмотрено и утверждено на заседании Научно-методического совета БГУ
31.08.2023 г., протокол № 1.

Минск 2023

УДК 574.047(075.8)
М 151

Утверждено на заседании Научно-методического совета БГУ
Протокол № 1 от 31.08.2023 г.

Решение о депонировании вынес:
Совет биологического факультета
Протокол № 13 от 23.06.2023 г.

А в т о р ы:

Макаревич Тамара Александровна, кандидат биологических наук, доцент, кафедра общей экологии и методики преподавания биологии БГУ;

Гричик Василий Витальевич, доктор биологических наук, профессор, кафедра общей экологии и методики преподавания биологии БГУ;

Нестерова Оксана Львовна, кандидат биологических наук, доцент, кафедра общей экологии и методики преподавания биологии БГУ.

Рецензенты:

кафедра биологии и методики преподавания биологии Учреждения образования «Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка» (заведующий кафедрой Жукова И. И., кандидат сельскохозяйственных наук, доцент);

Байчоров В. М., заведующий сектором мониторинга и кадастра животного мира ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам», доктор биологических наук, доцент.

Макаревич, Т. А. Биотический круговорот : электронный учебно-методический комплекс для специальности: 1-33 01 01 «Биоэкология» / Т. А. Макаревич, В. В. Гричик, О. Л. Нестерова ; БГУ, Биологический фак., Каф. общей экологии и методики преподавания биологии. – Минск : БГУ, 2023. – 136 с. : ил. – Библиогр.: с. 135–136.

Электронный учебно-методический комплекс предназначен для студентов специальности 1-33 01 01 «Биоэкология», включает в себя разделы: теоретический, контроля знаний и вспомогательный, содержащий учебно-программные материалы и список рекомендованной литературы. Курс «Биотический круговорот» предполагает формирование у студентов целостного представления о круговороте веществ и потоках энергии в биосфере, что обеспечит возможности практического применения полученных знаний и развития новых направлений исследований.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА.....	4
1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ.....	7
1.1. Первичные продуценты.....	7
1.1.1. Введение: понятие биотического и биогеохимического круговорота; роль первичных продуцентов в биотическом круговороте.....	7
1.1.2. Типы первичных продуцентов.....	8
1.1.3. Биогеохимическая роль первичных продуцентов.....	16
1.1.4. Первичная продукция: понятия и определения.....	20
1.1.5. Методы определения первичной продукции.....	28
1.1.6. Распределение первичной продукции в биосфере.....	40
1.2. Консументы.....	47
1.2.1. Введение.....	47
1.2.2. Энергетический подход в изучении консументов.....	48
1.2.3. Потребление пищи консументами.....	59
1.2.4. Фитофаги.....	74
1.2.5. Настоящие хищники.....	82
1.2.6. Вторичная продукция.....	87
1.2.7. Биоманипуляции и промысел.....	96
1.2.8. Роль консументов в экосистемах.....	100
1.3. Редуценты.....	103
1.3.1. Основные термины и понятия.....	103
1.3.2. Основные группы редуцентов.....	104
1.3.2.1. Некрофаги.....	104
1.3.2.2. Копрофаги.....	109
1.3.2.3. «Истинные» детритофаги (поедатели растительного детрита).....	112
1.3.2.4. Бактерии и грибы – основные сапротрофы.....	114
1.3.3. Образование полезных ископаемых.....	118
1.3.4. Биоремедиация и обработка биологических отходов.....	120
2. ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ.....	123
3. РАЗДЕЛ КОНТРОЛЯ ЗНАНИЙ.....	124
3.1. Примерный перечень вопросов к зачету.....	124
3.2. Примерный перечень заданий в тестовой форме.....	127
4. ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ.....	135
4.1. Учебно-программные материалы.....	135
4.2. Рекомендуемая литература.....	135
4.3. Электронные ресурсы.....	136

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Электронный учебно-методический комплекс (ЭУМК) по учебной дисциплине «Биотический круговорот» создан в соответствии с требованиями Положения об учебно-методическом комплексе на уровне высшего образования и предназначен для студентов специальности 1-33 01 01 «Биоэкология».

Содержание разделов ЭУМК соответствует образовательным стандартам высшего образования данных специальностей. Главная цель ЭУМК – оказание методической помощи студентам в систематизации учебного материала в процессе подготовки к итоговой аттестации по курсу «Биотический круговорот».

Структура ЭУМК включает:

Учебно-методическое обеспечение дисциплины

1.1. Теоретический раздел (учебное издание для теоретического изучения дисциплины в объеме, установленном типовым учебным планом по специальности, с кратким изложением содержания, структурированным по 3 разделам дисциплины «Биотический круговорот»).

2. Контроль знаний (материалы для самоконтроля и итоговой аттестации, позволяющие определить соответствие учебной деятельности обучающихся требованиям образовательных стандартов высшего образования и учебно-программной документации, в т.ч. вопросы для подготовки к экзамену).

3. Вспомогательный раздел

3.1. Учебно-программные материалы

3.2. Информационно-аналитические материалы (список рекомендуемой литературы, перечень электронных образовательных ресурсов и их адреса и др.).

Работа с УМК должна включать на первом этапе ознакомление с тематическим планом дисциплины, представленным в учебной программе. С помощью учебной программы по дисциплине можно получить информацию о тематике лекций, перечнях рассматриваемых вопросов и рекомендуемой для их изучения литературы. В ходе подготовки к итоговой аттестации рекомендуется ознакомиться с требованиями к компетенциям по дисциплине, изложенными в учебной программе, и перечнем вопросов к экзамену.

Целью изучения учебной дисциплины является формирование у студентов целостной системы современных знаний о потоках энергии и круговороте веществ в биосфере.

Задачи учебной дисциплины:

1. Изучить общие закономерности новообразования органического вещества в экосистемах разного типа.
2. Дать оценку роли консументов в трансформации и перераспределении энергии в экосистемах разного типа.
3. Изучить общие принципы и закономерности функционирования редуцентов в природных и искусственных экосистемах.
4. Интегрировать знания об отдельных аспектах продукционно-деструкционных процессов в биосистемах разного уровня и создать целостную картину структурно-функциональной организации биосферы.

В результате изучения дисциплины студент должен:

знать:

- место первичных продуцентов, консументов и редуцентов в биотическом круговороте и в системе органического мира Земли;
- факторы, лимитирующие первичную продукцию в наземных и водных экосистемах;
- закономерности питания консументов;
- роль консументов в трансформации и перераспределении энергии в экосистемах разного типа;
- принципы и закономерности функционирования редуцентов в экосистемах различного типа;
- качественный и количественный состав редуцентов при использовании естественных и искусственных систем утилизации промышленных отходов;

уметь:

- давать экспертную оценку продуктивности экосистем;
- рассчитывать величину рациона и оценивать степень обеспеченности пищей популяций различных видов водных и наземных животных;
- давать научное обоснование эксплуатации ресурсов промысловых видов животных;
- определять видовой и родовой состав редуцентов природных ценозов;

владеть:

- основными методами оценки продукции водных и наземных экосистем;
- основными подходами к оценке трофического статуса водных экосистем;
- методами оценки интенсивности деструкционного процесса в естественных и искусственных экосистемах.

В соответствии с образовательным стандартом по специальности 1-33 01 01 «Биоэкология» изучение учебной дисциплины «Биотический круговорот» должно обеспечить формирование у специалиста следующих компетенций:

АК-1. Уметь применять базовые научно-теоретические знания для решения теоретических и практических задач.

АК-2. Владеть системным и сравнительным анализом.

АК-3. Владеть исследовательскими навыками.

АК-4. Уметь работать самостоятельно.

АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.

ПК-1. Квалифицированно проводить научные исследования в области экологии и биологии, осуществлять анализ результатов экспериментальных исследований, формулировать из полученных результатов корректные выводы.

ПК-2. Осваивать новые модели, теории, методы исследования, разрабатывать новые методические подходы.

ПК-3. Осуществлять поиск и анализ данных по изучаемой проблеме в научной литературе, составлять аналитические обзоры.

ПК-4. Готовить научные статьи, сообщения, рефераты, доклады и материалы к презентациям.

ПК-5. Составлять и вести документацию по научным проектам исследований.

ПК-6. Квалифицированно проводить научно-производственные исследования в области промышленной экологии, выбирать грамотные и экспериментально обоснованные методические подходы, давать рекомендации по практическому применению полученных результатов.

ПК-7. Осуществлять поиск и анализ данных по изучаемой проблеме в научно-технических и других информационных источниках.

ПК-8. Организовывать работу по подготовке научных статей, заявок на изобретения и лично участвовать в ней.

ПК-9. Организовывать работу по обоснованию целесообразности выполнения научных проектов и исследований.

ПК-10. Составлять и вести документацию по научно-производственной деятельности.

Всего на изучение учебной дисциплины «Биотический круговорот» отведено 146 часов, в том числе 84 аудиторных часов. Примерное распределение аудиторных часов по видам занятий: лекции – 52 часа, лабораторные занятия – 26 часов, контроль управляемой самостоятельной работы – 6 часов.

Трудоемкость учебной дисциплины составляет 4 зачетные единицы.

Форма текущей аттестации – зачет.

1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

1.1. Первичные продуценты

1.1.1. Введение: понятие биотического и биогеохимического круговорота; роль первичных продуцентов в биотическом круговороте

Через биосферу Земли идет поток энергии от Солнца к Космосу. Этот поток энергии вызывает и организует («раскручивает») круговороты вещества от простого физического (например, круговорот воды) до сложного биотического круговорота.

Биотический (биогеохимический) круговорот – обмен веществом и энергией между различными элементами биосферы, обусловленный жизнедеятельностью организмов и носящий циклический характер.

Функционально биотический круговорот – это цикл реакций восстановления и окисления, где этап восстановления «подкачивается» энергией извне, как правило, энергией солнечного света. В редких случаях внешней по отношению к биосфере энергией служит тепловая энергия земного ядра.

Возмущающий поток энергии раскручивает циклы на всех уровнях организации живого вещества. Новообразованное органическое вещество («первопища») запускается в круговорот. В конечном счете, все органические молекулы расщепляются до неорганических соединений, пополняя запас биогенных элементов, которые опять расходуются на синтез биомассы первичных продуцентов – самой большой биомассы органического вещества в биосфере.

Следует помнить, что в природе биотический круговорот, т.е. круговорот исключительно между живыми компонентами биосферы, встречается редко. Как правило, в круговорот вовлекается и неживая природа, что обуславливает существование **биогеохимического круговорота**, а биотический круговорот лишь его упрощенная схема.

Основные составляющие биотического круговорота:

- *Первичные продуценты* – автотрофные организмы, создающие органические вещества из неорганических, используя энергию солнечного света и, в виде исключения, тепловую энергию Земного ядра.
- *Консументы* – организмы, питающиеся органическими веществами, синтезированными автотрофами, непосредственно, либо через другие организмы.
- *Редуценты* – организмы, разлагающие мертвое органическое вещество.

Функциональная роль основных составляющих биотического круговорота:

- *Первичные продуценты* – это начальное звено и движущая сила биотического круговорота, они вводят энергию в экосистему.

- *Консументы* – управляющее звено в экосистеме. Трансформируют и перераспределяют энергию.
- *Редуценты* замыкают биотический круговорот, возвращая в окружающую среду минеральные элементы, делая их доступными для повторного цикла.

Подводя итог изложенному выше, акцентируем внимание на следующих основных моментах:

1. Первичные продуценты в биосфере имеют особый статус – они являются начальным звеном и движущей силой великого биотического круговорота веществ на Земле. От масштабов этого круговорота, от скорости движения в нем веществ и энергии зависит сумма жизни на нашей планете, ее разнообразие и возможности прогресса. Только на уровне первичной продукции идет новообразование органических веществ, сопровождающееся запасанием энергии. Все звенья пищевых цепей гетеротрофных организмов представляют собой этапы разрушения, минерализации, или другими словами, деструкции органических веществ, сопровождающиеся рассеиванием энергии.

2. Разделение живых организмов по их биогеохимической роли на первичных продуцентов, консументов и редуцентов весьма условно. Минерализация, т.е. редукция, идет на всех этапах трансформации вещества, а потребление готового органического вещества для собственного энергетического и пластического обмена осуществляют и первичные продуценты.

3. В природе есть круговорот веществ и поток энергии.

4. Морфофизиологические различия организмов значительно больше, чем различия их биогеохимических функций.

1.1.2. Типы первичных продуцентов

Все многообразие первичных продуцентов можно объединить в четыре типа, исходя из особенностей продукционного процесса:

1. процесс новообразования органического вещества – кислородный фотосинтез;
2. процесс новообразования органического вещества – анакислородный фотосинтез;
3. процесс новообразования органического вещества – бесхлорофилльный фотосинтез;
4. процесс новообразования органического вещества – хемосинтез.

Первичные продуценты первого типа – это, прежде всего, зеленые растения. К этому типу относятся также цианобактерии (синезеленые водоросли) и хлороксибактерии (прохлорофитовые водоросли).

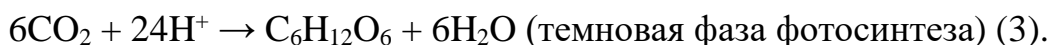
Это основной тип первичных продуцентов в биосфере, именно они являются основным источником органического вещества.

В процессе фотосинтеза кинетическая энергия солнечного света, поглощенная первичными продуцентами, трансформируется в потенциальную,

или другими словами, «связанную» энергию органических веществ, синтезируемых с участием ферментных систем, сопряженных с хлорофиллом. Суммарное уравнение, отражающее процесс окисленного фотосинтеза, можно записать следующим образом (1):



Вода окисляется с высвобождением газообразного кислорода (2), а двуокись углерода восстанавливается до углеводов с высвобождением воды (3):



Поскольку в природе, как правило, продуцируется протоплазма, более полное балансовое уравнение продукции должно выглядеть так (4):

1 300 000 кал солнечного света + 106 CO_2 + 90 H_2O + 16 NO_3 + 1 PO_4 + минеральные элементы = 13 000 кал потенциальной энергии, заключенной в 3258 г протоплазмы (106 С, 180 Н, 46 О, 16 N, 1 Р, 815 г зольных веществ) + 154 O_2 + 1 287 000 кал рассеянной тепловой энергии (99 %) (4).

Это уравнение основано на соотношении элементов в протоплазме и содержании в ней энергии.

Таким образом, итог фотосинтеза первого типа первичных продуцентов – углеводы-первопища с запасенной в ней энергией и газообразный кислород, необходимый для функционирования большинства живых организмов.

По разным оценкам, в наше время на Земле существует около 300 000-450 000 видов зеленых растений. Инвентаризация флоры и фауны чрезвычайно сложная задача, поэтому никто не берется назвать точное число видов и поэтому существует такой разброс данных. Ежегодно в мире описывается значительное число новых видов. Примерное число видов разных таксономических групп зеленых растений приведено в таблице 1.1.

Таблица 1.1.1 – Примерное число видов разных таксономических групп растений

Группа	Число видов
Водоросли (включая синезеленые и прохлорофитовые)	100 000
Мохообразные	20 000
Плауновидные	1 300
Хвощовые	30
Папоротниковидные	10 600
Голосеменные	1 100
Покрытосеменные	270 000–300 000

К первому типу первичных продуцентов относятся также две группы прокариотических фототрофов, к классификации которых до последнего времени сохраняется двойственный подход. Это цианобактерии (*Cyanobacteria*) или синезеленые водоросли (*Cyanophyta*) и хлороксибактерии (*Chloroxybacteria*) или прохлорофитовые водоросли (*Prochlorophyta*). В настоящее время они объединены в группу *Oxiphotobacteria*. Есть ряд признаков как сближающих их с водорослями, так и отличающих.

Цианобактерии или синезеленые водоросли:

1. Нет ядра и других органелл, в том числе и пластид, окруженных двойной мембраной.

2. В клеточной стенке присутствует особый гетерополимер – муреин (пептидогликан) и образует муреиновый слой, что сближает цианей с грамотрицательными бактериями и принципиально отличает от эукариот.

3. Типичных хлоропластов нет, но клетки цианей, как и клетки водорослей содержат пластинчатые мембранные структуры – тилакоиды, с которыми связаны фотосинтетические пигменты. Однако тилакоиды не бывают окружены мембранами, как у эукариотических растительных клеток.

4. Пигментная система принципиально сходна с пигментной системой зеленых растений, однако имеются существенные отличия: отсутствует хлорофилл-в; имеются фикобилипротеиды (аллофикоцианин, фикоцианин, фикоэритрин), которые содержатся только у двух групп эукариот – красных и криптофитовых водорослей.

5. Фотосинтез подобно высшим растениям и другим водорослям кислородного (кислородного) типа.

6. Цианей сохранили способность к фотосинтезу с использованием одной или двух фотосистем и возможность переходить от кислородного к анакислородному фотосинтезу. Переход осуществляется в случае высокой концентрации сероводорода в окружающей среде, который блокирует кислородный фотосинтез.

Хлороксибактерии (Chloroxybacteria) или прохлорофитовые водоросли (Prochlorophyta) были описаны в начале 70-х годов прошлого века. Они были обнаружены как внеклеточные симбионты тропических видов асцидий (оболочников), живущие либо в клоаке, либо в материале туники. Долгое время был известен только один вид – *Prochloron didemni* Lewin. Видовое название получил по роду асцидий *Didemnum*. *Pr. didemni* сначала относили к зоохлорелле, а затем к синезеленым водорослям рода *Synechocystis* (*S. didemni*). *Pr. didemni* представляет собой шаровидные клетки зеленого цвета, одиночные или собранные в группы, диаметр одной клетки 6–25 мкм. Позднее в Голландии были обнаружены нитчатые хлороксибактерии, отнесенные к новому роду *Prochlorothrix*, а также планктонные одиночные бактерии, относящиеся к пикопланктонной размерной фракции (0,2–2 мкм) из северной части Атлантического океана.

Строение клеток *Chloroxybacteria* сходно со строением клеток *Cyanobacteria*, но в отличие от последних, помимо хлорофилла-а они содержат и хлорофилл-в, каротин, зеаксантин, криптоксантин, но лишены фикобилипротеидов. Состав пигментов хлороксибактерий отличает их от цианобактерий и сближает зелеными растениями.

Первичные продуценты второго типа – фототрофные бактерии, осуществляющие аноксигенный фотосинтез. Эта группа микроорганизмов содержит фотосинтетически активные пигменты – бактериохлорофиллы и каротиноиды, благодаря чему способна синтезировать органические вещества, используя энергию солнечного света. Фототрофность этих пигментированных бактерий доказана в 1931 г. Ван-Нилем.

Морфология фототрофных бактерий, как и других групп бактерий, разнообразна: кокки, палочки, вибриллы, клетки неправильной формы с различными выростами. Размеры от 1–2 до 50 мкм. Систематика фототрофных бактерий основана на составе фотосинтетических пигментов и на отношении к сероводороду. По составу пигментов выделяют пурпурные, зеленые и гелиобактерии; по отношению к сероводороду – зеленые серные, зеленые несерные и пурпурные серные, пурпурные несерные.

Фототрофные бактерии в основном водные организмы. Распространены как в пресных, так и в морских водах, особенно если там содержится сероводород. В незначительных количествах содержатся в почве, при подтоплении ее водой могут интенсивно развиваться. Серные фототрофные бактерии облигатные анаэробы – способны к жизнедеятельности только в отсутствие кислорода. Несерные фототрофные бактерии – факультативные аэробы, способные функционировать как в присутствии, так и в отсутствие кислорода. Такое отношение к кислороду обуславливает их существование в анаэробных или обедненных кислородом зонах водоемов, в илистых донных отложениях, т.е. в местообитаниях, неблагоприятных для существования водорослей. Отношение к кислороду – один из механизмов разграничения экониш с водорослями и между разными группами фототрофных бактерий.

Бактериохлорофиллы эубактерий, осуществляющих бескислородный фотосинтез, принципиально отличны от хлорофиллов зеленых растений. Идентифицировано 6 основных видов бактериохлорофиллов (таблицы 1.2–1.3). Различны как их структурные формулы, так и максимумы поглощения. Максимум поглощения хлорофиллов зеленых растений, цианобактерий и хлороксибактерий в красной области, бактериохлорофиллов в инфракрасной области спектра, т.е. более длинноволновой. Различны бактериохлорофиллы и между собой. Небольшие различия в химическом строении приводят к существенным различиям спектральным. Так, пурпурные бактерии, содержащие бактериохлорофилл-а, могут поглощать свет с длиной волны до 950 нм. У видов, имеющих бактериохлорофилл-в, максимум поглощения сдвинут в более длинноволновую часть спектра более чем на 100 нм и составляет 1020–1030 нм, а граница поглощения продвинута до 1100 нм. Дальше бактериохлорофилл-в не поглощает ни один фотосинтетический пигмент.

Таблица 1.1.2 – Бактериохлорофиллы и их спектральные характеристики

Бактериохлорофилл	Основной максимум поглощения
a	830–890
b	1020–1030
c	750–760
d	720–740
e	710–720
g	770–790

Основными хлорофильными пигментами зеленых бактерий являются бактериохлорофиллы c,d ,e, незначительно различающиеся между собой по спектрам поглощения (см. таблицу 1.2). Кроме них в клетках всех зеленых бактерий содержится бактериохлорофилл-а. Наличие этих бактериохлорофиллов позволяет зеленым бактериям использовать свет с длиной волны до 840 нм.

Необычный бактериохлорофилл g с максимумом поглощения 790 нм обнаружен у облигатно анаэробных фотосинтезирующих бактерий *Heliobacterium chlorum* и *Heliobacillus mobilis*. Они выделены в группу гелиобактерий.

Таблица 1.1.3 – Функции пигментов в фотосинтезе

Группы фотосинтезирующих бактерий	Светособирающие пигменты			
	хлорофиллы	фикобилипротеиды	основные каротиноиды	хлорофиллы, входящие в состав реакционного центра
Пурпурные бактерии	Бактериохлорофилл <i>a</i> и <i>b</i>	нет	алифатические и арильные	бактериохлорофилл <i>a</i> и <i>b</i>
Зеленые бактерии	бактериохлорофиллы: (<i>a + c</i>) (<i>a + d</i>) (<i>a + e</i>)	нет	арильные и алициклические	бактериохлорофилл <i>a</i>
Гелиобактерии	бактериохлорофилл <i>g</i>	нет	единственный алифатический: нейроспорин	бактериохлорофилл <i>g</i>
Цианобактерии	хлорофилл <i>a</i>	фикоцианин, аллофикоцианин, фикоэритрин	алициклические	хлорофилл <i>a</i>
Хлороксибактерии	хлорофилл <i>a + b</i>	нет	алициклические	хлорофилл <i>a</i>

Разные спектры поглощения, также как и отношение к кислороду, имеет большое экологическое значение. Это еще один механизм разграничения экониш и повышения КПД солнечного света (рисунок 1.1).

Фотосинтез фототрофных бактерий принципиально отличен от фотосинтеза зеленых растений. Во-первых, при фотосинтезе, осуществляемом фототрофных бактерий, не выделяется кислород, поскольку в качестве восстановителя выступает не вода. Пурпурные и зеленые серные бактерии эффективно окисляют, прежде всего, сероводород, реже другие соединения серы (тиосульфат, например), используя их как донор водорода. Пурпурные несерные бактерии в качестве источника водорода для восстановления углекислого газа используют преимущественно органические соединения (некоторые жирные кислоты, спирты), а также молекулярный водород. Например, зеленые серные бактерии осуществляют синтез органического вещества по схеме:



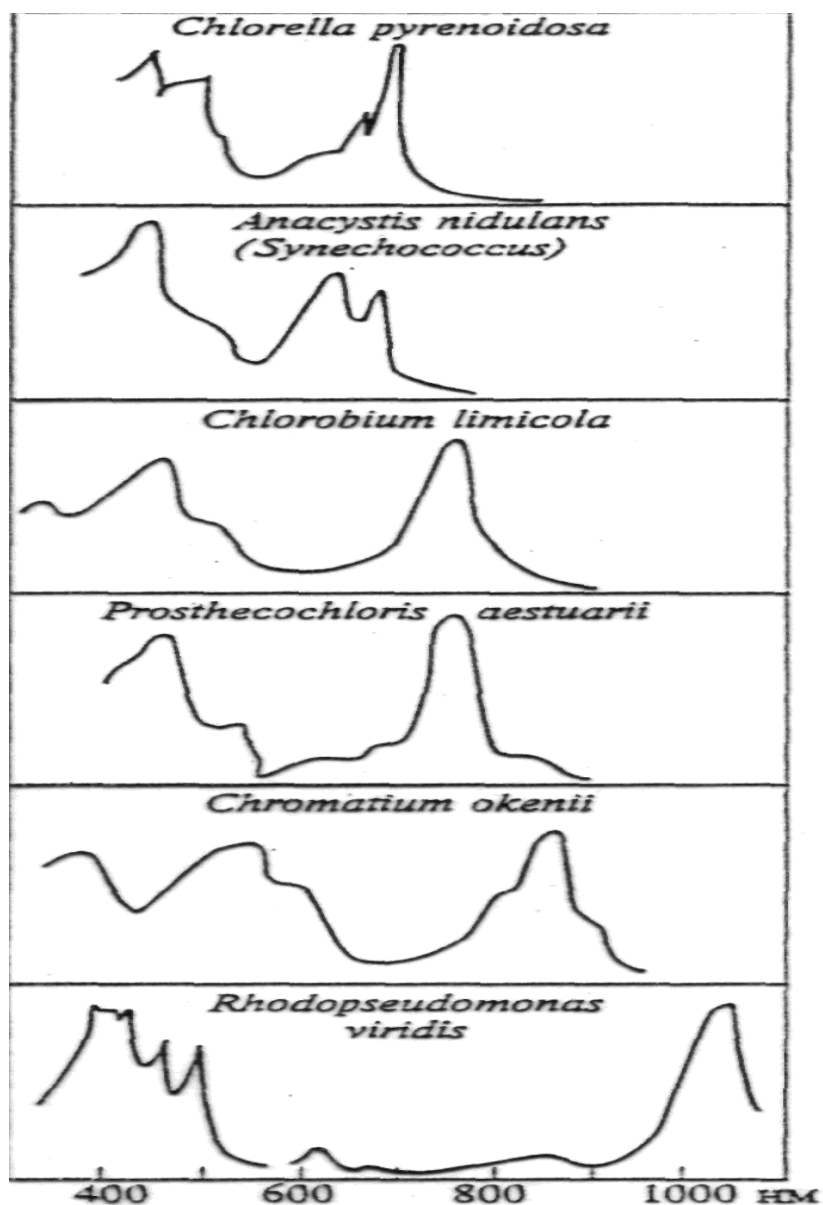


Рисунок 1.1.1 – Спектры поглощения клеток эукариотной зеленой водоросли *Chlorella pyrenoidosa* и представителей разных групп фотосинтезирующих эубактерий: цианобактерий *Anacystis nidulans* (*Synechococcus*), зеленых (*Chlorobium limicola*, *Prosthecochloris aestuarii*) и пурпурных (*Chromatium okeanii*, *Rhodopseudomonas viridis*) бактерий

Вторая особенность фотосинтеза, осуществляемого фототрофными бактериями – они не накапливают, подобно другим фототрофам, значительных количеств углеводов, а синтезируют преимущественно аминокислоты и белки.

Биосферная деятельность фототрофных бактерий как первичных продуцентов в целом незначительна. Однако они могут иметь значение в специфических средах, неблагоприятных для зеленых растений: в стратифицированных водоемах с анаэробной зоной и примесью сероводорода, в сильно эвтрофированных водах. В обычных условиях на долю ФБ приходится 3–6 % суммарной годовой ПП, однако в водоемах, где происходит гниение и

есть заметное количество сероводорода, эта доля возрастает до 25 %. Следует также отметить большую роль серных бактерий в круговороте серы.

Первичные продуценты третьего типа – археи, осуществляющие фотосинтез бесхлорофильного типа.

Длительное время считали, что без участия хлорофилла фотосинтез невозможен. В начале 70-ых годов 20 века была обнаружена способность некоторых экстремально галофильных архей осуществлять фотосинтез бесхлорофильного типа. Авторы этого открытия Дитер Остерхельт и Уолтер Стокениус. Они обнаружили у экстремально галофильной археи *Halobacterium salinarium* бактериородопсин – белок, ковалентно связанный с каротиноидом. Была доказана способность этого белка к светозависимому переносу протонов через мембрану, приводящему в конечном итоге к синтезу АТФ. Фотофосфорилирование, обнаруженное у этих архей – единственный пример превращения энергии света в химическую энергию АТФ без участия электронтранспортной цепи.

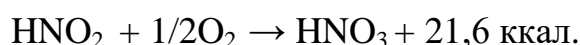
Галофильные археи распространены в условиях высокой концентрации NaCl: в природных соленых водоемах, бассейнах для выпаривания соли, белковых материалах, консервируемых с помощью соли (рыба, мясо, шкуры). Могут расти в насыщенном растворе хлорида натрия (30 %), нижний предел для роста большинства видов 12–15 %.

Могут ли экстремальные галофилы расти за счет энергии света или он служит только дополнительным источником энергии?. В условиях эксперимента для экстремальных галофилов установлена способность получать всю необходимую для роста энергию за счет процесса фотосинтеза.

Вопрос о происхождении бесхлорофильного фотосинтеза неясен. Большинство исследователей считают, что этот тип – сформированное в «кислородную эпоху» приспособление к существованию в условиях недостатка кислорода. В то же время нельзя полностью исключить возможность сохранения древней формы фотосинтеза.

Вклад бесхлорофильного фотосинтеза в новообразование органического вещества в биосфере не значителен.

Первичные продуценты четвертого типа – хемосинтезирующие бактерии. **Хемосинтез** – это процесс новообразования органических веществ из неорганических, осуществляемый некоторыми бактериями без участия солнечного света, при помощи энергии, получаемой из сопряженных реакций окисления. Например, *Nitrobacter* окисляет нитриты до нитратов по следующей схеме:



Выделяемая энергия идет на связывание углекислоты.

Средой обитания большинства хемоавтотрофов является почва, и лишь немногие встречаются в пресных и соленых водах. Классификация хемоавтотрофов основана на химической природе окисляемых субстратов:

- нитрифицирующие бактерии (субстрат – аммиак или нитриты);
- водородные бактерии (субстрат – водород);

- серобактерии (субстрат – сероводород или др. соединения серы);
- железобактерии (субстрат – соединения двухвалентного железа).

Хемоавтотрофные бактерии имеют большое значение для биогеохимического круговорота азота, водорода, серы, железа. Несмотря на широкое распространение в природе, функция их как первичных продуцентов в биосферном масштабе крайне ограничена. Дело в энергетике хемосинтеза. Она принципиально отлична от энергетике фотосинтеза. Все перечисленные выше минеральные соединения, служащие субстратами для окисления хемоавтотрофами, за редким исключением, возникают при разложении органических веществ, синтезированных в процессе фотосинтеза. Таким образом, хемоавтотрофы не вводят энергию в систему, а используют уже ассимилированную энергию. Это значит, что деятельность хемоавтотрофов есть не что иное, как этап утилизации энергии первичной продукции. Г.Г. Винберг писал об этом еще в 1934 г.

А теперь о тех редких случаях, когда хемоавтотрофы являются истинными первичными продуцентами. Известны уникальные глубоководные экосистемы, так называемые «черные курильщики», функционирование которых целиком основано на активности хемосинтезирующих бактерий, не зависящих от продуктов фотосинтеза. Эти экосистемы существуют в абсолютной темноте, где происходит спрединг дна океана (раздвижение жестких литосферных плит земной коры и подъем разогретой массы верхней мантии литосферы, некоторое подобие извержения вулкана). Спрединг дна создает выход горячей воды, богатой минеральными солями и серой. Здесь обитают различные морские животные, в том числе двустворчатые моллюски длиной около 30 см и необычные 3-м черви – погонофоры. Они получают энергию от бактерий, использующих соединения серы, а возможно и другие неорганические соединения. Некоторые из этих животных питаются непосредственно серобактериями, у других, по-видимому бактерии постоянно обитают в кишечнике. Это пример настоящей древней геотермальной экосистемы, так как восстановленные соединения серы, служащие источником энергии для нее, образуются за счет тепла земного ядра.

Другим примером, когда хемоавтотрофы, являются настоящими первичными продуцентами, могут быть озера в кратерах вулканов.

1.1.3. Биогеохимическая роль первичных продуцентов

Роль первичных продуцентов в эволюции Земли. В основе учения В.И. Вернадского о биосфере лежат представления о планетарной геохимической роли живого вещества в образовании биосферы как продукта длительного превращения веществ и энергии в ходе геологического развития Земли. В пределах биосферы везде встречается либо само живое вещество, либо следы его деятельности: газы атмосферы, природная вода, запасы нефти, угля, известняка и т.д.

Время существования Земли как планеты измеряется порядком 4,5–5 млрд. лет (не более 6 млрд. лет). Отчетливое проявление жизни сложилось в истории

планеты 2,5–3 млрд. лет тому назад (Человек разумный появился примерно 1,5 млн лет тому назад). С этого времени произошли коренные изменения поверхности Земли. На Земле возникло живое вещество, в корне отличное от неживой материи.

Развитие жизни на Земле привело к обособлению биосферы, которая в своем составе и свойствах является продуктом взаимодействия живой и неживой материи. Живое вещество – важнейшая биогеохимическая сила, преобразующая планету.

Положение о ведущей роли живого вещества было предложено назвать *Законом Вернадского*. В одной из трактовок он звучит: «Миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере в целом осуществляется или при непосредственном участии живого вещества (биогенная миграция), или же она протекает в среде, геохимические особенности которой (кислород, углекислый газ, сероводород и т.д.) преимущественно обусловлены живым веществом, как тем, которое в настоящее время населяет данную биокостную систему, так и тем, которое действовало на Земле на протяжении всей геологической истории».

Особое место в живом веществе принадлежит *первичным продуцентам*, особенно зеленым растениям. В ранние геологические эпохи (протерозой, палеозой) условия для фотосинтетической деятельности растительности Земли были более благоприятными, чем в настоящее время: климат был более теплым и влажным, атмосфера была богаче основным компонентом пищи растений – углекислым газом, но бедна кислородом. Появившись в процессе эволюции зеленые растения, широко распространились по поверхности Земли и стали играть роль одного из важнейших биогеохимических факторов, преобразуя лик планеты и создавая основу для развития современных форм жизни. В это время процессы фотосинтеза превосходили процессы окисления органических веществ. В результате этого громадные количества не окисленных мертвых остатков послужили источником образования колоссальных количеств захороняемых в недрах Земли горючих ископаемых – нефти, газа, угля, торфа. Сапропель является продуктом химического преобразования органического вещества пресноводных или солоноватоводных организмов, преимущественно планктонных водорослей. Горючие сланцы Ленинградской области, Эстонии обязаны своим происхождением древним синезеленым. За счет органического вещества синезеленых водорослей, в массе развивавшихся в карбоновое время, возникли гумусово-сапропелевые угли – богхеды. Залежи их открыты в Подмосковье, на южном Урале.

Некоторые фотосинтезирующие организмы и водные животные перевели громадные количества углерода из углекислого газа воздуха в состав осадочных карбонатов, образовав колоссальные залежи известняков и мела. В результате из сферы возможного биотического круговорота были выведены и захоронены в биологических тупиках огромные количества углерода.

К этому следует добавить роль появившейся в процессе эволюции планеты растительности на формирование почв. Появление жизни коренным образом ускорило образование мелкозема и изменило его природу, обогатив его

органическим веществом и органогенными химическими элементами. Появление низших и высших растений создало эффективную механическую преграду для эрозии мелкозема.

Живое вещество в каждый данный момент истории Земли содержит миллиарды тонн минеральных элементов, связанных в форме органических соединений. Миллиарды тонн веществ отдаются во внешнюю среду (в почву, в атмосферу, природные воды) и вновь захватываются живыми организмами. Тесная взаимосвязь растительных и животных организмов приводит к тому, что минеральные соединения, выхваченные из геологического круговорота в процессе питания и роста растений, длительно удерживаются в биологическом круговороте.

Рассмотрим основные биогеохимические функции первичных продуцентов, имеющие особо важную роль в атмосферных, гидрологических и почвенных процессах.

Газовая функция. В результате фотосинтеза, хемосинтеза и дыхания идет поглощение и выделение кислорода, углекислого газа, сероводорода, водорода, парообразной воды и других газов. В конечном счете, атмосфера, атмосферный воздух, растворенный в морских и пресных водах, связан с газовой функцией первичных продуцентов. Существуют подсчеты, показавшие, что вся двуокись атмосферы примерно за 200 лет может пройти через фотосинтез зеленых растений. Синезеленые водоросли (цианобактерии), способные к азотфиксации, играют важную роль в круговороте азота, как в водной среде, так и в почве.

Окислительно-восстановительная функция. Фотосинтез зеленых растений, бактериальный фотосинтез, хемосинтез представляют собой окислительно-восстановительные процессы. Земля по своей сути – биогеохимическая лаборатория. Появление автотрофных организмов коренным образом изменило окислительно-восстановительные условия на поверхности Земли. Господство восстановительного режима, вызванное относительно большим содержанием углекислоты и относительно низким содержанием кислорода в атмосфере Земли в древние геологические эпохи, сменилось преимущественным влиянием окислительного режима, связанного с возрастанием содержания кислорода в атмосфере.

Концентрация элементов из рассеянного состояния. В тканях растений постоянно находится большое число химических элементов. Некоторые виды растений избирательно поглощают и накапливают в своих тканях один или несколько химических элементов («специфические накопители»). Это приводит к концентрированию химических элементов и аккумуляции их в биогенных осадочных толщах и в гумусовых горизонтах почв. Примером может служить концентрирование диатомовыми водорослями кремния. Створки диатомей состоят в основном из кремнезема ($\text{Si}_2 \times x\text{H}_2\text{O}$) с примесью Al, Fe, Mg и органического компонента. Ежегодно поглощая из Мирового океана около 3 миллиардов тонн кремния, диатомовые водоросли играют основную роль в его круговороте. В континентальных водах при отмирании диатомей образуются

диатомовые илы диатомиты, содержащие большое количество кремния, надолго выведенного из биотического круговорота.

Способность первичных продуцентов концентрировать кальций и выделять в виде малорастворимых солей (карбонатов, фосфатов, некоторых солей органических кислот, например щавелевой) играет чрезвычайно важную роль в биогеохимии Земли и почвообразовании. Это свойство присуще многим видам водорослей (особенно харовым), мхов, высших растений.

Огромные количества кальция аккумулированы организмами в виде известняков, мела, туфов. Так, во многих районах земного шара распространены толщи своеобразных известняков, получивших название строматолиты. Это постройки древних синезеленых водорослей (цианобактерий), которые извлекали из воды кальций, входящий в состав растворимых солей, и откладывали в слизистых чехлах своих нитей нерастворимые зерна кальцита. За многие тысячелетия водоросли образовали толщи известняков свыше 1000 м, простирающиеся иногда на несколько километров (Австралия, Западная Европа, Восточная Сибирь, Китай, Маньчжурия и др.). По находкам строматолитов сейчас определяют береговые линии давно исчезнувших морей и океанов.

Коралловые рифы образованы не только коралловыми полипами, но и красными водорослями, а также некоторыми синезелеными и зелеными. Водоросли растут ближе к водной поверхности. Они образуют гребни рифов. Мощные толщи известняков, представляющие собой кораллово-водорослевые рифы Юрского периода, обнаружены в Альпах. Рифовые постройки красных водорослей образовали в Крыму живописные вершины Ай-Петри и др. Скалистые холмы, тянущиеся вдоль Восточных Карпат в районе Днестра, известные под названием Толтры – это древнейший барьерный риф, построенный в основном красными водорослями в прибрежной полосе тепловодного неогенового моря.

В третичных отложениях Киргизии и Тувы обнаружены харациты – известняки, сложенные почти исключительно обызвествленными оогониями харовых водорослей. Некоторые золотистые водоросли принимали участие в образовании мела.

Таким образом, если на ранних этапах геологической истории Земли имели место хемогенные процессы миграции и аккумуляции солей кальция, то по мере развития жизни на Земле они все больше уступали биогенным процессам движения и накопления солей кальция в осадочных породах и почвах. Биогенная миграция солей кальция в биосфере особенно усилилась после появления в процессе эволюции высших растений, в золе которых кальций является основным элементом.

С функцией концентрации солей кальция тесно переплетается функция концентрации стронция, в том числе радиоактивного изотопа ^{90}Sr . После аварии на ЧАЭС это приобрело особо важное значение. Будучи химическим аналогом кальция, стронций включается в те же звенья биогеохимического круговорота, что и кальций.

Для современной растительности в целом характерно избирательное поглощение марганца, цинка, молибдена, никеля, стронция, бария и некоторых других редких и рассеянных элементов. Ископаемые растения избирательно накапливали бор, германий, мышьяк, висмут, иод, бром, ванадий, о чем свидетельствует высокое содержание этих элементов в золе ископаемых углей.

Для большинства химических элементов существует положительная корреляция между их содержанием в окружающей среде и в растительных организмах. Например, толщина створки диатомовых водорослей зависит от количества кремния в омывающей клетку воде. Наблюдается аномально повышенное содержание некоторых редких и рассеянных элементов в золе растений, произрастающих в рудоносных районах. Превышение может составлять 1–2 порядков по сравнению с концентрацией этих элементов в золе растений тех же видов, произрастающих в условиях нормальных концентраций в среде. На этой зависимости основан метод поиска рудных месторождений по химическому составу растений. Широко используют растения и как биоиндикаторы радиоактивного и других видов загрязнения.

Плодородие почв, обязанное в химическом отношении наличию в них элементов питания растений (фосфор, азот, калий, кальций, цинк, железо и др.), является следствием способности организмов концентрировать эти элементы в своих тканях и клетках и отдавать их почве.

Развитие жизни на Земном шаре способствует непрерывному возрастанию биогенной концентрации элементов в почвенных горизонтах, в илах, сапропелях.

Синтез и разрушение органического вещества. Непрерывность биотического круговорота связана с постоянно протекающими процессами синтеза и разрушения органического вещества. За год первичные продуценты биосферы создают около 170×10^9 т органического вещества. Параллельно колоссальной работе по созданию органического вещества из неорганического (т.е. *первичному продуцированию*) идет такая же напряженная работа по его разрушению, которую выполняют бактерии, грибы, животные и растения.

Рассмотренные примеры биогеохимической роли первичных продуцентов далеко не исчерпывают всего их значения. Биогеохимические функции первичных продуцентов тесно связаны между собой, и выполняются в значительной степени одновременно и параллельно.

1.1.4. Первичная продукция: понятия и определения

Основное предназначение первичных продуцентов в биосфере – первичное продуцирование органического вещества, т.е. новообразование его из неорганического с использованием энергии Солнца (фотосинтез) или, в виде исключения, тепловой энергии Земного ядра (хемосинтез).

Одной из важных проблем исследования первичной продукции является проблема терминологии. Этот вопрос неоднократно обсуждался на нескольких международных симпозиумах (1966–68 гг.). Опубликовано достаточно большое количество работ, посвященных уточнению терминологии по первичной

продукции, а также согласованию терминов, принятых в отечественной литературе с международными. Несмотря на эти усилия унифицировать терминологию так и не удалось. До настоящего времени как в справочной, так и в научной литературе существует терминологическая пестрота, а зачастую и неправильное употребление терминов и понятий. Все это усложняет исследование и без того сложной проблемы.

Остановимся на понятиях, которые являются ключевыми в проблеме первичной продуктивности.

Продукционный процесс – совокупность процессов создания и трансформации живого вещества, усвоения и прохождения энергии через биологические системы и экосистемы разных уровней организации

Продуктивность (productivity) – не существует однозначной трактовки термина. Ниже приведены наиболее часто встречающиеся варианты:

1. Термин «продуктивность» относится к продукционному процессу в целом и понимается как способность живых организмов создавать, консервировать и трансформировать органическое вещество.

2. Термин «продуктивность» применяется как синоним термина «продукция». Такая трактовка термина чаще всего встречается в англоязычной литературе.

3. «Продуктивность» (= плодородие) рассматривается как свойство биосферы или ее структурной части обуславливать тот или иной характер и темп воспроизводства органического вещества в живых организмах.

4. «Продуктивность» рассматривается не только как общебиологическое, но и экономическое понятие и трактуется как часть продукции, которую изымает человек из природной популяции без нарушения ее нормального функционирования

Вот далеко не полный перечень вариантов трактовки термина «продуктивность». Следует считаться с установившейся практикой употребления термина «продуктивность» во многих различных смыслах. Надо только, чтобы в каждом отдельном случае было ясно, какое значение придается этому термину.

Первичная продуктивность (основная) – понимается в очерченных выше смыслах, но ограничивает первый этап продукционного процесса, т.е. относится только к этапу новообразования органического вещества первичными продуцентами.

Первичная продукция (primary production) – *скорость* образования органического вещества автотрофными организмами, отнесенная к единице площади или объема среды обитания

Ключевое слово в определении продукции **скорость**. Т.е., говоря о первичной продукции, мы всегда имеем в виду, *сколько органического вещества синтезировано, за какой промежуток времени и в каком объеме или на какой площади среды обитания*. Продукция – это динамический показатель, и в этом ее принципиальное отличие от биомассы, которая является статическим показателем.

Интегральная продукция: количество продукции за некоторый период времени $(t_1, t_2) \rightarrow P(t_1, t_2)$

Много неясности возникает из-за того, что недостаточно четко разграничивается два разных смысла, которые придают понятию «продукция»:

1. продукция в момент времени t : $P'(t) = dW/dt$,

т.е., мгновенная скорость образования органического вещества (физический смысл мгновенной скорости – скорость в момент времени в данной точке).

2. количество продукции за некоторый период, т.е. интегральная продукция: $P(t_1, t_2) = \int P'(t)$.

Интегральная продукция выражается в тех же единицах, что и биомасса, но обязательно уточняется, за какой промежуток времени она создана.

Первичная продукция составляет материальную и энергетическую основу всех последующих этапов продукционного процесса. Только на этом этапе идет новообразование органического вещества и увеличение общего запаса энергии в системе. Этап вторичной продукции, т.е. продукции гетеротрофных организмов, сводится к трансформации органического вещества, синтезированного автотрофами, и частичному рассеиванию энергии.

Биотический круговорот складывается из двух взаимозависимых, но противоположных сторон – продукции, т.е. создания, и деструкции, т.е. разрушения.

Деструкция – *скорость* минерализации органического вещества в процессе биологического метаболизма, сопровождающейся потреблением кислорода и рассеиванием энергии.

Одновременно с образованием органического вещества на первом трофическом уровне здесь же происходит и частичное его разрушение, поскольку первичным продуцентам также необходима энергия на поддержание собственного метаболизма – на их дыхание. Так, фитопланктон тратит на дыхание в среднем 15–20 % первичной продукции, травянистые растения – 40–50 % , а древесная растительность – 70–80 %. Отсюда понятие первичной продукции распадается на несколько.

Валовая первичная продукция (gross primary production) – скорость образования при фотосинтезе органических веществ.

(Синонимы: *общая первичная продукция; общий или истинный фотосинтез; скорость фотосинтеза; общая ассимиляция*).

Т.е., валовая первичная продукция включает все органическое вещество, синтезируемое в процессе фотосинтеза (или хемосинтеза – следует помнить, что фотосинтез не единственный автотрофный процесс синтеза органического вещества, хотя в сравнении с фотосинтезом роль хемосинтеза ничтожна), включая и ту его часть, которая расходуется на дыхание фотосинтезирующих организмов.

Величина валовой ПП является исходной при всех последующих исследованиях экологических систем. Она показывает размеры вводимой в систему энергии, скорость ее поглощения.

Чистая первичная продукция (net primary production) – скорость накопления органического вещества первичными продуцентами сверх использованного ими на дыхание за период измерения, т.е. это разность между валовой первичной продукцией автотрофных организмов и их тратами на обмен.

(Синонимы: *эффективная первичная продукция; видимый или наблюдаемый фотосинтез; чистая ассимиляция*).

Чистая первичная продукция представляет собой фактическую скорость наращивания биомассы автотрофов, доступной для потребления гетеротрофными организмами.

Чистая продукция сообщества (net production of community) – скорость накопления органического вещества в сообществе, т.е. разность между валовой первичной продукцией и деструкцией всех компонентов сообщества, и автотрофов и гетеротрофов.

Величина чистой продукции сообщества дает представление о результирующем значении процессов образования и деструкции (биотического баланса) органических веществ в сообществе в целом.

Удельная первичная продукция – это *интенсивность* новообразования органического вещества первичными продуцентами, т.е. удельная продукция отражает количество органического вещества, синтезированного за единицу времени единицей массы автотрофных организмов.

(Синонимы: *интенсивность продукции; интенсивность фотосинтеза*).

Для отражения интенсивности продукционного процесса широко используют Р/В-коэффициент.

Р/В-коэффициент – отношение чистой первичной продукции к величине биомассы первичных продуцентов. Единица выражения – t^{-1} , однако в русскоязычной литературе чаще трактуется как безразмерная величина, но обязательно указывают промежуток времени, для которого рассчитан Р/В-коэффициент (например, суточный Р/В, Р/В за вегетационный сезон или за год). Безразмерность величины объясняется тем, что рассчитывают Р/В-коэффициент, исходя из значения интегральной продукции за определенный промежуток времени (например за год), а интегральная продукция, как рассмотрено выше, выражается в тех же единицах, что и биомасса с указанием за какой промежуток времени она создана. При расчете Р/В-коэффициента за длительный промежуток времени берется средняя для периода измерения величина биомассы.

Р/В-коэффициент, как правило применяется для характеристики интенсивности продукционного процесса водорослей, характеризующихся короткими жизненными циклами. Физический смысл Р/В: какая часть биомассы отрождается в единицу времени. Например, суточный Р/В = 1. Это значит, что биомасса полностью возобновляется за сутки, или другими словами, суточный прирост биомассы равняется величине биомассы. Это значит, что каждая водорослевая клетка делится за сутки 1 раз. Суточный Р/В-коэффициент = 2, значит прирост биомассы больше исходной биомассы в 2 раза, т.е. каждая клетка делится 2 раза за сутки. Суточный Р/В-коэффициент =

0,5 – половина биомассы возобновляется за сутки, прирост биомассы составляет половину исходной биомассы и т.д.

В англоязычной литературе продукционные возможности водорослей оценивают чаще по величине обратной Р/В-коэффициенту – времени оборачиваемости биомассы.

Время оборачиваемости биомассы (turnover time) – показывает, сколько времени необходимо для возобновления биомассы или для одного деления клетки.

τ - выражается в сутках. Физический смысл: сколько времени необходимо для возобновления биомассы или другими словами, для одного деления клетки.

Широко используют для оценки интенсивности продукционного процесса так называемое **ассимиляционное число (АЧ, САЧ)** – отношение валовой первичной продукции к количеству хлорофилла-а.

Ассимиляционное число принято выражать в миллиграммах С или O_2 (в данном случае это эквиваленты органического вещества) за сутки (САЧ – суточное ассимиляционное число) или за час (АЧ). Величины, отнесенные к суткам (САЧ), зависят от продолжительности дня и представляют экологический интерес, в то время как отнесенные к часу (АЧ), имеют преимущественно физиологический смысл. Ассимиляционные числа точнее, чем Р/В отражают интенсивность продукционного процесса, поскольку именно хлорофилл отвечает за фотосинтез, а содержание хлорофилла в биомассе ПП существенно варьирует. Поэтому АЧ менее вариабельны, чем Р/В. Величины АЧ водорослей, встречаемые в пресных водах умеренных широт на глубине максимального фотосинтеза укладываются в большинстве своем в пределы 1–10 мг С/ мг хл.-а за час. В среднем АЧ в летний период близки к 2 мг С/мг хл.-а за час. Зависит АЧ от трофического статуса водоема и от физиологического состояния водорослей.

Важно четко представлять разницу в понятиях интенсивности продукционного процесса и скорости. Например, при одинаковой скорости образования органического вещества интенсивность процесса может существенно различаться. Нередки ситуации, когда при более высокой скорости процесса новообразования органического вещества, т.е. абсолютной величины первичной продукции, интенсивность процесса, т.е. удельная продукция, существенно ниже. Это наглядно иллюстрируют результаты исследования продукционных характеристик молодого и старого перифитона (таблица 1.1.4).

Таблица 1.1.4 – Продукционные характеристики «молодого» и «старого» перифитона (Макаревич, 1995)

A, R и P – соответственно, валовая первичная продукция, дыхание и чистая продукция перифитонного сообщества в г С/м² в сутки; Aw и Rw – удельная продукция и удельное дыхание в г С/г сухого вещества перифитона в сутки; t – время оборота общей массы перифитона, сутки; АЧ – ассимиляционное число, мг С/мг хлорофилла-а за час

«Возраст» перифитона, сутки	A	R	P	Aw	Rw	t	АЧ
30	0,032	0,11	0,021	0,026	0,001	20,0	0,8
170	0,132	0,61	0,070	0,004	0,004	142,9	0,3

В данном случае срабатывает эффект биомассы – биомасса старого перифитона во много раз превышает биомассу молодого, что обеспечивает при более низкой интенсивности процесса новообразования органического вещества более высокую его скорость.

Потенциальная продукция – максимально возможная продукция системы.

Регенеративная первичная продукция – синтез органического вещества обеспечивается за счет рециклинга биогенных элементов внутри экосистемы.

Новая первичная продукция – синтез органического вещества обеспечивается за счет поступления биогенных элементов извне.

Биомасса – суммарная масса организмов в популяции, сообществе или экосистеме в момент наблюдения, выраженная в показателях массы (или эквивалентных энергетических единицах) на единицу площади или объема местообитания.

К биомассе относится все растение целиком, даже если некоторые его части мертвы. Это необходимо учитывать особенно при рассмотрении лесных сообществ, где особенно велика доля мертвой биомассы (клетки коры, древесины). Мертвая биомасса – некрома или мортма – прекращает быть биомассой, когда отчленяется от растительного организма и становится гумусом, лесной подстилкой, торфом. В гидроэкологии – мертвая биомасса – это детрит.

Остановимся на соотношении понятий биологической и хозяйственной продуктивности, которые нельзя смешивать.

Хозяйственная продуктивность – часть биологической продуктивности, используемая в хозяйстве.

Определенным понятиям и конкретным величинам биологической продуктивности соответствуют аналогичные понятия и конкретные величины хозяйственной. В различных областях (сельское хозяйство, лесоводство и др.) существует своя специфика категорий и понятий. Мы этого вопроса касаться не будем. Отметим лишь, что по абсолютным размерам категории хозяйственной продуктивности меньше (в исключительных случаях равны) соответствующих

категорий биологической продуктивности за счет ограничений, налагаемых традицией использования биологического сырья и технологией перерабатывающей промышленности. По мере развития технологии, а также и изменения традиций в сферу потребления вовлекаются все новые компоненты биомассы. Это приводит, с одной стороны, к непостоянству величин и понятий. С другой стороны интенсификация потребления влечет за собой необходимость искусственного повышения продукционных возможностей природных систем, или хотя бы поддержания их на прежнем уровне.

И, наконец, еще один важный аспект рассматриваемой проблемы. При исследовании продукционного процесса в экосистемах нельзя забывать о различии в поведении вещества и энергии. Вещество циркулирует в системе, энергия – нет. Азот, фосфор, углерод, вода и другие вещества, входящие в состав живого, циркулируют через систему изменчивым и сложным образом. Энергия же, однажды использованная каким-либо организмом, превращается в тепло и утрачивается для системы. Цикла энергии не существует. Энергия может накапливаться, сберегаться (т.е. преобразовываться в более эффективные формы) и передаваться из одной части системы в другую, но она не может быть снова пущена в дело, как вода и минеральные вещества. Живые замкнутые термодинамические системы невозможны.

Этим законом продиктован энергетический подход к изучению процесса биологического продуцирования. Одним из основоположников и активным пропагандистом этого принципа был Г.Г. Винберг. Его работы по энергетическому балансу озер Белое и Святое в Косино, первая из которых опубликована в 1934 г., по сути дела, провозгласили энергетический принцип исследования водных экосистем. Суть энергетического баланса экосистемы иллюстрирует таблица 1.1.5.

Таблица 1.1.5 – Пути переноса и трансформации энергии валовой продукции в экосистеме возделываемой сои: теоретический годовой баланс (Ю. Одум, 1986)

Поток энергии	Используемая доля валовой первичной продукции, %	Остающаяся доля валовой первичной продукции, %
1. Дыхание растения	25	
Теоретическая чистая первичная продукция		75
2. Симбиотические микроорганизмы (азотфиксирующие бактерии и микоризные грибы)	5	
Чистая первичная продукция с учетом расходов на нужды полезных симбионтов		70
3. Корневые нематоды, растительоядные насекомые и патогены	5	
Чистая продукция сообщества с учетом минимального первичного потребления «вредителями»		65
4. Бобы, собираемые человеком (экспорт из экосистемы)	32	
Стебли, листья и корни, оставляемые в поле		33
5. Органическое вещество, разложенное в почве и подстилке	33	
Годовой прирост		0

Единицы выражения продукционных показателей. Продукция выражается в весовых единицах массы синтезированного за единицу времени вещества, или единицах заключенной в нем энергии и относится к единице площади или объема среды обитания. Например, валовая первичная продукция фитопланктона составляет *2 мг органического вещества/дм³ в сутки* или *50 Дж/дм³ в сутки*.

Удельная продукция – продукция к единице биомассы, например, мг С/сутки*мг сырой массы водорослей.

Размерность коэффициентов Р/В и САЧ, АЧ рассмотрены выше.

Количество синтезированного вещества может выражаться в весовых единицах (мг, г, кг, т и т.д.) сухого, сырого (живого), органического вещества (dry, living or wet matter, ash-free = organic matter), в единицах углерода, кислорода или энергетических единицах. В последнем случае первичная

продукция оценивается по количеству энергии, заключенной в синтезированном веществе.

При выражении биомассы отсутствует единица времени, поскольку это статическая величина, например, мг сырой массы/л.

При переходе от одних единиц измерения к другим пользуются переходными коэффициентами, получаемыми на основании балансового уравнения фотосинтеза. Величины коэффициентов непостоянны и зависят от состава органического вещества, прежде всего от соотношения в нем жиров, белков и углеводов. Однако состав органического вещества живых организмов изменяется в достаточно узких пределах. Поэтому и переходные коэффициенты изменяются не очень сильно. В гидробиологии при выражении первичной продукции планктона, перифитона и микрофитобентоса исходят из следующих предпосылок: энергетический эквивалент кислорода при окислении органического вещества смешанного состава равен 14,2 Дж/ мг O_2 или 3,38 ккал/ мг O_2 – оксикалорийный коэффициент; в органическом веществе содержится 40–50 % углерода; дыхательный коэффициент (ДК) равен 0,8, а обратная ему величина ассимиляционный коэффициент (АК) – 1,25. ДК – это отношение числа молекул или объема углекислого газа, выделяемого при окислении органического вещества, к числу молекул или объему кислорода, необходимого для его окисления (CO_2/O_2). АК – это отношение числа молекул или объема кислорода, выделяемого при синтезе органического вещества, к числу молекул или объему ассимилированного углекислого газа (O_2/CO_2). При этих условиях переходные коэффициенты следующие:

$$47,1 \text{ Дж} = 1 \text{ мг С};$$

$$3,33 \text{ мг } O_2 = \text{мг С};$$

$$2,15 \text{ мг органического вещества} = 1 \text{ мг С};$$

$$0,30 \text{ мг С} = 1 \text{ мг } O_2;$$

$$0,65 \text{ мг органического вещества} = 1 \text{ мг } O_2;$$

$$1 \text{ мг } O_2 = 1 \text{ мг сухого вещества}.$$

1.1.5. Методы определения первичной продукции

Теоретическая основа методов определения первичной продукции. Идеальным способом измерения первичной продукции было бы измерение потока энергии, идущего через систему. На данный момент сделать это чрезвычайно трудно. В большинстве существующих методов используются косвенные показатели – измерение количества произведенного вещества, количества использованного сырья, или выделившихся побочных продуктов. Важно подчеркнуть, что каждый из существующих методов отражает какой-то один аспект сложного автотрофно-гетеротрофного метаболизма. Упрощенное уравнение фотосинтеза – $6CO_2 + 12H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$ – отражает суммарный процесс образования углеводов из неорганического сырья за счет

световой энергии, действующей на хлорофилл. Поскольку в природе продуцируется, как правило, протоплазма, более полное уравнение продукции должно выглядеть так:

$1\ 300\ 000$ кал лучистой энергии + 106CO_2 + $90\text{H}_2\text{O}$ + 16NO_3 + 1PO_4 + минеральные элементы = $13\ 000$ кал потенциальной энергии, заключенной в $3\ 258$ г протоплазмы (106 С, 180 Н, 46 О, 16 N, 1 Р, 815 г зольных веществ) + $+154\text{O}_2$ + $1\ 287\ 000$ кал рассеянной тепловой энергии (99 %).

Это уравнение основано на соотношении элементов в протоплазме и на содержании в ней энергии. Ясно, что теоретически можно определить продукцию, измерив количество любого из компонентов уравнения за интересующий нас период времени. Уравнения, подобные приведенному здесь, могут применяться для пересчета (и взаимной перепроверки) измерений продукции в единицах энергии, расхода углекислого газа, выделения газообразного кислорода и так далее. Именно, исходя из такого уравнения, рассчитаны переходные коэффициенты, дыхательный и ассимиляционный коэффициент, которые мы рассмотрели при обсуждении единиц выражения первичной продукции.

Такова теоретическая основа применяемых методов.

Прежде, чем перейти к рассмотрению основных методов, следует заметить, что ни один из известных на данный момент методов не позволяет оценить истинную величину первичной продукции. Все методы дают определенные погрешности, имеют свои недостатки.

Определение первичной продукции по урожаю. В основе метода лежит прямое определение количества произведенного вещества. Метод имеет весьма ограниченное применение. Как правило, биомасса на корню не отражает продукцию. По урожаю можно определить продукцию в системах, которые соответствуют следующим условиям: 1) консументы первого порядка, т.е. травоядные животные, имеют небольшое значение; 2) биомасса растет от нуля; 3) размеры организмов достаточно велики, поскольку мелкие организмы быстро возобновляются и быстро выедаются.

Результат будет более точным, если расчеты основывать не на массе окончательного урожая, а определять приросты биомассы через определенные промежутки времени в течение всего вегетационного сезона.

Метод определения первичной продукции по урожаю позволяет оценить чистую продукцию сообщества. Следует помнить, что часть синтезируемой первичными продуцентами биомассы, даже при ограничении пресса консументов первого порядка, используется ассоциированными с растениями гетеротрофами (см. таблицу 2). Чем ниже влияние гетеротрофов, тем ближе определяемая величина к чистой первичной продукции.

Достоинство метода: простота.

Недостаток метода: метод имеет ограниченное применение, поскольку биомасса на корню, как правило, не отражает первичную продукцию .

Наиболее оправдано определение первичной продукции по урожаю для посевов однолетних сельскохозяйственных культур, поскольку в этом случае принимаются меры по защите посевов от насекомых и других вредителей, а биомасса растёт от нуля во время посева до максимума во время сбора урожая. Этим методом можно оценить примерную первичную продукцию молодых лесопосадок, посевов сельскохозяйственных культур, луговой растительности, где нет выпаса скота. При оценке первичной продукции по урожаю чаще всего используется «методика укосов».

В водных экосистемах метод определения продукции по урожаю является стандартным методом определения продукции макрофитов. Определяется надземная фитомасса макрофитов (методика укосов) в период их максимального развития, которое в континентальных водоемах средних широт приходится на середину вегетационного сезона и совпадает с периодом массового цветения высшей водной растительности (конец июля–начало августа). Максимальная биомасса макрофитов *условно* приравнивается к их годовой продукции. Следует помнить, что так же, как и в наземных сообществах, часть синтезируемой биомассы используется гетеротрофами, часть биомассы отмирает. Для большинства полупогруженных и однолетних погруженных макрофитов продукция несколько выше, чем максимальная биомасса – Р/В-коэффициент за вегетационный сезон составляет 1,2. Поэтому для определения первичной продукции максимальную биомассу умножают на 1,2. Для харовых водорослей, не полностью отмирающих зимой, Р/В-коэффициент равен 0,75 ($P = V_{\max} \times 0,75$). При определении продукции макрофитов с плавающими листьями (кубышка, кувшинка и др.) следует учитывать тот факт, что плавающие листья, в отличие от других частей растения, отмирают и возобновляются примерно 3 раза за вегетационный сезон. Этот факт нельзя игнорировать, поскольку плавающие листья составляют значительную часть биомассы. Продукция рассчитывается по следующей формуле:

$$P = 1,2V_{\max} + nW,$$

где W – средняя масса листа, n – число мутовок, лишенных листьев.

Применяют метод оценки продукции по урожаю и для перифитона. Аналогом урожая в данном случае служит прирост или аккумуляция вещества на субстрате. Поэтому метод применительно к перифитону называют **аккумулятивным**. Возможен такой метод оценки продукции перифитона в тех случаях, когда известно начало формирования сообщества (экспериментальные субстраты, субстраты антропогенного происхождения). Необходимо также отсутствие выедания перифитона и механического смыва (шторм, антропогенный фактор).

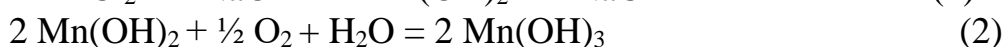
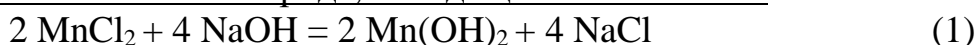
Кислородные методы определения первичной продукции применимы только для водных экосистем, осуществляются в двух вариантах: **метод изолированных объемов** и **расчет первичной продукции по изменениям кислорода в свободной воде водоемов**.

Из балансового уравнения фотосинтеза следует, что количество синтезированного вещества пропорционально количеству выделяемого кислорода. Поэтому количество выделенного кислорода может быть основой для определения первичной продукции. Измерение количества кислорода используют для определения первичной продукции водных сообществ (планктона, перифитона, микрофитобентоса).

Основным методом определения содержания растворенного в воде кислорода служит йодометрический метод Винклера. Используют также электрохимический метод, реализуемый с помощью специальных приборов – оксиметров. Оксиметры дают относительные величины, которые калибруются по методу Винклера.

Метод Винклера основан на ряде последовательных химических реакций:

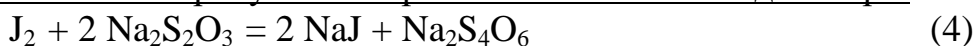
Связывание кислорода, находящегося в склянке:



При последующем подкислении в присутствии КJ происходит выделение свободного J₂ в количестве, эквивалентном связанному кислороду:



Выделившийся J₂ оттитровывают раствором гипосульфита известной нормальности в присутствии крахмала в качестве индикатора:



Классическим вариантом *метода изолированных объемов* служит *метод склянок в кислородной модификации*, который до настоящего времени является стандартным методом определения первичной продукции планктона в водоемах.

Метод склянок практически одновременно был предложен многими авторами, работавшими независимо друг от друга. Поэтому он фигурирует в литературе под многими названиями: метод Грана, метод Гордера, метод Гордера и Грана, метод Пюттера, метод Кларка. Гидробиологи советской школы, и не только советской – часто и в мировой литературе – этот метод называют методом Винберга. Для этого есть основания. Начиная с 1932 г. Г.Г. Винберг начал систематические исследования первичной продукции методом склянок. С помощью метода склянок он первым провел на ряде озер систематические сезонные наблюдения, на основании которых была рассчитана годовая продукция планктона, что в то время еще никем не делалось. Сама идея метода принадлежит не Г.Г. Винбергу. Заслуга его в том, что он ввел этот метод в практику гидробиологических исследований. Сам Г.Г. Винберг в монографии «Первичная продукция водоемов» (1960, с. 64) по этому поводу писал: «... нет никаких оснований не только для последнего названия (*«метод Винберга»*), но и вообще для приписывания метода склянок какому-нибудь одному автору. Метод склянок – обычный и весьма распространенный простейший прием измерения интенсивности фотосинтеза водных растений. Поэтому многие обращались к этому методу для измерения интенсивности фотосинтеза планктона. ... В то время (1932 г.) нам была известна только

работа Пюттера 1924 г., которая и натолкнула на мысль, что количественное изучение баланса органических веществ можно вести с помощью метода склянок. Впоследствии выяснилось, что в те же годы независимо друг от друга и практически одновременно метод склянок был применен для наблюдений на озерах Швеции, Германии, в Англии, в Висконсинской лимнологической лаборатории».

Суть метода склянок в кислородной модификации. В основе метода лежит определение количества кислорода в воде из водоема, помещенной в «светлые» и «темные» склянки. Для определения продукции планктона используют склянки из прозрачного стекла («светлые» склянки) с притертыми пробками объемом 120–160 мл. Для определения деструкции, как правило, используют такие же склянки, но оборачивают их непрозрачным материалом («темные» склянки). Три варианта склянок – контрольные, светлые и темные – в трех параллелях заполняют испытуемой водой. В контрольных склянках раствором хлористого марганца и едкой щелочи (NaOH или KOH в присутствии KJ) немедленно фиксируют растворенный в воде кислород для определения исходного содержания кислорода в испытуемой воде. Светлые и темные склянки помещают в воду исследуемого водоема на определенное время. Экспозиция склянок чаще всего составляет одни сутки, так как за это время проходят все циклические суточные изменения условий в водоеме (освещенности, температуры и др.). После экспозиции склянок в них фиксируют растворенный в воде кислород и затем определяют его концентрацию по методу Винклера.

Валовую первичную продукцию определяют по разности содержания кислорода в светлых и темных склянках в конце экспозиции. По разности исходного содержания кислорода в воде (контрольные склянки) и содержания кислорода в темных склянках в конце экспозиции определяют дыхание планктона (т.е. деструкцию органического вещества планктоном). Чистую продукцию планктона определяют по разности содержания кислорода в светлых и контрольных склянках. Чистую продукцию планктона следует отличать от чистой первичной продукции, которая представляет собой валовую первичную продукцию за вычетом дыхания только фитопланктона. Последняя величина не поддается прямому измерению и оценивается косвенным образом. Обычно принимают, что траты на дыхание фитопланктона составляют в среднем 15–20 % валовой первичной продукции. Таким образом, чистая первичная продукция составляет примерно 80–85 % валовой первичной продукции.

Достоинства метода:

- 1) сравнительная простота;
- 2) позволяет определить отдельные составляющие биотического баланса.

Недостатки метода:

- 1) недостаточно известны побочные последствия заключения сообщества в замкнутый объем;
- 2) низкая чувствительность метода (метод можно с уверенностью использовать для водоемов с содержанием хлорофилла в воде не менее 1 мг/м³; в

олиготрофных континентальных и океанических водах применение метода ограничено);

3) дыхание на свету и в темноте может различаться;

4) стекло не пропускает ультрафиолетовые лучи.

С помощью метода склянок в кислородной модификации обычно получают следующие важнейшие показатели продукционного процесса: 1) суточную первичную продукцию, дыхание и чистую продукцию планктона в 1 м^3 воды у поверхности водоема и на глубине с оптимальными световыми условиями; 2) суточную первичную продукцию, дыхание и чистую продукцию планктона в столбе воды под 1 м^2 поверхности водоема; 3) величину первичной продукции за сезон или за год под в столбе воды под 1 м^2 или в целом для водоема.

Метод изолированных объемов используют и для определения первичной продукции перифитона и микрофитобентоса. В этом случае вместо стандартных склянок, используемых для определения первичной продукции планктона, применяют сосуды различных объемов и конфигураций в зависимости от типа и характера субстрата для обрастаний.

Расчет первичной продукции по изменениям кислорода в свободной воде водоемов (метод «суточной кривой»). Присущий методу склянок неустранимый источник ошибок и искусственность условий, создающихся в изолированном объеме воды, а также громоздкость метода, трудности применения его в экспедиционных условиях, побудили многих исследователей искать другие пути количественного изучения первичной продукции в водных экосистемах. Такую возможность дает хорошо известное явление суточных колебаний содержания кислорода в воде. Суточные колебания содержания растворенного кислорода в воде были описаны еще в 1841 году. Однако возможность использовать это явление для расчета величин первичной продукции была понята только в 1924 году А. Пюттером. Он сделал первый шаг, а дальше коллективными усилиями многих авторов был отработан метод определения первичной продукции по суточным изменениям содержания кислорода в воде. Многие сделал для разработки метода Г.Г. Винберг. В 1937 г. Г.Г. Винбергом и Л.И. Яровициной были выполнены исследования на оз. Глубокое в Косино, в результате которых был предложен принцип суточных наблюдений за содержанием кислорода в воде, позволивший устранить влияние вертикального перемешивания.

Теоретическая основа метода. Суточный ход содержания кислорода в воде определяется, в основном, жизнедеятельностью гидробионтов. В светлое время суток идет продукция кислорода и потребление, в темное время суток – только потребление.

Суть метода. На протяжении суток периодически измеряют содержание растворенного в воде кислорода. Полученные величины наносят на график и получают суточную кривую. Продукцию кислорода днем и его потребление ночью можно оценить по площади графика, заключенного под суточной кривой. Метод «суточной кривой» дает **валовую первичную продукцию**,

поскольку кислород, потребленный ночью, суммируется с кислородом, произведенным в дневное время суток: $(A - R) + R = A$.

Достоинства метода. Метод «суточной кривой» дает **валовую первичную продукцию экосистемы в целом**, суммируя итог жизнедеятельности и планктонных, и донных, и перифитонных сообществ, и макрофитов. В этом его преимущество перед методом склянок.

Недостатки метода:

1). Между водной массой и атмосферой существует обмен кислородом. Скорость газообмена днем и ночью неодинакова, что служит источником ошибок при расчете первичной продукции по суточной кривой. Известно, что обмен кислородом с атмосферой практически пропорционален разности между фактическим содержанием кислорода в поверхностных слоях воды и тем его содержанием, которое при данной температуре и давлении соответствует 100 % насыщения. При 100 % насыщения кислородом газообмен отсутствует. При перенасыщении наблюдается диффузия кислорода из воды в атмосферу, при недонасыщении – наоборот, из атмосферы в воду. Для устранения ошибок за счет газообмена вводят поправочные коэффициенты. Кроме того, за основу расчетов берут суточный ход общего содержания кислорода во всем столбе воды от поверхности до дна водоема или до горизонта, где уже нет суточного хода. Этот принцип наблюдений, помимо того, что снижает ошибку за счет газообмена поверхностного слоя воды с атмосферой, полностью устраняет влияние вертикального перемешивания.

2). При расчетах допускают, что дыхание на свету и в темноте одинаково, на самом же деле, оно может различаться.

3). Метод не чувствителен в олиготрофных водах, где слабо выражены суточные изменения содержания растворенного в воде кислорода.

Область применения метода:

1) проточные воды – реки, ручьи, эстуарии, в которых метод склянок дает большие ошибки за счет снятия фактора движения воды;

2) в экосистемах, в которых фитопланктон играет неосновную роль в продукции органического вещества (мелководные, сильно заросшие макрофитами);

3) в экосистемах, загрязненных сточными водами;

4) в гипертрофных водах.

Подробно во всех деталях метод рассмотрен в монографии Г.Г. Винберга «Первичная продукция водоемов» (1960, с. 99–126).

Определение первичной продукции по содержанию CO_2 . Теоретическая основа метода: из балансового уравнения фотосинтеза следует, что количество синтезированного вещества пропорционально количеству ассимилированного углекислого газа. Следовательно, по количеству ассимилированной углекислоты можно оценить первичную продукцию. Применяют метод в наземных экосистемах, где, в отличие от водной среды, удобнее измерять CO_2 , а не O_2 .

Определение первичной продукции в наземной среде по CO_2 , также как и в водной среде по O_2 , осуществляются в двух вариантах: **метод изолированных объемов** и **аэродинамический метод**.

Идея **метода изолированных объемов** аналогична идее метода склянок в кислородной модификации. Часть сообщества заключают в камеры из прозрачных и непрозрачных материалов. В прозрачной камере днем по потреблению CO_2 определяют чистую продукцию сообщества, в непрозрачной камере по выделению CO_2 определяют дыхание сообщества. Валовую первичную продукцию можно измерить, используя одновременно светлую и темную камеры.

Пример реализации метода на практике иллюстрирует рисунок 1.2.

Достоинства метода: позволяет определить отдельные составляющие биотического баланса.

Недостатки метода:

- 1) Трудность реализации на практике. Большие размеры и сложность структуры большинства наземных сообществ осложняют их заключение в камеры.
- 2) Тепличный эффект камеры. На суше, в отличие от водной среды, камера действует, как теплица: быстро нагревается, если не поддерживать сильный поток воздуха, а от нагрева может существенно возрастать интенсивность дыхания и фотосинтеза. Необходимо налаживать кондиционирование воздуха в камере.
- 3) Недостаточно известны побочные последствия заключения сообщества в замкнутый объем;
- 4) Дыхание на свету и в темноте может различаться.

Область применения метода: сообщества болотных экосистем; травянистые и кустарниковые сообщества; околородная растительность.

Аэродинамический метод считается самым перспективным способом измерения первичной продуктивности наземных экосистем. Сходен с рассмотренным выше методом определения первичной продукции водных экосистем по суточной кривой содержания кислорода. Он также не требует искусственного отгораживания части сообщества.

Суть метода. Поток CO_2 над сообществом и внутри него оценивают по данным периодических измерений вертикального измерения CO_2 . При этом вносят соответствующие поправки на перенос диоксида углерода внутри сообщества. Условия в сообществе не нарушаются.

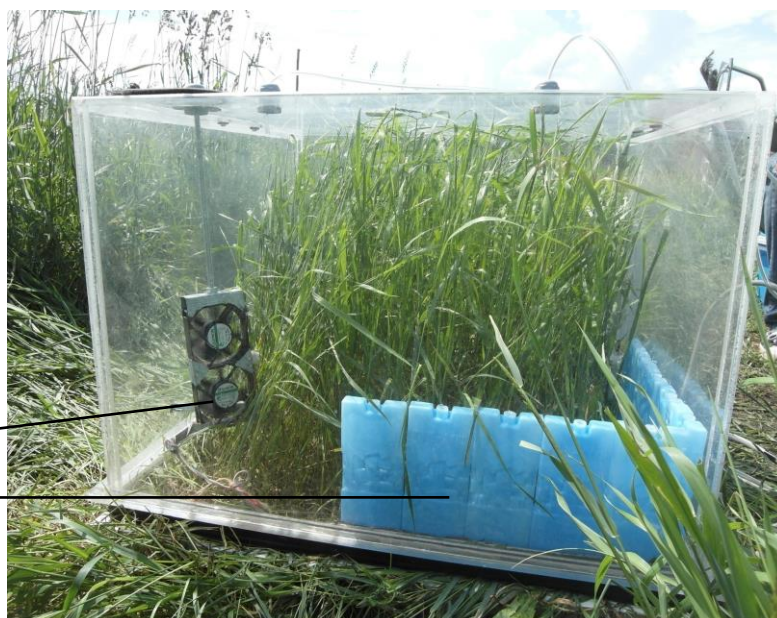
Возводится высокая мачта с рядом датчиков углекислого газа, расположенных по вертикали, начиная с уровня выше полога листвы до уровня грунта. На полученной за день кривой концентрация CO_2 в автотрофном ярусе будет меньше, по сравнению с его концентрацией в воздухе над сообществом. Это уменьшение будет пропорционально чистой продукции сообщества. Концентрация CO_2 у грунта выше концентрации в воздухе, и это увеличение пропорционально дыханию в почве и подстилке. *Ночная картина градиента используется для оценки общего дыхания сообщества.*

Достоинство метода: естественность условий.

A



B



*Система
охлаждения:
кулер ←
холодильники ←*

**Рисунок 1.1.2 – Пример реализации метода изолированных объемов на практике
А – темные камеры; В – светлые камеры**

Недостаток метода. Необходимо вносить поправки на движение масс воздуха, водяных паров, выделение газов из почвы, в которых может содержаться CO_2 , не являющаяся продуктом метаболизма за время опыта.

Как и в методе суточной кривой кислорода, точность аэродинамического метода зависит от точности поправок. Усовершенствование аэродинамического метода зависит от совершенствования методов дистанционных измерений и непрерывной регистрации не только концентрации CO_2 , но и водяных паров, движения воздуха, переноса тепла и других параметров, от которых зависит продукционный процесс.

Область применения: измерение продуктивности лесных сообществ.

Определение первичной продукции с помощью **радиоактивных изотопов**. Классический вариант – **метод склянок в радиоуглеродной модификации**, применяемый для оценки первичной продукции планктона. Метод разработан Е. Стиман-Нильсеном – датским физиологом растений и гидробиологом. Свой метод Е. Стиман-Нильсен впервые применил для определения первичной продукции планктона в тропических районах Мирового океана во время датской морской экспедиции на судне «Галатей» в 1950 г.

Теоретическая основа метода: имея определенное количество «меченного» радиоизотопами вещества, которое легко обнаружить по излучению, можно определить скорость переноса этого вещества.

Суть метода: в светлые и темные склянки с планктоном вносят изотоп ^{14}C в виде карбоната или гидрокарбоната натрия ($\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ или $\text{Na}_2\text{H}^{14}\text{CO}_3$) с известной радиоактивностью. После некоторой экспозиции, как правило, 1 сутки, планктон осаждают на фильтры, высушивают и определяют его радиоактивность. Первичную продукцию рассчитывают по формуле:

$$A = (r/R) * C, \text{ где}$$

A – первичная продукция, мг С/л в сутки,

C – общее содержание неорганического углерода в испытуемой воде, мг С/л,

r – радиоактивность планктона после суточной экспозиции (импульсы в минуту),

R – радиоактивность вещества, внесенного в склянку

г рассчитывается как разница между радиоактивностью планктона, экспонировавшегося в светлой и темной склянках.

В светлой склянке $^{14}\text{CO}_2$ поглощается в процессе фотосинтеза, кроме того в результате физико-химических процессов сорбции на поверхности взвешенного вещества, биоассимиляции бактериопланктоном, а также абсорбции фильтром. В темной склянке присутствует все, кроме биоассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ автотрофными организмами, т.е. искомой величины. Поглощение $^{14}\text{CO}_2$ не за счет фотосинтеза условно называют «темновым» или «неспецифическим» поглощением. Таким образом, вычитая величину

радиоактивности вещества в темной склянке из величины радиоактивности в светлой склянке, мы вносим поправку на «темновое» поглощение и получаем величину биоассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ в процессе фотосинтеза. Отношение r/R показывает, какую долю от наличного углерода водоросли поглощают в процессе фотосинтеза, зная общее количество неорганического углерода в склянке, можно легко найти эту долю.

Достоинство метода. Высокая чувствительность – радиоуглеродная модификация метода склянок почти на два порядка чувствительнее кислородной модификации.

Недостатки метода:

1) Как известно, часть ассимилированного радиоуглерода выделяется водорослями при дыхании, т.е. снова возвращается в раствор и не учитывается. Поэтому с помощью радиоуглеродной модификации получают неопределенные значения первичной продукции, которые при высокой интенсивности дыхания близки к чистой первичной продукции, а при низкой интенсивности дыхания – к валовой первичной продукции.

2) Погрешности, связанные с наличием внеклеточной продукции фитопланктона. Внеклеточной продукцией называют прижизненные выделения клетками водорослей во внешнюю среду продуктов фотосинтеза в виде растворенного органического вещества. Классический вариант метода склянок в радиоуглеродной модификации не способен учитывать растворенные продукты фотосинтеза, что может приводить к ошибке определения первичной продукции от 1 до 50 %. Модификация метода, позволяющая оценить внеклеточную продукцию, подробно изложена в монографии В.В. Бульона «Первичная продукция планктона внутренних водоемов» (1983).

3) Погрешность за счет некоторого разрушения клеток фитопланктона при фильтрации проб воды.

Область применения: Олиготрофные воды, включая основные морские и океанические, а также на таких глубинах в более продуктивных водах, где уровень первичной продукции ниже чувствительности кислородной модификации метода склянок.

Радиоизотопные методы применяют для определения первичной продукции не только планктона, но и перифитона, микрофитобентоса, макрофитов.

Определение первичной продукции по содержанию хлорофилла.

Теоретическая основа метода: хлорофилл – это фотосинтетически активный компонент растительной клетки, содержание его закономерно связано со скоростью новообразования органических веществ в процессе фотосинтеза.

Метод широко используется для определения первичной продукции в водных экосистемах, прежде всего, первичной продукции планктона. Впервые содержание хлорофилла в планктоне было определено советскими гидробиологами Е.М. Крепсом и Н.А. Вержбицкой в 1930 г. при изучении планктона Баренцева моря.

Суть метода: фитопланктон из известного объема воды концентрируют методами фильтрации или центрифугирования, экстрагируют хлорофилл и определяют его содержание спектрофотометрическими, флуоресцентными или хроматографическими методами.

Как правило, работая с планктоном, ограничиваются определением только хлорофилла-*a* как основного фотосинтетического пигмента. Наиболее распространен в гидробиологических исследованиях разработанный международной комиссией при ЮНЕСКО в 1964 г. спектрофотометрический метод с экстракцией пигментов в 90 % ацетоне. В основе метода лежат уникальные оптические свойства хлорофилла-*a* – узкий максимум поглощения света в красной области видимого спектра (663–665 нм), где вклад прочих пигментов незначителен.

Уравнение для расчета количества хлорофилла-*a*, принятое рабочей группой ЮНЕСКО имеет вид:

$$C_{\text{хл.}} = (11,64 E_{663} - 2,16 E_{645} + 0,1 E_{630}) \times v/VL,$$

где $C_{\text{хл.}}$ – концентрация хлорофилла-*a*, мкг/л (мг/м³);

E_{663} , E_{645} , E_{630} – оптическая плотность экстракта при длинах волн 663 нм, 645 нм и 630 нм соответственно за вычетом поглощения на 750 нм;

(Поглощение света на длине волны 750 нм – это неспецифическое поглощение, связанное с мутностью, различными взвешями и т.д. Оптическая плотность (= экстинкция) – логарифм отношения интенсивности света, входящего в раствор пигментов, к интенсивности света, выходящего из раствора.)

v – объем экстракта, мл;

V – объем пробы (профильтрованной воды), л;

L – длина светового пути в экстракте (толщина кюветы), см.

Для расчета первичной продукции по содержанию хлорофилла в планктоне надо знать ассимиляционное число (АЧ). Ассимиляционное число представляет собой отношение валовой первичной продукции к количеству хлорофилла-*a* в условиях освещенности, к которым данная система приспособлена. Выражается АЧ в мг С/(мг хл-*a* × час) или мг О₂/(мг хл-*a* × час). АЧ не является константной величиной и может варьировать в пределах двух порядков. Однако на практике выяснилось, что варьирование АЧ невысоко для водоемов одного типа (например, гипертрофных). Поэтому, если известен тип водной экосистемы, то АЧ можно использовать для ориентировочных оценок первичной продукции фитопланктона. Есть данные, что максимальные значения АЧ для озер разных широт находятся в пределах 1–10 мг С/(мг хл-*a* × час). Среднее ассимиляционное число на глубине оптимального фотосинтеза равно примерно 2 мг С/(мг хл-*a* × час). Эту величину, как правило, используют в качестве исходной для ориентировочного расчета уровня первичной продукции.

Содержание хлорофилла в воде служит надежным показателем трофического статуса (таблица 1.6).

Таблица 1.1.6 – Содержание хлорофилла-а в воде в зависимости от трофического статуса озер и водохранилищ

Трофический статус	Содержание хлорофилла-а, мг/м ³
Олиготрофные	<1
Мезотрофные	1–10
Эвтрофные	10–100
Высокоэвтрофные	>100

В практике гидроэкологических исследований в настоящее время широко используется **флуоресцентный метод** оценки первичной продукции. Суть метода и методика определения первичной продукции фитопланктона и перифитона подробно изложены в учебно-методическом пособии «Продуктивность водных экосистем» (2012).

Для оценки продуктивности очень больших или труднодоступных экосистем, например океан, пустыня, тайга или тропический лес, используют **дистанционные методы**.

1.1.6. Распределение первичной продукции в биосфере

Международная биологическая программа (МБП). В 1964–1974 гг. во всем мире проводился согласованный сбор информации о продуктивности экосистем и влияющих на нее факторах. Работа проводилась в рамках Международной биологической программы. МБП, согласно определению инициаторов ее проведения, должна была стать «биологической основой продуктивности и человеческого благосостояния». В связи с проблемой быстрого роста народонаселения было решено, что для рационального управления ресурсами Земли требуются обоснованные научные сведения. Изучались процессы фотосинтеза и фиксации азота, продуктивность суши, пресных и соленых вод.

МБП – первый случай совместного проведения биологами всего мира исследований с единой целью. Работа была огромной. В выполнении программы участвовали несколько тысяч биологов. Белорусский государственный университет в рамках бывшего Советского Союза был одним из основных центров гидробиологических исследований по МБП.

Общая оценка продуктивности биосферы. Международная биологическая программа сыграла заметную роль в истории исследования продуктивности биосферы. До настоящего времени при оценке суммарной продуктивности Земли и характера распределения первичной продукции в биосфере во многом опираются на результаты МБП (таблица 1.7). Чистая первичная продукция (ЧПП) биосферы, согласно данным, полученным в рамках Международной биологической программы, оценена в 170 млрд. т

сухого вещества в год. Годовая ЧПП материковых экосистем оценена в 110–120 млрд. т сухого вещества, а морских экосистем – в 50–60 млрд. т, т.е. Мировой океан дает 1/3 суммарной ЧПП биосферы, а континентальные экосистемы – 2/3. Согласно современным данным, вклад в суммарную первичную продукцию Земли материковых и морских экосистем примерно равен. Общая чистая первичная продукция океана составляет около 60 млрд. тонн углерода в год (разброс оценок, приведенных разными авторами, очень широк – от 35 до 100 млрд. тонн в год). Годовая чистая первичная продукция континентальных экосистем оценивается близкой величиной – 57 млрд. тонн (при разбросе оценок разных авторов – от 48 до 65 млрд. тонн). Благодаря совершенствованию методов исследования, во второй половине 70-х годов прошлого века было установлено, что основными первичными продуцентами в

Таблица 1.1.7 – Первичная продукция основных экосистем Земли
(ЧПП – чистая первичная продукция в г сухого веществ на 1 м² в год) (Реймерс, Яблоков, 1982)

Экосистема	Площадь, 10 ⁶ км ²	ЧПП, г/м ² в год		Мировая величина, 10 ⁹ т/год
		пределы	в среднем	
Влажные тропические леса	17,0	1000–3500	2200	37,4
Тропические сезонно-зеленые леса	7,5	1000–2500	1600	12,0
Вечнозеленые леса умеренного пояса	5,0	600–2500	1300	6,5
Листопадные леса умеренного пояса	7,0	600–2500	1200	8,4
Тайга	12,0	400–2000	800	9,6
Лесо-кустарниковые сообщества	8,5	250–1200	700	6,0
Саванна	15,0	200–2000	900	13,5
Лугостепь	9,0	200–1500	600	5,4
Тундра и высокогорья	8,0	10–400	140	1,1
Пустыни и полупустыни	18,0	10–250	90	1,6
Сухие пустыни, скалы, ледники и т.д.	24,0	0–10	3	0,07
Культивируемые земли	14,0	100–3500	650	9,1
Болота	2,0	800–3500	2000	4,0
Озера и водотоки	2,0	100–1500	250	0,5
Материковые экосистемы в целом	149,0	0–3500	773	115,0
Открытый океан	332,0	2–400	125	41,5
Зоны апвеллинга	0,4	400–1000	500	0,2
Континентальный шельф	26,6	200–600	360	9,6
Заросли водорослей и рифы	0,6	500–4000	2500	1,6
Эстуарии	1,4	200–3500	1500	2,1
Морские экосистемы в целом	361,0	2–4000	152	55,0
Средняя и общая продуктивность биосферы**	510,0	0–4000	333	170,0

Примечание: ** – продукция литобиосферы неизвестна, аэробииосферы – ничтожно мала.

Мировом океане служат не диатомовые и динофитовые водоросли, как считали

раньше, а пикопланктонная фракция (клетки размером от 0,2 до 2,0 мкм) фототрофных бактерий – *Cyanobacteria* и *Cloroxybacteria*. Именно отсутствие сведений об этой группе первичных продуцентов и привело к заниженным оценкам продуктивности Мирового океана.

Неравномерность и общие закономерности распределения первичной продукции на планете, установленные по итогам Международной биологической программы, впоследствии подтверждены дистанционными методами (с космических аппаратов). Размах величин продуктивности экосистем от 0 до 4000 г сухой массы /м² за год, средняя для биосферы величина составляет 333 г /м² (см. таблицу 1.7). На значительной части земного шара первичная продукция составляет менее 400 г сухой массы /м² за год. Это относится к более 30 % поверхности суши и 90 % поверхности океана. Наиболее продуктивные экосистемы Земли – болота, марши, эстуарии, коралловые рифы. Годовая продукция большинства сельскохозяйственных культур невелика, поскольку однолетние культуры, как правило, продуктивны лишь на протяжении нескольких месяцев. Получение двойных урожаев за счет выращивания таких культур, которые дают продукцию в течение всего года, может приблизить продуктивность сельскохозяйственных угодий к уровню лучших природных сообществ. Примером может служить культура сахарного тростника на Гавайских островах и культура водорослей под открытым небом в Японии (таблица 1.8).

Таблица 1.1.8 – Первичная продукция сельскохозяйственных культур

Культура	ЧПП, г сухой массы/м ² в год
Культуры зерновых, кормовых трав и картофеля средняя мировая величина максимальная величина	350 – 500 800 – 1500
Культура сахарного тростника (Гавайские острова) средняя мировая величина максимальная величина	1725 6700
Культура водорослей под открытым небом (Япония) максимальная величина	4530

Широтное изменение первичной продукции континентальных экосистем. Для континентальных экосистем в целом прослеживается тенденция увеличения первичной продуктивности от северных широт к южным. В лесных биомах планеты наблюдается отчетливая тенденция к увеличению продукции при продвижении от бореальных областей через умеренные к тропикам. Такая же закономерность свойственна продукции

степных и тундровых сообществ, а также сельскохозяйственных угодий. Среди водных экосистем увеличение продукции от северных широт к южным широтам прослеживается в озерах. Такой характер широтной изменчивости продуктивности экосистем свидетельствует о том, что основными факторами, лимитирующими первичную продукцию сообществ, являются освещенность и температура. Однако в некоторых случаях лимитировать первичную продукцию могут и другие факторы – влажность, недостаток элементов минерального питания и др. Например, в наземных системах общая тенденция повышения продуктивности с уменьшением широты наблюдается в засушливых районах. В благоприятных условиях в Гренландии продукция тундровых сообществ может существенно превышать продукцию многих сообществ умеренных широт.

Таким образом, *наблюдается закономерное увеличение от севера к югу верхнего предела первичной продуктивности, но на одной и той же широте возможен широкий диапазон уровня первичной продукции, поскольку кроме освещенности и температуры имеют значение и другие факторы (содержание биогенных элементов, влажность и др.).*

Результаты сравнительного анализа продуктивности озер, расположенных на разной высоте над уровнем моря, показали закономерное уменьшение максимально возможных величин первичной продукции с увеличением высоты над уровнем моря. Характер зависимости от высоты над уровнем моря аналогичен зависимости от широты.

Широтное распределение первичной продукции в Мировом океане. Характер распределения первичной продукции в Мировом океане принципиально иной, чем в континентальных макроэкосистемах. *Не прослеживается закономерное широтное изменение уровня первичной продукции, поскольку в роли главного лимитирующего фактора в этом случае выступает обеспеченность биогенными элементами в фотической зоне.*

Не зависимо от широтного положения, первичная продукция высока в зоне апвеллингов, коралловых рифов, эстуариев, континентального шельфа. Значительная часть открытого океана – водная пустыня.

Апвеллинг представляет собой подъем глубинных вод океана к поверхности. При этом теплые бедные биогенными элементами поверхностные воды замещаются более холодными богатыми биогенными элементами из глубин океана. Обогащение биогенными элементами обеспечивает высокий уровень первичной продукции. Апвеллинги самые продуктивные районы океана. Занимая всего 0,1 % акватории, они обеспечивают 50 % потенциальной рыбопродуктивности Мирового океана.

Коралловые рифы – удивительные системы продуцирования, характеризующиеся не только симбиозом автотрофов (водоросли *Zooxantella*) и животных (коралловые полипы), но и адаптацией всего сообщества, которая стимулирует активную циркуляцию биогенных элементов («самоудобряющаяся система»).

Высокая продуктивность эстуариев и континентального шельфа обеспечивается поступлением биогенных элементов с суши в составе речного и диффузного стока.

В открытом океане первичная продукция выше в арктической и антарктической зонах, чем в тропиках и субтропиках (таблица 1.9).

Таблица 1.1.9 – Чистая первичная продукция в различных районах Мирового океана

Район	Период	ЧПП, г С/м ² в сутки
Баренцево море	май	1300
Атлантика (у Шпицбергена)	июнь	2400
Северное море	средняя за год	100–1500
Датское побережье	декабрь–август	10–700
Саргассово море	лето	100–200
Атлантика (экватор)	апрель–май	230–300
15° 45' ю.ш.	апрель	20–130
Тихий океан (экватор)	осень	500–100
11° с.ш.	осень	10
Охотское море	май	2000
Северное побережье Японии	цветение фитопланктона	5100
Индийский океан (экватор)		200

В тропической и субтропической зонах Мирового океана в условиях высоких температур формируется устойчивая стратификация водных масс. Перемешивание и вынос биогенных элементов в фотическую зону из трофолитического слоя практически отсутствуют. Источниками биогенных элементов в фотической зоне служат частичная регенерация, поступление с атмосферными осадками и диффузия из слоя температурного скачка.

В высоких широтах, в отличие от тропиков, более сложный рельеф дна и гидрология, что обеспечивает частичное перемешивание водных масс и вынос биогенных элементов в фотическую зону из глубинных слоев.

Вертикальное распределение первичной продукции в наземных и водных экосистемах подчиняется следующим закономерностям:

1. В наземных экосистемах с выраженной ярусностью первичная продукция максимальна в верхнем ярусе (основной лимитирующий фактор – освещенность; фотоингибирование отсутствует)
2. Как правило, при оценке первичной продуктивности наземных экосистем учитывается только надземная часть продукции, хотя подземная часть может быть не меньше, или даже больше (причина – методические трудности).

3. В водных экосистемах с высоким уровнем продуктивности толщина трофогенного слоя (слой, в пределах которого идет фотосинтез) меньше, чем в низко продуктивных водах.
4. В водных экосистемах, в отличие от наземных, максимум первичной продукции, как правило, заглублен. Фитопланктон адаптирован к умеренному освещению (фотоингибирование присутствует)

Удельная продуктивность различных экосистем биосферы. Удельная первичная продукция – это интенсивность новообразования органического вещества первичными продуцентами, т.е. удельная продукция отражает количество органического вещества, синтезированного за единицу времени единицей массы автотрофных организмов. Для отражения интенсивности продукционного процесса широко используют Р/В-коэффициент (отношение чистой первичной продукции к величине биомассы первичных продуцентов).

Удельная продукция наземных и водных экосистем принципиально отличается. Данные, приведенные в таблице 1.10, отчетливо показывают, что удельная первичная продукция водных сообществ на порядки выше, чем наземных. Среди наземных сообществ удельная продукция выше в нелесных, чем в лесных сообществах. Так, средняя величина годового Р/В-коэффициента для лесов составляет 0,042, для других наземных сообществ – 0,29, а для водных – 17.

Таблица 1.10 – Соотношение величин продукции и биомассы в различных экосистемах

Экосистема	Мировая величина	
	биомасса, 10^9 т	продукция, 10^9 т/год
Влажные тропические леса	765	37,4
Тайга	240	9,6
Озера и водотоки	0,05	0,5
Открытый океан	1,0	41,5
Морские экосистемы в целом	3,9	55,0

Основная причина такой разницы, прежде всего, в том, что основная доля лесной биомассы (кора, древесина) мертва, а существенная часть живой ткани растений в фотосинтезе не участвует. Например, в лесу масса зеленых листьев составляет всего 1–5 % общей биомассы. В травянистых и кустарниковых сообществах доля фотосинтезирующей биомассы выше. В водных сообществах, в частности там, где основной продуцент фитопланктон, мертвые клетки не накапливаются (обычно они выедаются гетеротрофами), доля нефотосинтезирующей живой биомассы невелика, в итоге, Р/В-коэффициенты высоки. Второй фактор, способствующий высокому отношению Р/В в фитопланктонных сообществах, – быстрое обновление биомассы. В лесу время оборота биомассы измеряется годами, а в море – днями. Даже если в лесу «продуцентами» считать только зеленые листья и сравнивать с фитопланктоном только их, то все равно, время оборота биомассы в лесу будет

существенно больше. Годовая чистая первичная продукция фитопланктона фактически создается сменяющимися друг друга перекрывающимися генерациями водорослевых клеток, в то время как биомасса фитопланктона отражает лишь средний «урожай на корню» клеток, присутствующих в отдельный момент времени.

1.2. Консументы

1.2.1. Введение

Консументы (от лат. *consume* – употреблять) – гетеротрофы, организмы, потребляющие готовые органические вещества, создаваемые автотрофами (продуцентами). В отличие от редуцентов, консументы не способны разлагать органические вещества до неорганических. К консументам относят животных, некоторые микроорганизмы, а также паразитические и насекомоядные растения.

В зависимости от вида потребляемого органического вещества консументы разделяются на порядки. Так как на каждом этапе передачи вещества и энергии в трофической цепи теряется до 90 %, экологические пирамиды редко состоят из более чем четырёх порядков консументов.

- Консументы первого порядка. Первичные консументы – растительноядные гетеротрофы (травоядные животные, паразитические растения), питаются непосредственно продуцентами биомассы.

- Консументы второго порядка. Вторичные консументы почти всегда потребляют как продуцентов, так и первичных консументов, и поэтому обычно классифицируются как всеядные. Вторичные консументы составляют третий трофический уровень пищевой цепи.

- Консументы третьего порядка. К данной категории относятся всеядные, а так же хищные гетеротрофы (хищники), питаются консументами первого порядка. Они питаются первичными и вторичными консументами, а также могут поедать продуцентов (растения). Чтобы пищевая цепочка имела третичного консумента, должен быть вторичный консумент, доступный для еды.

- Консументы четвёртого порядка. Консументы, относящиеся к четвёртой группе, не обязательно являются высшими хищниками. Сверххищник находится на вершине пищевой цепи, в которой он существует, и не является добычей другого организма. Консумент четвёртого порядка – это консумент, который охотится на консумента третьего порядка. Консументы четвёртого уровня находятся на пятом трофическом уровне и встречаются не во всех пищевых цепях. Примерами консументов данной категории являются: белая акула, белый медведь, аллигатор.

Отдельно взятый организм может являться в разных трофических цепях консументом разных порядков, например, сова, поедающая мышь, является одновременно консументом второго и третьего порядков, а мышь – первого и второго, так как мышь питается растениями и растительноядными насекомыми.

Продуценты и консументы являются биотическим компонентом экосистем и составляют биомассу биосферы, или экосистем. Консументы представляет собой важную часть биосферы нашей планеты, наряду с продуцентами они играют исключительную роль в миграции химических элементов, лежащей в основе существующих в природе взаимосвязей. Отсюда и роль консументов в

развитии и жизни природы велика и разнообразна. Один вид животных не способен в любой экосистеме расщепить органическое вещество растений до конечных продуктов. Каждый вид использует лишь часть растений и некоторые содержащиеся в них органические вещества. непригодные для этого вида растения или еще богатые энергией остатки растений используются другими видами животных. Так, складываются сложные и сложнейшие цепи и сети питания, последовательно извлекающие вещества и энергию из фотосинтезирующих растений. В процессе эволюции виды животных приспособились к наиболее эффективному использованию определенного набора кормовых объектов. Каждый из видов на популяционном уровне приспособлен к тому, что он является кормом для ряда других видов. В сложнейшей взаимосвязанной экосистеме животные как подвижный активный элемент в значительной мере определяют устойчивость этой системы. Находясь в зависимости от растений, животные, в свою очередь, определяют их жизнь, структуру и состав почв, облик ландшафта.

При участии животных формируется химический состав подземных и грунтовых вод, возникает особая приземная атмосфера. Участвуя в круговороте веществ в природе, влияя на состояние и развитие других ее компонентов, животные играют важную роль в жизни биосферы и особенно в поддержании «системы динамического равновесия» в живой природе.

Огромную роль играют животные в жизни человека. Многие из них служат важными источниками питания и технического сырья как для кустарного, так и промышленного производства. Это сельскохозяйственные животные, пушные звери, рыба, разнообразная дичь и т. д. Фауна диких животных является неисчерпаемым источником одомашнивания. Помимо экологического значения, животные имеют научное, медицинское, рекреационное, этическое. Общеизвестно эстетическое значение животных – птицы, аквариумные рыбы, млекопитающие. Животные являются важнейшим ресурсным источником для человечества. В этой связи рациональная эксплуатация ресурсного потенциала консументов и охрана животного мира планеты является обязательной задачей. До недавних времен охрана животных, в первую очередь диких видов, объяснялась существующей или потенциальной пользой их как ресурсов, необходимых человеку. Сегодня считается, что ускорение исчезновения каких-либо видов с этической точки зрения является несправедливостью с нашей стороны.

1.2.2. Энергетический подход в изучении консументов

Экологические пирамиды. Правило Линдемана. Если на каждом трофическом уровне пищевой цепи определить число особей или их биомассу (количество накопленного органического вещества), или количество заключенной в ней энергии, то станет очевидным уменьшение этих величин по мере продвижения к концу цепи питания. Эту закономерность впервые установил британский эколог Ч. Элтон в 1927 г. Он назвал ее правилом экологической пирамиды и предложил выражать графически. Если любую из

вышеуказанных характеристик трофических уровней изобразить в виде прямоугольников с одинаковым масштабом и расположить их друг над другом соответственно порядку трофических уровней в цепи питания, то получится экологическая пирамида.

Известны три типа экологических пирамид – чисел, биомассы, энергии. Пирамида чисел отражает среднее число особей на каждом трофическом уровне пищевых цепей, необходимых для питания организмов, находящихся на последующем трофическом уровне.

Однако в некоторых цепях питания второй трофический уровень (консументы I порядка) численно может быть богаче первого трофического уровня (продуцентов). Примером может служить цепь питания, состоящая из лиственных деревьев, листогрызущих насекомых, мелких насекомоядных и крупных хищных птиц. В этом случае пирамида чисел получится неправильной формы. Но, если на первом трофическом уровне мы укажем не число деревьев, а количество листьев, съеденных гусеницами, которые служат кормом синицам в цепи питания (листья дуба → гусеницы → синицы), пирамида чисел будет иметь правильную форму.

Пирамида биомассы отражает количество органического вещества, накопленного на каждом трофическом уровне пищевой цепи. Пирамида биомассы в наземных экосистемах имеет правильную форму. А в водных экосистемах биомасса второго трофического уровня, как правило, больше биомассы первого при определении ее в конкретный момент. Поэтому пирамида биомассы для водных экосистем получается перевернутой. Но, поскольку водные продуценты (фитопланктон) имеют высокую скорость образования продукции при небольшом запасе собственной биомассы, то в конечном итоге их суммарная биомасса за сезон или за год все равно будет больше биомассы консументов I порядка. А это значит, что в водных экосистемах по биомассе также соблюдается правило экологической пирамиды.

Пирамида энергии отражает количество энергии, содержащейся в органическом веществе каждого трофического уровня цепи питания. Ее форма свидетельствует о закономерном расходовании энергии при переходе от одного трофического уровня к другому.

Таким образом, запас вещества и энергии, накопленный растениями в пастбищных пищевых цепях, быстро расходуется (выедается), поэтому эти цепи не могут быть длинными. Обычно они включают от трех до пяти трофических уровней.

Автохтонное и аллохтонное вещество. Функционирование всех биологических сообществ требует притока энергии. В большинстве экосистем суши она «местного» происхождения – ее дает фотосинтез зеленых растений. Органическое вещество (и запасенная в нем энергия), производимое самим сообществом, называется автохтонным. В наземных экосистемах автохтонное вещество образуется большей частью за счет фотосинтеза высших растений, а в водных сообществах оно возникает в ходе фотосинтеза макрофитов на мелководье, а также фитопланктона. Однако значительная часть

органического вещества (энергетического ресурса) часто поступает в эти экосистемы извне и приносится ветром или течением в форме мертвых остатков. Его называют аллохтонным.

В различных экосистемах соотношение между авто- и аллохтонным веществом может значительно варьировать.

В наземных экосистемах доля автохтонного вещества в сообществах всегда значительно выше, чем аллохтонного. Аллохтонное вещество может составлять от 3-5 % (лесные сообщества), до 15 % в луговых ценозах.

В водных экосистемах ситуация иная. Обитатели небольшого лесного ручья получают почти всю свою энергию из опада окружающей его растительности. Создаваемое деревьями затенение почти полностью подавляет рост фитопланктона и водных макрофитов. По мере расширения русла (ниже по течению) тень затрагивает только прибрежную зону, и автохтонная первичная продукция растет. Еще ниже по течению заглубливание русла значительно снижает относительный вклад в нее прикрепленных макрофитов, а роль фитопланктона повышается. При переходе от небольших мелководных озер к крупным глубоководным прослеживается ряд закономерностей. Сообщество небольшого озерца, вероятно, черпает значительную часть энергии из наземных источников, поскольку площадь его периферии, куда поступает спад наземных растений, относительно велика. Такие водоемы обычно мелководны, так что у прибрежных макрофитов здесь продукция выше, чем у фитопланктона. В противоположность этому в крупном глубоком озере лишь небольшая часть всего органического вещества поступает со стороны (незначительна площадь периферии по сравнению с общей площадью водоема), причем относительный вклад приуроченных к мелководным окраинам макрофитов также бывает низок. В этом случае почти все поступление органического вещества в сообщество может обеспечиваться фотосинтезом фитопланктона. Открытый океан можно считать самым крупным и самым глубоководным «озером». Занос сюда вещества из наземных сообществ пренебрежимо мал, а большая глубина препятствует фотосинтезу на неосвещенном дне. В этом случае источником органического вещества практически будет только фитопланктон.

Эстуарии часто являются высокопродуктивными системами. Однако основные пути поступления в них энергии различны. В крупных эстуариях, с ограниченным водообменом с открытым океаном и небольшими по площади в сравнении с поверхностью воды периферическими маршами, преобладает продукция фитопланктона. И наоборот, в некоторых широко открытых в океан эстуариях на первый план выходят макрофиты.

Наконец, сообщества континентального шельфа часть своей энергии черпают из наземных источников (в частности, через эстуарии). Приуроченность этих экосистем к небольшим глубинам часто обеспечивает значительную продукцию литоральных макрофитов. В самом деле, наибольшая продукция на планете характерна для некоторых зарослей шельфовых макрофитов и рифов.

Общая схема потока энергии. Коэффициенты эффективности.

Представим себе сообщество консументов, которые потребляют растительный корм (рис. 1.2.1).

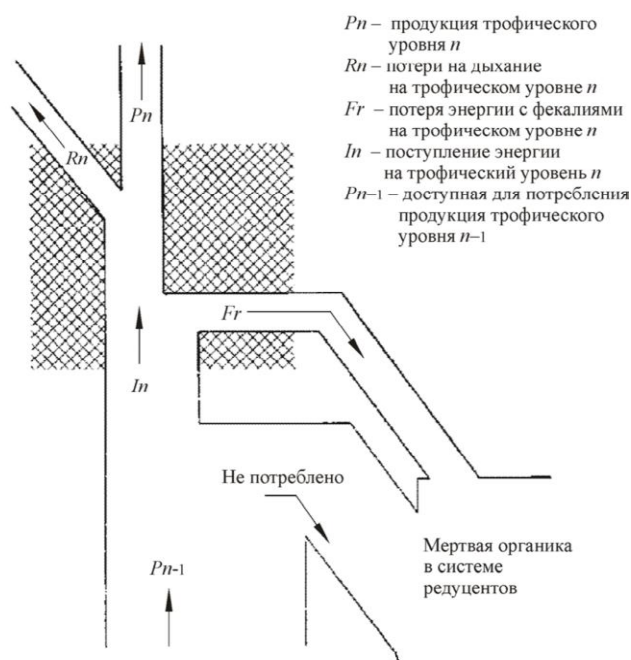


Рисунок 1.2.1. – Схема потока энергии через сообщество

Энергия на входе в это сообщество представляет собой продукцию продуцентов (P_{n-1}). На выходе из сообщества – продукцию консументов (P_n). Куда же расходуется остальная энергия? Во-первых, не вся живая растительная биомасса съедается. Значительная ее часть отмирает сама по себе, поддерживая существование редуцентов (бактерий, грибов). Во-вторых, не вся биомасса растений, потребленная фитофагами (и не вся биомасса последних, съеденная хищниками), ассимилируется и переходит в биомассу консумента (I_n). Некоторая ее часть теряется с фекалиями и также поступает к редуцентам (Fr). В-третьих, не вся ассимилированная энергия превращается в биомассу. Часть ее теряется в виде тепла в процессе дыхания (R_n). Это объясняется тем, что ни у одного из процессов преобразования энергии из одной формы в другую к. п. д. не равен 1 (в соответствии со вторым законом термодинамики часть энергии теряется в форме непригодного использования «хаотического» тепла).

Таким образом, только незначительная часть продукции продуцентов уходит на образование продукции консументов. Для того чтобы знать, как энергия распределяется по различным путям, используют понятие эффективности использования энергии.

Доля чистой первичной продукции, проходящая по каждому из возможных путей, зависит от эффективности переноса энергии на данном пути ее использования и передачи с одного трофического уровня на другой. Для

прогнозирования характера движения энергии по сообществу надо знать три различные эффективности переноса – эффективность потребления (ЭК), эффективность ассимиляции (ЭА) и эффективность продуцирования (ЭП).

Эффективность потребления

$$ЭК = I_n / P_{n-1}$$

где ЭК – процент суммарной продукции одного трофического уровня (P_{n-1}), который действительно потребляется («съедается») следующим трофическим уровнем (I_n). Для фитофагов в системе консументов ЭК – часть энергии, производимой в единицу времени в виде чистой первичной продукции, которая поступила в пищеварительный тракт растительноядных. В случае вторичных консументов – это доля продукции фитофагов, проглоченная хищниками. Остальное гибнет само по себе и поступает в цепь редуцентов.

Эффективность потребления у фитофагов низка, что, видимо, связано с непривлекательностью значительной части растительного материала из-за высокого содержания в нем структурной опорной ткани и в целом низких плотностей популяций фитофагов (из-за пресса их естественных врагов). Средние значения эффективности потребления составляют для лесов примерно 5 %, для степей – 25 %, для сообществ с доминированием фитопланктона – 50 %.

Об эффективности потребления у хищников мы знаем гораздо меньше, и любая оценка ее будет приближенной. Хищники-позвоночные способны поглощать 50–100 % продукции, если их кормом служат позвоночные, и, возможно, только 5 %, если – беспозвоночные. Хищники-беспозвоночные потребляют, вероятно, 25 % доступной продукции беспозвоночных. Однако эта величина очень приблизительна и не слишком достоверна.

Эффективность ассимиляции

$$ЭА = A_n / I_n$$

обозначает процент энергии пищи, попавшей в пищеварительную систему консумента на некоем трофическом уровне (I_n), всасываемой через стенки этой системы и становящейся доступной для использования в хо- де роста или совершения работы (A_n). Остальное теряется в виде фекалий и поступает на нижний уровень системы редуцентов. Этот параметр переноса энергии, строго говоря, к микроорганизмам неприменим. Значительная часть мертвого органического вещества переваривается грибами и бактериями внеклеточно, и «эффективность ассимиляции» абсорбированного переваренного вещества у них – 100 % (фекалии не образуются).

Эффективность ассимиляции, как правило, низка у фитофагов, детритофагов и потребителей микроорганизмов (20–50 %) и высока у хищников (примерно 80 %). Животные в целом слабо приспособлены к переработке мертвого органического вещества (в основном растительного происхождения) и живых растений. Частично это объясняется широким применением растениями средств физической и химической защиты, но

главным образом – высокой долей в их составе таких сложных структурных соединений, как целлюлоза и лигнин.

Эффективность продуцирования

$$ЭП = P_n / A_n,$$

где это процент ассимилированной энергии (A_n), включаемой в новую биомассу (P_n). Остальное целиком теряется сообществом с теплом в ходе дыхания.

ЭП меняется главным образом в зависимости от систематического положения организмов (табл. 1.2.1). У беспозвоночных она в целом высокая (30–40 %); на дыхание теряется сравнительно мало энергии, и больше ассимилированной энергии идет на образование органического вещества тела животных.

Таблица 1.2.1 – Эффективность продуцирования у разных групп животных, расположенных в порядке ее возрастания

Группа	Эффективность
1. Насекомоядные	0,86
2. Птицы	1,29
3. Сообщества мелких млекопитающих	1,51
4. Другие	3,14
5. Рыбы и общественные	9,77
6. Беспозвоночные (не	25,0
7. Необщественные	40,7
8. Фитофаги	20,8
9. Хищники	27,6
10. Детритофаги	36,2
11. Фитофаги	38,8
12. Детритофаги	47,0
13. Хищники	55,6

Потоки энергии для различных экосистем. Если провести сравнение разных экосистем, можно сделать ряд обобщений. Вероятно, большая часть вторичной продукции, а следовательно, и потерь тепла при дыхании, приходится в любом из сообществ планеты на систему редуцентов. Роль системы консументов наиболее важна в планктонных биоценозах, где значительная доля чистой первичной продукции может потребляться в живом виде и ассимилироваться с достаточно высокой эффективностью. В наземных сообществах из-за низкой эффективности потребления и ассимиляции у фитофагов значение этой системы меньше.

В небольших речках и прудах консументы немногочисленны из-за крайне низкой здесь первичной продукции. Энергетическая база этих сообществ представлена образующимся на суше мертвым органическим веществом, которое падает, смывается или сдувается в воду. Трофическая структура глубоководного бентосного сообщества очень похожа на представленную в речушках и мелких прудах. Эти сообщества можно назвать гетеротрофными.

На большой глубине практически нет фотосинтеза и организмы получают энергию от других отмерших организмов, оседающих на дно. Океаническое дно – аналог лесной подстилки с непроницаемым для света пологом.

Предельная длина пищевых цепей. Важный признак пищевых цепей – число трофических звеньев, соединяющих продуцентов с верховными хищниками. Максимальная пищевая цепь представляет собой последовательность видов, начиная от какого-либо продуцента к питающемуся им виду, далее к третьему виду, питающемуся вторым, и так далее вплоть до верховного хищника (которого уже ни один вид не поедает). Сравнение величин для различных сообществ показывает, что в типичном случае в сообществе бывает от двух до пяти трофических уровней, но чаще всего их три или четыре. Это совпадает с результатами других оценок длин пищевых цепей. Синэкологи часто задавались вопросом: почему цепи так коротки? Существует несколько гипотез, объясняющих это явление.

Гипотеза потока энергии. Уже давно высказывалось мнение, что энергетические соображения ограничивают число трофических уровней, возможных в данной среде. Каждое звено пищевой цепи среди гетеротрофов характеризуется одной и той же особенностью: максимум 30 %, а то и всего лишь 1 % энергии, потребленной на одном трофическом уровне, доступно для поглощения с пищей на следующем. Таким образом, наблюдаемые в природе трех- и четырехуровневые пищевые цепи теоретически могут объясняться тем, что дополнительные трофические уровни просто не смогут существовать за счет имеющейся энергии.

Ясно, что уменьшение доступной энергии при переходе к каждому последующему звену ограничивает длину пищевых цепей. Однако доступность энергии, видимо, не единственный фактор, поскольку длинные пищевые цепи часто встречаются в неплодородных системах, например в олиготрофных озерах, а короткие – в очень продуктивных, или эвтрофных, системах. Быстрое продуцирование питательного растительного материала может стимулировать быстрое выедание, в результате чего поток энергии концентрируется на первых двух-трех трофических уровнях.

Гипотеза ограничения в строении и поведении консументов. Чтобы поедать добычу определенного трофического уровня, консумент должен иметь достаточно крупные размеры, соответствующую маневренность и силу. В типичном случае он крупнее своей жертвы (это не распространяется, правда, на растительноядных насекомых и паразитов), причем размеры тела возрастают по мере повышения трофического уровня. Вполне можно допустить наличие верхнего предела, накладывающего запрет на формирование следующего звена пищевой цепи. Иначе говоря, почти невозможно вообразить себе хищника, который одновременно достаточно подвижен, велик и силен, чтобы поймать и убить орла. Конечно, проверить такую гипотезу нельзя, ибо о возможностях эволюции мы способны судить только исходя из ее реальных результатов.

Следует также рассмотреть вопрос о выборе оптимального рациона. Представим себе появление в сообществе нового хищника.

Растительными или же хищными организмами, уже обитавшими здесь, станет он питаться? Трофический уровень фитофагов предоставляет более богатый энергией источник пищи, поскольку число стадий, на которых происходили ее потери, в этом случае минимально. Значит, преимущества питания нижними звеньями пищевой цепи достаточно очевидны. Однако если так кормятся все виды, усиливается конкуренция, так что питание на более высоких уровнях позволит ее снизить.

Можно сказать, что трудно представить себе верховного хищника, строго следующего правилу «питаться только видами предыдущего трофического уровня», тем более что такая добыча, по-видимому, будет представлена более крупными, сильными и редкими формами по сравнению с представителями нижележащих уровней.

В 1960 г. Н. Г. Хэйрстон, Ф. Е. Смит и Л. В. Слободкин (1960) сформулировали *гипотезу «естественного равновесия»*. Авторы гипотезы предположили, что поскольку растения в целом накапливают очень большую биомассу (наш мир действительно можно назвать зеленым), видимо, что-то препятствует их выеданию. Это, по их мнению, делают хищники, т. е. численность первичных консументов ограничивается вторичными консументами, а первичные продуценты, таким образом, ограничены не выеданием травоядными, а только ресурсами.

Все эти вышерассмотренные теоретически возможные регуляторные механизмы действуют в реальном мире, но ни одна теория не может объяснить все.

Энергетическая классификация экосистем. Источник и качество доступной энергии в той или иной степени определяют видовой состав и численность организмов, характер функциональных процессов, протекающих в экосистеме, и процессов ее развития, а также образ жизни человека. Поскольку энергия – общий знаменатель и исходная движущая сила всех экосистем, как сконструированных человеком, так и природных, логично принять энергию за основу для «первичной» классификации экосистем. Удобно выделить на этой основе четыре фундаментальных типа экосистемы (табл. 1.2.2).

Таблица 1.2.2 – Классификация экосистем по источникам и уровню поступления энергии

Типы экосистем	Ежегодный приток энергии, ккал/м ²
1. Природные несубсидируемые, получающие энергию от Солнца. Являются основой системы жизнеобеспечения планеты	1000–10000
2. Природные субсидируемые, получающие энергию от Солнца. Обладают естественной плодородностью и высокой поддерживающей способностью	10000–40000
3. Искусственные субсидируемые человеком, получающие энергию от Солнца	10000–40000
4. Искусственные промышленно-городские системы, получающие энергию топлива	100000–3000000

Эта классификация основана на свойствах среды на входе (см. рис. 1); она в корне отличается от биомной классификации, основанной на внутренней структуре экосистем, но вместе с тем и дополняет ее. В экосистемах используются два разных источника энергии: Солнце и химическое (или ядерное) топливо. В соответствии с этим удобно выделять движимые Солнцем и движимые топливом экосистемы, не забывая, однако, что во всех случаях могут использоваться сразу оба источника.

Сравнивая основные типы экосистем, можно рассматривать поток энергии в единицах мощности (вспомним, что единица мощности – это потребление или рассеивание энергии за единицу времени). Показатель плотности энергии говорит о величине работы, которая выполняется или может выполняться на единице площади экосистемы, а также о величине неупорядоченности, или энтропии, которую система должна рассеивать, чтобы оставаться жизнеспособной.

Природные системы, в основном или полностью зависящие от прямого солнечного излучения, можно назвать движимыми Солнцем, несубсидируемыми экосистемами. Они совсем или почти не получают дополнительной энергии, помимо солнечного света. К числу таких экосистем можно отнести открытые океаны, крупные участки горных лесов и большие глубокие озера. Организмы, живущие в таких системах, выработали замечательные адаптации к существованию на скудном пайке энергии и других ресурсов и к эффективному их использованию. Хотя мощность природных экосистем, относящихся к первой категории, не очень впечатляет, и они не способны поддерживать высокую плотность населения, тем не менее такие экосистемы крайне важны, так как занимают огромные площади (одни лишь океаны покрывают почти 70 % площади земного шара). Получающими энергию от Солнца, но с естественной энергетической субсидией можно назвать эстуарии в приливных морях, некоторые дождевые леса. Это природные системы, обладающие естественной плодородностью и характеризующиеся не только высокой поддерживающей способностью, но и производящие излишки органического вещества, которые могут выноситься в другие системы или накапливаться.

К субсидируемым человеком, получающим энергию от Солнца можно отнести агроэкосистемы, аквакультуру. Это системы, производящие продукты питания и волокнистые материалы и получающие дотации в форме горючего (или других формах), поставляемого человеком.

Примерами промышленно-городских систем, получающих энергию топлива, являются города, пригороды, индустриализованные зеленые зоны. Это системы, в которых генерируется наше богатство, а также загрязняющие вещества, ксенобиотики. Главным источником энергии здесь служит не Солнце, а топливо. Эти системы зависят от экосистем первых трех типов, паразитируют на них, получая продукты питания и топливо.

Комплекс движимых Солнцем природных экосистем крайне важен для человека; его следует особо ценить, потому что, по сути дела, это основной «модуль жизнеобеспечения», гомеостат, стабилизирующий и

поддерживающий условия на «космическом корабле», имя которому Земля. Именно здесь ежедневно очищаются большие объемы воздуха, возвращается в оборот вода, формируются климатические условия, умеряются крайности погоды и выполняется множество других полезных функций. Кроме того, в качестве побочного продукта без всяких затрат или забот со стороны человека здесь производится некоторая доля пищи и волокнистых материалов, необходимых ему.

Источники дополнительной энергии могут быть естественными или искусственными (разумеется, система может получать одновременно оба типа дополнительной энергии). Это, соответственно, движимые Солнцем экосистемы с естественными и с искусственными энергетическими субсидиями.

Вспомогательная энергия, увеличивающая продуктивность, может поступать в самых разнообразных формах, например в тропическом дождевом лесу – в форме ветра и дождя, в небольшом озере – в форме потока воды из ручья или поступающих с площади водосбора органических веществ и минеральных элементов.

Наземные и водные агроэкосистемы – основные примеры систем, движимых Солнцем и субсидируемых человеком. Высокие выходы пищи поддерживаются большими поступлениями энергии топлива. Следовательно, горючее, а также мышечные усилия человека и животных – это такая же энергия, поступающая в агроэкосистемы, как солнечный свет. Как удачно выразился Г. Одум (1971), хлеб, рис, кукуруза и картофель, которые человечество использует в пищу, «частично сделаны из нефти». Вот почему горючее или другая аналогичная вспомогательная энергия совершенно необходимы для производства продуктов питания.

Экосистема, движимая топливом, называемая также индустриально-городской, – венец достижений человечества. Здесь высококонцентрированная потенциальная энергия топлива не просто дополняет, а заменяет солнечную энергию. При современных методах ведения городского хозяйства солнечная энергия в самом городе не только не используется, но становится дорогостоящей помехой, так как она нагревает бетон и способствует образованию смога. Пищу, продукт систем, движимых Солнцем, можно считать внешней по отношению к городу, поскольку подавляющую ее часть ввозят извне.

Таким образом, данная классификация экосистем фактически построена на соотношении естественно поступающей энергии (от Солнца) и энергии, производимой человеком.

Принцип накопления в трофических цепях. Распределение энергии не единственный количественный параметр, на который влияют события, происходящие в пищевых цепях. Некоторые вещества по мере продвижения по цепи не рассеиваются, а, наоборот, накапливаются. Это так называемое концентрирование в пищевой цепи (в популярной литературе его называют биологическим накоплением) нагляднее всего демонстрируют некоторые устойчивые радионуклиды и пестициды.

Тенденция некоторых радионуклидов увеличивать свою концентрацию с каждым этапом пищевой цепи впервые была отмечена еще в 50-х гг. XX в. В частности, для радиоактивного изотопа фосфора коэффициент накопления в желтке яиц уток и гусей составил около 10 млн. Более низкие коэффициенты накопления (4000 и 500 соответственно) получены для изотопов стронция и йода. При использовании ДДТ для борьбы с комарами в Лонг-Айленде (США) специалисты благоразумно не применяли таких концентраций, которые были бы непосредственно летальны для рыб и других животных, но они не учли экологических процессов и длительного сохранения токсичных остатков ДДТ. Вместо того чтобы, как предсказывали некоторые, смываться в море, ядовитые остатки, адсорбированные на детрите, концентрировались в тканях детритофагов и мелких рыб и далее – в хищниках высшего порядка, таких как рыбацкие птицы. Коэффициент концентрации (отношение содержания ДДТ в организме к содержанию в воде, выраженное в частях на миллион) составляет для рыбацких животных около 500000. Изучая модель детритной пищевой цепи, можно понять, что благодаря многократному поглощению с начала детритной пищевой цепи в ней должно накапливаться любое вещество, быстро сорбирующееся на частицах детрита и почвы и растворяющееся в кишечнике. Такое накопление ДДТ на детрите подтверждено.

У рыб и птиц накоплению способствуют значительные жировые отложения, в которых концентрируется ДДТ. Широкое применение ДДТ приводит к уничтожению целых популяций хищных птиц, таких как скопы, сапсаны, пеликаны, и детритофагов, таких как манящие крабы.

Показано, что птицы особенно чувствительны к отравлению ДДТ, так как этот яд (и другие инсектициды, представляющие собой хлорированные углеводороды) посредством снижения в крови концентрации стероидных гормонов нарушает образование яичной скорлупы. Тонкая скорлупа ломается еще до того, как разовьется птенец.

Таким образом, очень малые дозы, неопасные для особи, оказываются летальными для популяции. Все эти научные доказательства пугающей опасности накопления ДДТ (пугающей потому, что человек тоже относится к хищникам высшего порядка) и его непредвиденных физиологических эффектов в конце концов склонили общественное мнение к тому, чтобы прекратить применение ДДТ и подобных пестицидов. ДДТ был запрещен в США в 1972 г. Диэлдрин, другой устойчивый хлорированный углеводород, был запрещен в 1975 г. Оба этих инсектицида запрещены и в Европе, но, к сожалению, еще производятся для экспорта в те страны, где их использование разрешено.

В результате сокращения использования хлорированных углеводородов начали восстанавливаться некоторые популяции птиц (соколов, пеликанов), сильно пострадавшие от этих ядов. Принцип биологического накопления надо учитывать при любых решениях, связанных с поступлением загрязнений в среду. Многие небιологические факторы, однако, могут уменьшать или увеличивать коэффициент концентрации.

Крайне малые (следовые) количества радиоактивного йода, фосфора, цезия и стронция, выброшенные заводом в реку Колумбия, как оказалось, концентрировались в тканях рыб и птиц. Было обнаружено, что коэффициент накопления (соотношение количества вещества в тканях и в окружающей среде) радиоактивного фосфора в яйцах гусей, гнездящихся на речных островах, равен 2 млн. Таким образом, «безопасные» выбросы в реку могут стать крайне опасными для высших звеньев пищевой цепи.

Приведенные примеры показывают, что очень малые дозы токсикантов, попадая в окружающую среду, накапливаются в трофической цепи и оказываются летальными для популяций.

1.2.3. Потребление пищи консументами

Типы питания. В подавляющем большинстве случаев питание животных происходит экзогенно, реже – эндогенно, когда пища не поступает из внешней среды. Так, для личинок многих беспозвоночных и рыб характерно смешанное питание, при котором в течение определенного времени молодь питается остатком желтка и путем захвата корма извне. Эндогенное питание происходит за счет использования веществ собственного тела и тех, которые образуются в симбиотических водорослях, поселяющихся внутри животных.

Питательная ценность растительных и животных организмов. Тело зеленого растения как «упаковка» ресурсов очень сильно отличается от тела животного. Различия эти сильнейшим образом сказываются на потенциальной пищевой ценности этих ресурсов. Важнейшее отличие растений от животных состоит в том, что растительные клетки окружены клеточными стенками, состоящими из целлюлозы, лигнина и (или) других «стройматериалов». Именно из-за этих клеточных стенок в растительной массе столь высоко содержание волокон. Наличие клеточных стенок является также основной причиной высокого содержания в растительных тканях связанного углерода и высокого значения отношения содержания углерода к содержанию других биологически важных элементов. Например, соотношение С : N в растительных тканях колеблется в пределах от 20 : 1 до 40 : 1, а вот у бактерий, грибов, животных-детритофагов, растительноядных и плотоядных животных оно совсем иное: 8 : 1 или 10 : 1. Ткани животных, в отличие от растительных, не содержат ни структурных углеводов, ни волокнистых материалов, зато богаты жиром и особенно белком.

Как растительноядные животные, потребляющие живые растения, так и бактерии, грибы и детритофаги, потребляющие отмершие растения, используют пищевой ресурс, изобилующий углеродом, но бедный белком. Большая часть энергетических потребностей плотоядных организмов удовлетворяется за счет содержащихся в их добыче белков и жиров, поэтому основные продукты выделения плотоядных – это соединения азота.

Полифагия, олигофагия, монофагия и их роль в эволюции. Среди консументов встречаются «универсалы» (полифаги): они потребляют добычу самых разнообразных видов (впрочем, по степени «приемлемости» различные

пищевые объекты часто неодинаковы и располагаются в определенном порядке). Бывает и так, что консумент специализируется на вполне определенных частях тела своих жертв, но жертвы при этом могут принадлежать к множеству различных видов. Такое явление наиболее обычно среди растительноядных животных. Например, многие птицы специализируются на питании семенами, но при этом редко ограничиваются семенами лишь вполне определенных растений. Многие пастбищные животные специализируются на питании листьями, а корней, как правило, не трогают; а вот некоторые круглые черви (нематоды) и личинки некоторых жуков – специализированные ризофаги: они поедают корни различных растений, но не причиняют вреда листьям. Такие консументы имеются и среди зоофагов. Некоторые рыбы из семейства цихлид замечательны тем, что специализируются на питании чешуей других рыб.

Олигофаги питаются немногочисленными видами корма, относящимися к близким родам. Наконец, консументы могут специализироваться на питании организмами одного-единственного вида или очень немногих близкородственных видов; таких потребителей называют *монофагами*. Примеры монофагов – гусеницы киноварной моли (поедающие листья, бутоны и самые молодые побеги растений), гусеницы и личинки дубовых галлиц.

Спектры питания и их ширина. Исходя из широты спектра питания, набора потребляемых кормов, консументов подразделяют на *специалистов* (в широком смысле это монофаги и олигофаги) и *универсалов* (полифаги). Очевидно, что спектр питания универсалов гораздо более широк, чем у специалистов.

Спектр достаточно различен даже у близкородственных видов и не является некоторой постоянной величиной. Во многом он зависит от целого ряда факторов среды, таких как температурные условия, доступность пищи в разные периоды года, размножение консументов и др. Так, у двух близкородственных видов – американской норки и выдры, ведущих околотоводный способ жизни, спектры питания существенно различаются.

У первого вида в рационе равномерно представлены рыбы, мелкие млекопитающие и амфибии, тогда как у второго рацион на 70 % состоит только из рыбы.

Чем уже спектр потребляемых организмом пищевых ресурсов, тем теснее должна быть пространственная связь этого организма со скоплениями его ресурсов или же тем больше должны быть затраты времени и энергии на поиски необходимых ресурсов среди многих других. Специализация иногда закрепляется особыми структурами – прежде всего ротовыми частями, наделяющими их обладателей возможностью эффективно использовать ресурс.

Наличие и доступность многих пищевых ресурсов зависят от времени года. Хорошим примером могут служить заросли дикой малины где-нибудь в лесу умеренного пояса. Зимой растения малины представляют собой скопление мелких сучьев, но весной на них во множестве появляются молодые, богатые белком почки и свежие листья. Зацветание влечет за собой кратковременное выделение нектара, а нектар – это совершенно новый ресурс, существующий,

правда, лишь во время цветения. Со временем завязываются плоды, и плоды эти, созревающие и созревшие, представляют собой новый обильный кладезь ресурсов.

Ранжированное и сбалансированное предпочтение. Пищевое предпочтение можно рассматривать с двух точек зрения. Во-первых, с точки зрения предпочтения объектов, которые обладают *наибольшей пищевой ценностью* среди доступных, во-вторых, с точки зрения предпочтения объектов, составляющих *существенную часть* смешанной и сбалансированной диеты. В соответствии с этим различают ранжированную и сбалансированную диеты, а также ранжированное и сбалансированное предпочтение.

Ранжированное предпочтение обычно наиболее четко выражено у истинных хищников. Для многих животных потребности могут быть удовлетворены только в результате поедания большого количества пищи, для того чтобы получить большой запас питательных веществ, или в результате поедания разнообразной пищи в сочетании, соответствующем потребностям консумента. В действительности многие животные ведут себя и тем и другим образом. Они избирательно потребляют пищу обычно высокого качества, сводя к минимуму общее выедание, но также выбирают объекты для удовлетворения специфических потребностей.

Сбалансированное предпочтение также встречается довольно часто. Так, например, брюхоногий моллюск морское блюдечко выбирает в качестве объектов питания два вида обрастающих микроводорослей. Почти независимо от того, в какой пропорции эти объекты находятся в среде, пища моллюсков состоит на 60 % из водорослей одного вида и на 40 % – другого.

Смешанная диета предпочтительнее еще и по двум другим важным причинам. Во-первых, хищник может потреблять пищевые объекты низкого качества просто потому, что, поедая их по мере обнаружения, он получает больше энергии, чем если бы игнорировал их и продолжал поиск.

Во-вторых, пища каждого типа может содержать разные нежелательные ядовитые примеси и благодаря смешанному питанию консумент поддерживает концентрацию этих примесей в допустимых пределах.

Переключение. Предпочтение, проявляемое многими консументами, отличается постоянством, оно сохраняется независимо от относительной доступности альтернативных видов пищи. Но многие животные переключают предпочтение, так что пищевые объекты потребляются непропорционально часто, когда они многочисленны, и непропорционально избегаются, когда они редки.

Существует ряд ситуаций, в которых может возникать переключение. По-видимому, чаще всего оно имеет место в том случае, когда разные типы жертв находятся в разных микроместообитаниях и консументы сосредоточивают свое внимание на более выгодном микроместообитании.

Переключение может также происходить, когда у консумента появляется способность более эффективно потреблять более обильную пищу.

Переключение может происходить и в результате формирования у консумента «специфического образа искомого» для наиболее обильного вида

корма. Переключение в популяции часто происходит не вследствие постепенного изменения предпочтения у отдельных особей консумента, а благодаря изменению доли специалистов.

Пищевое предпочтение. Избирательность питания и коэффициенты элективности. Животное проявляет предпочтение к данному типу пищи, если доля этого типа пищи в рационе животного выше, чем в среде. Следовательно, чтобы измерить пищевое предпочтение в естественных условиях, необходимо не только изучить состав пищи животного, но также оценить «доступность» разных типов нищи. Предпочтение определяется путем сравнения съеденной пищи с доступной.

В настоящее время используется не менее 25 различных способов количественной оценки избирательности питания животных. Основные показатели элективности и формулы для их расчета приведены ниже. Каждому из индексов присущи свои особенности, достоинства и недостатки, ограничивающие пределы их применимости.

$$\text{Индекс Шорыгина } I = r_i / p_i,$$

r_i – доля корма в рационе животного, p_i – доля корма в среде. Диапазон изменений индекса – от 0 до ∞ . Значение индекса при безвыборочном питании = 1.

$$\text{Индекс Ивлева } E_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i).$$

Диапазон изменений индекса – от -1 до $+1$. Значение индекса при безвыборочном питании = 0.

Индекс Шорыгина (отношение доли данного типа корма в рационе животного к его доле в среде) часто привлекал исследователей своей простотой. Чтобы избежать асимметрии даваемых им оценок (от 0 до 1 при избегании корма, от 1 до ∞ при его предпочтении) было предложено использовать логарифмы значений этого показателя.

В отличие от предыдущего, индекс Ивлева ограничен сверху и снизу, изменяясь от -1 до $+1$. Благодаря своей наглядности он получил очень широкое распространение, в том числе при изучении биологии хищников.

Рассчитанные значения индексов Шорыгина и Ивлева дают представление об элективности потребления корма лишь при определенном соотношении относительного обилия его компонентов. При изменении этого соотношения показатели станут иными, хотя пищевое поведение хищника останется постоянным.

Ширина спектра питания и эволюция. Первый шаг к пониманию закономерностей изменчивости в ширине спектра питания может быть сделан при рассмотрении эволюции хищников и их жертв. Влияние хищника на эволюцию жертвы можно усмотреть в таких свойствах жертвы, как неприятные на вкус или ядовитые листья многих растений, колючки ежевики или покровительственная окраска многих насекомых. Эти примеры специализации ясно показывают, что нет хищников, которые способны потреблять все типы жертв. Следовательно, эволюция часто ведет к ограничению диеты.

Наиболее ограниченной диета, как правило, бывает в тех случаях, когда жизнедеятельность хищника тесно связана с жизнедеятельностью его жертвы или хозяина и когда отдельная особь хищника имеет дело с одной жертвой. Паразиты и паразитические фитофаги часто специализируются на одном или очень немногих видах хозяев, потому что их существование очень сильно зависит от организма хозяина.

Такая специализация повышает эффективность питания видов-специалистов и, по крайней мере, частично позволяет им уйти от межвидовой конкуренции.

Вместе с тем полифагия также дает определенные преимущества. Консумент может составить себе сбалансированную диету, подбирая ее из ряда различных кормовых объектов, и может поддерживать этот баланс, меняя предпочтение в зависимости от изменяющихся условий. Такая диета позволяет также избегать потребления большого количества токсинов, которые могут вырабатываться одним из видов жертв. Кроме того, полифаг легко находит корм, затраты на поиск обычно невелики, и отдельные особи редко голодают из-за того, что обилие одного из видов пищи колеблется.

Определенные пары видов хищник – жертва не только эволюционируют, но и *коэволюционируют*. Другими словами, происходит некая эволюционная «гонка вооружения», в результате которой за каждым усовершенствованием охотничьих способностей хищника следует усовершенствование способностей жертвы избегать хищника или быть устойчивой к его воздействию; это в свою очередь вызывает дальнейшее усовершенствование способностей хищника и т. д.

Теория оптимального добывания пищи. Несмотря на «конструктивные» ограничения, большинство животных имеют возможность потреблять более широкий набор кормовых объектов, чем они потребляют на самом деле. Другими словами, эволюция приводит к таким стратегиям добывания пищи, в соответствии с которыми животные потребляют более узкий набор кормовых объектов, чем тот, который они способны потреблять с учетом морфологических ограничений. Пытаясь понять причины, определяющие фактический состав диеты консумента в пределах широкого потенциального диапазона, экологи все больше обращаются к теории оптимального добывания пищи.

Цель теории оптимального добывания пищи состоит в том, чтобы предсказать пицедобывательную стратегию, которую можно ожидать в определенных условиях.

В общем эта теория дает такие прогнозы на основе ряда следующих допущений.

1. Характер пицедобывательного поведения, которое в настоящий момент проявляют животные, будет таким, которому благоприятствовал естественный отбор, и это будет такое поведение, которое в наибольшей степени повышает приспособленность животного.

2. Высокая степень приспособленности достигается благодаря высокой чистой скорости получения энергии (т. е. валовое получение энергии минус энергетические затраты на ее добывание).

Интересующее нас животное должно находиться в среде, соответствующей его пищедобывательному поведению; это или природные условия, очень близкие к тем, в которых животные эволюционировали, или экспериментальная обстановка, сходная по важным характеристикам с природными условиями.

Эти допущения не всегда можно принять. Во-первых, в большей степени, чем оптимальное добывание пищи, на приспособленность могут влиять другие стороны поведения организма. Например, для животных может быть настолько важно избежать встречи с хищниками, что они питаются в том месте и в то время, где вероятность нападения хищника ниже; вследствие этого они добывают пищу менее эффективно, чем могли бы. Во-вторых, и это особенно важно, для многих консументов (особенно растительных и всеядных) эффективное получение энергии может быть не столь существенно, как получение некоторых других компонентов пищи (например, азота); может быть и так, что для животного важнее всего получать смешанную и сбалансированную пищу.

Обычно прогнозы пищедобывательного поведения, сделанные в соответствии с теорией оптимального добывания пищи, основаны на математических моделях, разработанных экологами-теоретиками. Отсюда возникает вопрос: необходимо ли реальному добывающему себе пищу животному быть таким же всеведущим и математически подготовленным для того, чтобы выбрать соответствующую оптимальную стратегию? Конечно же, нет. В теории просто говорится о том, что если существует такой хищник, который каким-то образом (любым образом) совершает правильные действия при соответствующих обстоятельствах, то этому хищнику будет благоприятствовать естественный отбор. Он будет экономно использовать пищу и получать энергию и благодаря этому будет иметь достаточно времени и энергии для успешного размножения. В конечном счете он оставит более многочисленное потомство, чем другие хищники; и если его способности наследуются, то в ходе эволюции они должны распространиться во всей популяции.

Теория оптимального добывания пищи не указывает нам точно, как добывающий пищу хищник должен принимать правильные решения, и от него не требуется выполнения расчетов, подобных тем, которые делает исследователь с помощью модели.

Неравномерное распределение пищи. Кормовые пятна. Все животные живут в неоднородной среде, и их корм распределен неравномерно. *Кормовыми пятнами* могут быть естественные дискретные физические объекты: для питающейся плодами птицы таким пятном является усыпанный ягодами куст, а покрытый тлями лист – это кормовое пятно для божьей коровки.

Но «пятном» может считаться и произвольно выбранный участок в среде, которая на первый взгляд однородна; болотная птица, кормящаяся на песчаном

побережье, может воспринимать разные участки площадью в 10 м² как кормовые пятна с разной плотностью червей. Но в любом случае пятно следует определять с точки зрения конкретного консумента. Если для божьей коровки и один лист представляет собой кормовое пятно, то для более крупной и подвижной насекомоядной птицы более подходящим пятном является участок кроны размером в квадратный метр или даже все дерево.

Консументы выбирают такие местообитания, в которых есть пригодная для них пища. Но даже в пределах этих местообитаний пища распределена неравномерно, и, как правило, животные предпочитают определенные кормовые пятна. В основе этого предпочтения может быть качество корма; например, заяц-беляк в большей степени выедает вереск на тех участках, где он содержит больше азота. Но, кроме того, выбор кормовых пятен может быть связан с избеганием давления хищников или паразитоидов или с поиском укрытий от неблагоприятных погодных условий.

Пятнистая среда может быть подразделена на два типа: гомогенная (тонкодисперсная) и гетерогенная (грубодисперсная) среда. Соответственно существует *тонкодисперсный* и *грубодисперсный* способы использования ресурса. При тонкодисперсном способе использование ресурсов происходит в тех отношениях, в которых они представлены (нет предпочтения), при грубодисперсном – консумент проводит разное количество времени в разных пятнах (есть предпочтение).

Животные, у которых частота столкновений с жертвой пропорциональна частоте встречаемости жертвы, благодаря выборочному потреблению могут использовать тонкодисперсную среду грубодисперсным способом. Тонкодисперсное использование среды происходит, когда размер пятен невелик по сравнению с собственными размерами животных. При прочих равных условиях крупные животные оказываются в более тонкодисперсном мире, чем мелкие.

Преимущества, получаемые хищником, который больше времени проводит в высококормных пятнах, очевидны. Однако детальное изучение времени пребывания в различных кормовых пятнах представляет собой сложную задачу, поскольку это время зависит от точной оценки различий в выгодности (кормности) пятен, средней выгодности среды в целом, расстояния между пятнами и т. д.

Е. Л. Чарнов, Г. А. Паркер и Р. А. Стюарт (1976) предложили модели, позволяющие предсказать поведение консумента, питающегося оптимально в таких ситуациях. Было показано, что оптимальное время пребывания в кормовом пятне должно определяться исходя из скорости получения энергии хищником в тот момент, когда он покидает пятно («пороговая ценность» пятна). Чарнов назвал этот результат *«теоремой о пороговой ценности»*. Предложенные модели были выражены в математической форме, но их наиболее важные особенности заключаются в следующем.

Питающийся оптимально хищник должен в течение периода добывания пищи максимизировать общую скорость получения энергии. При этом хищник будет максимизировать среднюю скорость получения энергии в целом за

период питания. На самом деле получаемая энергия поступает неравномерно, потому что пища распределена отдельными пятнами, и вследствие этого хищник будет периодически перемещаться от пятна к пятну; во время перемещения он не получает энергию. Но как только он окажется в кормовом пятне, он будет получать энергию в соответствии со следующей зависимостью.

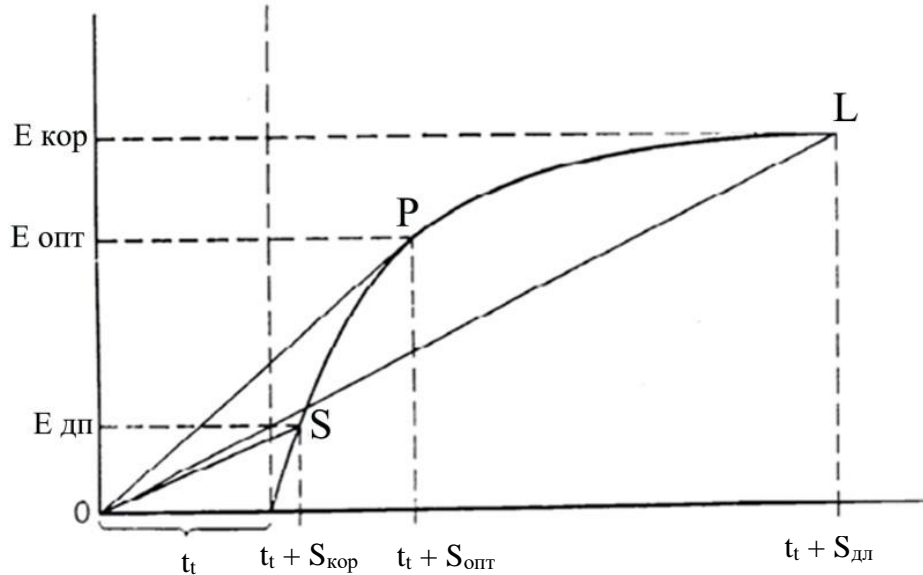


Рисунок 1.2.2 – Выбор возможностей для хищника

На рисунке 1.2.2 сплошная кривая представляет собой совокупную энергию, полученную в пятне средней продуктивности, а t_t — среднее время перемещения от одного пятна к другому. Скорость получения энергии (которая должна быть максимизирована) — это количество полученной энергии, отнесенное к общему времени, т. е. наклон отрезка, проведенного из начала координат до пересечения с кривой. Как кратковременное [наклон = $E_{\text{кр}} / (t_t + S_{\text{кр}})$], так и длительное [наклон = $E_{\text{дл}} / (t_t + S_{\text{дл}})$] пребывания хищника в кормовом пятне приводят к более низкой скорости получения энергии (меньше наклон), чем промежуточная продолжительность ($S_{\text{опт}}$), которой соответствует линия, касательная к кривой. Поэтому $S_{\text{опт}}$ — это оптимальное время пребывания в пятне, обеспечивающее максимальную скорость получения энергии. Хищник должен покидать все пятна при одной и той же скорости получения энергии (наклон линии OP). Малопродуктивные кормовые пятна будут оставлены хищником через более короткое время, чем высокопродуктивные.

Вначале скорость получения энергии будет высока, но со временем, по мере истощения ресурса, скорость ее постепенно снижается. В качестве примера рассмотрим консумента, который питается в среде, где пища распределена неравномерно и отдельные кормовые пятна имеют большую пищевую ценность, чем другие.

Среднее время перехода от пятна к пятну примем равным t_t . Этот промежуток, следовательно, является тем временем, через которое консумент может в среднем обнаружить очередное кормовое пятно, после того как он

покинул предыдущие. Представим, что консумент добрался до некоторого *среднего* для данных условий кормового пятна, и, следовательно, питается в соответствии со средней кривой выедания.

Для того чтобы добывать пищу оптимально, консумент должен максимизировать свою скорость получения энергии не только за период пребывания в кормовом пятне (S), но и за весь период с момента ухода из последнего пятна (т. е. $t_f + S$).

Если консумент быстро покинет кормовое пятно, то этот период будет коротким и он, соответственно, получит мало энергии. Вместе с тем если консумент задержится в пятне надолго, то он получит гораздо больше энергии, но в целом скорость получения изменится мало. Следовательно, задача для консумента состоит в том, чтобы максимизировать скорость получения энергии за период $t_f + S$.

Е. Л. Чарнов, Г. А. Паркер и Р. А. Стюарт (1976) обнаружили, что консумент с оптимальным поведением должен покидать все кормовые пятна независимо от их выгодности при *одной и той же* скорости потребления пищи (т. е. при постоянной «пороговой ценности»).

Из модели следует, что оптимальное время пребывания должно быть больше в более продуктивных пятнах. Кроме того, для наименее продуктивных пятен время пребывания должно равняться нулю. Из модели также следует, что все пятна должны использоваться до такой степени, что конечная скорость потребления в каждом из них будет одинаковой (т. е. «пороговая ценность» каждого пятна будет одной и той же). Время пребывания в пятне должно быть более продолжительным в условиях, когда переход от одного пятна к другому занимает больше времени; время пребывания в кормовом пятне должно быть больше в среде, которая в целом менее продуктивна.

В действительности теорема о пороговой ценности весьма относительна, потому что кроме времени на питание хищник тратит время и на другие действия. Кроме того, теорема не учитывает поведенческие реакции.

Агрегирующий ответ потребителей и стабилизирующее влияние частично убежища на популяции потребителей и их жертв. Лучше всего подкреплены данными те случаи предпочтения кормовых пятен, когда эти пятна различаются по *плотности* находящихся на них пищевых объектов. Это явление известно как *агрегирующий ответ* со стороны консументов, поскольку одно из его последствий – склонность животных скапливаться в участках с высокой плотностью жертв.

Агрегирующие ответы выражаются в том, что консументы предпочитают пятна с высокой плотностью пищи и благодаря этому скорость потребления пищи в этих пятнах высока. Кроме того, в пятнах, где консументы проводят большую часть времени, «жертвы», как правило, имеют наибольшую возможность подвергнуться нападению. Как следствие этого, жертвы в пятнах низкой плотности подвергаются нападению с очень низкой вероятностью, и, таким образом, разреженные пятна служат для популяции хозяев *частичным убежищем*.

Таким образом, частичные убежища встречаются (и возникает частичная защита) всякий раз, когда поражающий эффект хищников устойчиво неравномерно распределен среди пятен жертв. Чаще всего (но не всегда) относительно более защищенными оказываются те жертвы, которые находятся в пятнах с низкой плотностью.

Существование частичных убежищ при взаимодействии хищник – жертва ведет к стабилизации динамики численности популяций. Даже при высокой плотности популяции хищника некоторое число жертв остается нетронутым, что защищает популяцию жертвы от наиболее сильных воздействий хищника.

По мере увеличения плотности консументов скорость потребления пищи падает; именно этот зависящий от плотности эффект является фактором, стабилизирующим динамику взаимодействующих популяций. Этот эффект известен под названием *псевдоинтерференции*, потому что вытекает из зависимости (снижающаяся скорость потребления при увеличении плотности консументов), которую принято связывать с взаимной интерференцией консументов.

Таким образом, агрегирующие ответы консументов выражаются в том, что они предпочитают пятна с высокой плотностью пищи, и благодаря этому скорость потребления пищи в этих пятнах высока.

Среди растительноядных организмов простые агрегирующие ответы распространены гораздо реже, чем среди истинных хищников и паразитоидов. Так, например, капустная тля образует скопления на двух уровнях. Изолированные нимфы быстро собираются в большие группы на поверхности одного листа, а популяции на отдельном растении стремятся расположиться на отдельных листьях. Скопления на уровне целого растения можно наблюдать в тех случаях, когда бабочки нападают на кактусы опунции. Самки бабочек откладывают яйца кучками, по 70–90 яиц в каждой, и размещение групп яиц на растениях высоко агрегированное.

Существование скоплений растительноядных животных создает «частичные убежища» для растений таким же образом, как и агрегирующий ответ, т. е. вызывая неравномерное распространение поражающего эффекта. Если капустная тля нападает только на один лист четырехлистного растения капусты (что в действительности и происходит), то остальные три листа выживают, но если то же самое количество тлей равномерно распределится по четырем листьям, то все четыре листа будут уничтожены. Когда бабочка нападает на заросли опунции, «неожиданно» большое число растений остается неповрежденными. Агрегирующее поведение растительноядных насекомых обеспечивает защиту некоторому числу капустных листьев и растений опунции. Такие частичные убежища также способствуют поддержанию устойчивости динамики взаимодействующих популяций.

Идеальное свободное распределение: агрегация и интерференция. Взаимная интерференция потребителей и ее стабилизирующее значение. Существует три типа распределения консументов в среде: равномерное, случайное и агрегированное.

Для оценки распределения особей используют два показателя: относительную дисперсию (σ/m) и индекс агрегированности.

При $\sigma/m=1$, размещение особей случайно, т. е. подчиняется распределению Пуассона,

при $\sigma/m < 1$ распределение стремится к равномерному,

при $\sigma/m > 1$ – к агрегированному.

Консументы, по-видимому, стремятся к агрегированному распределению, т. е. будут концентрироваться в выгодных кормовых пятнах, где их ожидаемая скорость потребления пищи будет самой высокой. Мы знаем, что консументы склонны конкурировать и мешать друг другу, снижая тем самым скорость потребления пищи каждой особью. Из этого следует, что первоначально наиболее выгодные пятна очень быстро становятся менее выгодными, потому что привлекают много консументов. На самом деле может оказаться, что эти пятна с высокой плотностью жертвы менее выгодны, чем пятна с более низкой плотностью, с самого начала привлекающие меньшее количество консументов. Мы можем ожидать, что вследствие этого консументы будут перераспределяться более равномерно.

Было высказано предположение, что если консументы добывают пищу оптимальным способом, то процесс перераспределения будет продолжаться до тех пор, пока выгодность всех кормовых пятен не станет одинаковой. Это должно произойти потому, что до тех пор, пока существуют различия в выгодности кормовых пятен, консументы будут покидать менее выгодные пятна и переходить на более выгодные. Возникающее в результате этого процесса размещение С. Д. Фретуэлл и Х. Л. Лукас (1970) назвали *идеальным свободным размещением*.

Агрегирующие ответы и агрегированные размещения, которые рассматривались выше, являются результатом взаимодействия двух тенденций: с одной стороны, стремления консументов концентрироваться на участках с самой высокой плотностью жертв, а с другой – стремления

избежать кормовых пятен с высоким уровнем конкуренции и интерференции. Однако равновесие между основной тенденцией к образованию скоплений и избеганием конкуренции и интерференции не всегда проявляется в виде агрегированного распределения.

У некоторых консументов стремление избежать конкуренции и интерференции преобладает над привлекающим воздействием «лучших» кормовых пятен, и особи не только не образуют скоплений, но размещаются таким образом, что их распределение на самом деле оказывается даже *более равномерным*, чем было бы при случайном размещении по пятнам.

Если запасы пищи не ограничены, скорость ее потребления в расчете на одну особь при увеличении плотности консументов может снижаться за счет ряда взаимодействий, которые имеют общее название *взаимная интерференция*. *Интерференция* – непосредственное взаимодействие между консументами в процессе потребления пищи, приводящее к снижению скорости потребления пищи особями.

Взаимная интерференция может возникать в тех случаях, когда увеличение плотности консументов ведет к повышенной скорости эмиграции, или когда консументы крадут друг у друга пищу (как делают многие чайки), или когда жертвы реагируют на присутствие хищника и становятся менее уязвимыми. Однако во всех этих случаях эффект по сути один и тот же: в присутствии других консументов средняя скорость потребления пищи каждой особью понижается и с увеличением плотности популяции хищников этот эффект растет.

В единой форме можно выразить различные случаи взаимной интерференции. Для этого нужно рассчитать эффективность поиска консумента и в логарифмической шкале нанести ее против значений плотности. Графики имеют отрицательный наклон: эффективность поиска, а следовательно, и скорость потребления пищи особью с ростом плотности популяции консумента уменьшается. Коэффициент интерференции равен углу наклона (или тангенсу угла) прямой, связывающей эффективность поиска и плотность особей другого вида.

Ритмы питания. Животные не могут потреблять пищу непрерывно и с одинаковой скоростью. Существуют периоды более активного и менее активного потребления пищи, известные как *ритмы питания*. Ритмы питания подразделяются на *суточные, сезонные и репродуктивные*.

Яркие примеры *суточных ритмов* питания мы находим у большинство позвоночных животных, у которых максимальное потребление пищи происходит в светлое время суток, а в ночное время они менее активны или не потребляют пищу вообще. Для целого ряда видов возможна и обратная закономерность. Суточные ритмы питания могут быть связаны также с суточными миграциями животных.

Сезонные ритмы питания в умеренных широтах главным образом связаны с температурными условиями. Для большинства холоднокровных животных температура является крайне важным фактором, ограничивающим их активность, в том числе и в поиске пищи. В связи с этим в зимний период многие из них впадают в состояние диапаузы и не потребляют пищу вообще. Это же характерно и для гетеротермных консументов (например, медведя), которые либо впадают в спячку, либо их активность сведена к минимуму.

В тропиках сезонные ритмы питания связаны с периодами дождей и засухи. Многие из амфибий переживают период засухи, закапываясь в ил, а в период дождей проводят наиболее активную часть жизни.

Существуют также репродуктивные ритмы питания, связанные с периодом размножения и выкармливания молоди. Четкие репродуктивные ритмы питания существуют у птиц, когда потребление корма необходимо не только для поддержания собственной жизнедеятельности, но и для рожденного потомства.

У многих млекопитающих в период беременности самки потребляют гораздо меньшее количество пищи, чем в обычное время, а после рождения потомства пищевая активность резко возрастает. С одной стороны, это необходимо для компенсации энергетических потерь за время беременности, с другой – для выкармливания детенышей.

Из приведенных примеров следует обратить внимание на один крайне важный момент. Потребление пищи может происходить не только для удовлетворения собственных потребностей в энергии, но и для поддержания жизнедеятельности рожденного потомства. В конечном итоге для источника пищи не имеет значения на какие потребности уходит энергия, но это существенно для самого консумента.

Функциональные ответы и их типы. Одним из наиболее существенных обстоятельств, которое, безусловно, имеет важное значение для потребителя, является плотность пищи, поскольку, как правило, чем выше плотность пищи, тем больше животное ее съедает. Связь между скоростью потребления пищи отдельным консументом и ее плотностью известна под названием *функциональный ответ*.

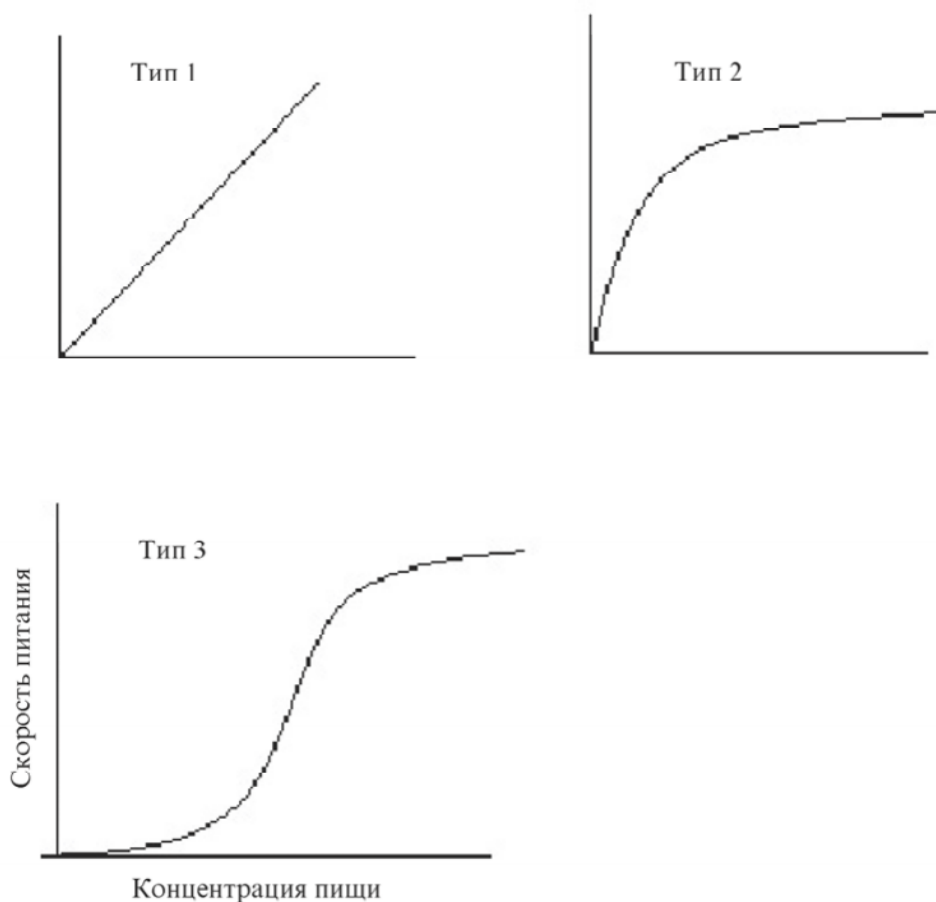


Рисунок 1.2.3 – Типы функциональных ответов по Холлингу

Впервые эта связь была установлена В. С. Ивлевым при изучении питания рыб. В дальнейшем, К.С. Холлингом (1959) в развитие работ В. С. Ивлева были выделены три «типа» функционального ответа (рис. 1.2.3).

Чаще всего наблюдается функциональный ответ типа 2, когда с увеличением плотности жертвы скорость потребления пищи возрастает; но постепенно этот рост замедляется до тех пор, пока кривая не достигнет

постоянного уровня, на котором скорость потребления поддерживается независимо от плотности жертвы.

Функциональный ответ типа 1. С увеличением плотности скорость потребления линейно растет, достигая максимального значения, а в дальнейшем независимо от увеличения плотности остается на максимальном уровне. Такая зависимость наблюдается у многих фильтраторов. Так, дрожжевые клетки извлекаются дафниями из постоянного объема воды, омывающей фильтрующий аппарат, а количество полученной пищи с ростом концентрации взвеси возрастает линейно. Однако при высокой концентрации клеток дафнии не в состоянии проглатывать (т. е. обрабатывать) все отфильтрованные частицы, и поэтому независимо от концентрации пищи они потребляли ее с постоянной скоростью (на постоянном уровне). Другими словами, при функциональном ответе типа 1 ниже максимального уровня потребления время обработки равно нулю.

Функциональный ответ типа 2. К. С. Холлинг для функционального ответа типа 2 предложил следующее объяснение. На обработку каждой жертвы консумент должен затратить определенное время (т. е. преследовать, поймать и съесть ее, а после этого подготовиться к дальнейшему поиску). По мере возрастания плотности жертв находить их становится все легче. Однако обработка каждой жертвы отнимает все то же время, и общее время, затраченное на обработку, составляет, таким образом, все большую часть времени консумента. Это продолжается до тех пор, пока при высокой плотности жертв консумент не будет тратить все свое время на их поедание. Следовательно, скорость питания постепенно достигает максимума (выходит на плато), определяемого максимальным числом периодов обработки жертв, которое может войти в общее время питания.

Функциональный ответ типа 3. Функциональный ответ типа 3 имеет вид S-образной кривой. При высокой плотности пищи он сходен с функциональным ответом типа 2; в обоих случаях объяснение одно и то же. Однако при низкой плотности пищи на кривой ответа типа 3 имеется участок ускоренного роста, на котором увеличение плотности пищи ведет к более быстрому, чем линейное, возрастанию скорости потребления.

Одним из важных способов, которым может быть получена кривая ответа типа 3, является переключение части консументов. И действительно, сходство между типом 2 и 3 легко заметно. Различие между ними заключается в том, что при обсуждении переключения основное внимание уделяется плотности данной жертвы *относительно* плотности альтернативной, тогда как функциональный ответ основан только на *абсолютной* плотности одного типа жертвы. Тем не менее на практике абсолютная и относительная плотности, по-видимому, тесно связаны, и, таким образом, переключение, вероятно, часто приводит к функциональному ответу типа 3.

Принято считать, что функциональный ответ типа 2 характерен для беспозвоночных животных, а типа 3 – для позвоночных; при этом подразумевалось, что изменения в поведении, связанные с ответом типа 3, свойственны главным образом позвоночным животным.

Разные типы функционального ответа по-разному влияют на динамику исследуемых популяций хищника и жертвы. Если по мере роста плотности пищи темп увеличения скорости потребления *снижается* (ответ типа 2, ответ типа 1 при достижении постоянной скорости и ответ типа 3 при высокой плотности пищи), то при высокой плотности популяция жертвы в меньшей степени подвержена влиянию хищника, чем при низкой. Такая обратная зависимость будет вести к дестабилизирующему воздействию на динамику популяций. С другой стороны, если темп увеличения скорости потребления с ростом плотности пищи *повышается* (ответ типа 3 при низких значениях плотности), то при высокой плотности популяции жертвы в большей степени подвергаются влиянию хищника, чем при низкой, и такая зависимость от плотности будет вести к стабилизации динамики взаимодействующих популяций.

Интенсивность питания и рацион. Рацион – это количество пищи, потребленное консументом за единицу времени. Величина рациона может быть выражена в различных единицах: экземплярах, весовых единицах, в калориях или единицах углерода. Для пересчета рациона из одних единиц в другие существуют специальные коэффициенты.

Величина рациона связана с массой тела животных и может быть выражена следующим уравнением:

$$C = a W^b,$$

где C – величина рациона, W – масса тела животного, a и b – коэффициенты.

Как следует из уравнения, чем больше весит консумент, тем больше пищи он может съесть.

Очень часто необходимо сравнить величины рациона различных консументов с разной массой тела. Очевидно, что количество пищи, потребленной в сутки мелким хищником (например, лаской), гораздо меньше, чем величина рациона крупного хищника (льва). Однако эти хищники сильно отличаются по своей массе тела. В этих случаях для сравнения используют не абсолютные величины рационов, а их значения относительно массы тела. Количество пищи, потребленной за единицу времени на единицу массы тела, называется *интенсивностью питания*.

Вернемся к нашему примеру со львом и лаской. Несмотря на то, что величина рациона льва несоизмеримо выше рациона ласки, интенсивность питания последней будет гораздо больше. В целом, для консументов характерна следующая закономерность: чем выше масса тела консумента, тем ниже интенсивность его питания. Данная закономерность вызвана тем, что расход энергии на дыхание (на единицу массы) у организмов с небольшой массой тела гораздо выше, чем у крупных животных. Соответственно, большой расход энергии требует и большего потребления пищи на единицу массы тела.

Рацион и интенсивность питания зависят от многих факторов среды. Для всех консументов при увеличении концентрации пищи параллельно до определенного предела возрастает и рацион. Для пойкилотермных животных

определяющую роль играет температура: с ее увеличением (до определенного предела) возрастает и рацион. Важными моментами также являются ритмы питания животных, процесс размножения и другие факторы.

1.2.4. Фитофаги

Консументы-фитофаги питаются растениями, т. е. продуцентами, организмами первого трофического уровня. С другой стороны, фитофаги могут классифицироваться и как хищники с пастбищным типом питания. В отличие от нападения плотоядных хищников нападение фитофагов может и не приводить к смерти жертвы.

Среди животных абсолютных фитофагов не существует, все они частично используют и животную пищу (например, жвачные переваривают часть своих протистов-симбионтов, северные олени едят иногда леммингов); но масса случайно поедаемых мелких животных (насекомых, простейших) чаще несопоставима с массой потребляемых фитофагами растений.

Проблема переваривания растительной пищи. Обилие связанного углерода в растительной массе означает, что она – потенциальный источник больших количеств энергии; большая часть этой энергии, однако, фитофагам недоступна (по крайней мере, прямо). Чтобы использовать энергетические ресурсы растений в полной мере, нужно обладать ферментами, способными расщеплять целлюлозу и лигнины. Целлюлазы есть у некоторых бактерий и у многих грибов; некоторые простейшие могут растворять целлюлозные клеточные стенки водорослей, проделывать в них ходы и добираться до содержимого. Богатый источник целлюлаз – слюнные железы улиток и слизней; полагают, что целлюлазами обладают и некоторые другие животные. И все же подавляющее большинство представителей как животного, так и растительного царства столь необходимых ферментов лишено. По этой причине ни растениям, ни фитофагам основной энергоноситель большинства растительных тканей в качестве непосредственного источника энергии недоступен. На все то, что живые существа могут делать, природа наложила множество ограничений. Одно из самых замечательных – неспособность большинства организмов обзавестись целлюлолитическими ферментами. Это паразитальная загадка эволюции.

У большинства животных целлюлаз нет, поэтому материал клеточных стенок растений препятствует доступу пищеварительных ферментов к клеточному содержимому. Пережевывание пищи травоядными млекопитающими и перетирание ее в мускульных желудках птиц (например, гусей) – это совершенно необходимые операции, предшествующие пищеварению: они нарушают целостность клеток растительного корма. Плотоядное же животное, напротив, может без особого опасения проглотить свою добычу, не жуя ее. Те организмы, которые обладают целлюлазами, получают доступ к такому пищевому ресурсу, за который они конкурируют исключительно между собой. Их жизнедеятельность вносит очень заметный и

неожиданный вклад в повышение доступности пищевых ресурсов для других организмов. Вклад этот двоякого рода.

1. В пищеварительном тракте травоядного животного может сложиться миниатюрная экосистема, в которой доступ целлюлолитических бактерий к материалу клеточных стенок особенно облегчен. Рубец или слепая кишка теплокровных животных – это своего рода культуральная камера с регулируемой температурой, в которую непрерывно поступают заранее измельченные (частично) клеточные стенки. Камера эта подобна хемостату на биохимическом заводе. Микробные целлюлазы – ферменты по преимуществу поверхностные, и тесное соприкосновение бактерий с пережеванной пищевой массой ускоряет расщепление материала клеточных стенок. У жвачных животных часть побочных продуктов этой бактериальной ферментации всасывается организмом хозяина.

2. При разложении частей растения их масса, содержащая много углерода, преобразуется в микробные клетки, содержащие сравнительно мало углерода: рост и размножение микроорганизмов лимитируются не углеродом, а другими ресурсами. Размножаясь на гниющих растительных остатках, микробы извлекают из окружающей среды азот и другие минеральные ресурсы и включают их в состав своих собственных клеток. Поэтому, а также потому, что микробные клетки легче переварить и усвоить, животные-детритофаги, вообще говоря, предпочитают поедать растительный детрит, обильно заселенный микроорганизмами. Но вот «с точки зрения» живого растения жизнедеятельность микроорганизмов в прилегающих участках почвы, наоборот, может возыметь последствия неблагоприятные. Включение в микробные клетки минеральных веществ приводит к тому, что доступность этих веществ понижается, и высшие растения, растущие по соседству, могут пострадать от минерального голодания. Явление это можно наблюдать после запахивания в почву соломы: почвенный азот становится недоступен посевам, и у них появляются признаки азотного голодания.

Различные ткани и органы растений настолько неодинаковы по своей питательной ценности, что не приходится удивляться тому, что мелкие фитофаги, как правило, специалисты. Специализируются они не только на растениях определенных видов и групп, но и на совершенно определенных частях тела растений: меристемах, листьях, корнях, стеблях и т. д. Чем мельче фитофаг, тем меньше и масштаб неоднородностей, на которых он может специализироваться. Крайние примеры такой специализации можно обнаружить среди личинок дубовых галлиц: личинки одних видов специализируются на питании молодыми листьями, личинки других – на питании старыми листьями; личинки некоторых видов кормятся исключительно вегетативными почками, личинки других видов – исключительно мужскими цветками, а третьих – тканями корня.

Наиболее полноценные в питательном отношении части тела растений – это семена. Они представляют собой богатейший источник углеводов, жиров, белков и минеральных веществ и тем самым обеспечивают пищу самых разнообразных фитофагов. Одно-единственное семя может составить

пожизненное пропитание для какого-нибудь жука-зерновки. В это семя (или на его поверхность) жук откладывает яйцо, и внутри того же самого семени личинка завершает развитие вплоть до окукливания. Может статься, однако, что то же самое зернышко составит лишь часть дневного пропитания птицы либо пополнит зимние запасы грызуна.

По ресурсам, которые они предлагают возможным потребителям, различные растения и различные их части иной раз очень сильно отличаются друг от друга, но вот состав тела различных фитофагов поразительно однообразен. Более того, по составу тела (в смысле содержания тех или иных элементов питания) травоядное животное мало отличается от плотоядного. Если дело только за тем, сколько в грамме корма содержится белка, углеводов, жиров, воды и минеральных солей, то выбор между гусеницами, треской, земляными червями, креветками и олениной очень и очень неширок.

Таким образом, проблема переваривания растительной пищи сводится главным образом к перевариванию целлюлозы. В результате этого в течение эволюции различные виды растительноядных животных выработали различные способы решения этой проблемы.

Усвояемость пищи. Все сказанное выше о проблеме переваривания различных видов пищи имеет принципиальное значение для ее усвоения стенками кишечника. Для расчета усвояемости пищи используют следующий показатель (коэффициент усвоения) ($1/U$), который равен отношению количества усвоенной пищи (A) к количеству съеденной (R):

$$1/U = A / R.$$

Вполне очевидно, что коэффициент усвоения растительной пищи должен быть значительно ниже, чем животной, так как первая содержит трудно перевариваемые вещества. Также очевидно, что чем больше процент трудно перевариваемых веществ в потребленной пище, тем меньше коэффициент ее усвоения. Многочисленные исследования коэффициента усвоения у различных видов животных показали, что его среднее значение для растительной пищи изменяется в пределах от 30 до 60 %. Для животной пищи величина коэффициента усвояемости выше: от 60 до 90 %.

Все методы определения усвояемости корма можно разделить на две группы: прямые и расчетные. К прямым методам относятся:

- метод Р. Коновера (1962) – основан на определении соотношения минеральной фракции в потребляемом корме и фекалиях при условии, что минеральная фракция не усваивается;
- метод Е. А. Цихон-Луканиной (1968) – основан на определении соотношения калорийности съеденной пищи и калорийности фекалий;
- радиоуглеродный метод – основан на определении соотношения количества изотопа C^{14} в пище и фекалиях с учетом потери радиоуглеродной метки в процессе дыхания (выделения CO_2).

К расчетным методам относится определение усвояемости исходя из балансового уравнения. Если известны величины рациона и ассимиляции, то коэффициент усвоения рассчитывается из приведенной выше формулы.

Защита от поедания хищниками и компенсационные реакции у растений. До сих пор мы обсуждали достоинства тех или иных пищевых ресурсов лишь с точки зрения их питательных свойств; эти свойства, разумеется, имеют для потенциального потребителя огромное значение. Однако вступят ли данный потребитель и данный ресурс во взаимодействие, зависит не только от питательных свойств ресурса. Существенную роль играет еще и то, насколько этот ресурс защищен. Выделение потенциальной жертвой части своих ресурсов на нужды обороны не только снижает их долю, которая может быть направлена на размножение, но и изменяет питательные свойства жертвы: «средства защиты» порой оказывают сильнейшее влияние на потенциальную пищевую ценность объекта питания.

Любой организм в принципе может быть кем-то съеден; при этом любой организм «заинтересован» в том, чтобы остаться в живых, поскольку в таком случае он скорее всего оставит больше потомков, т. е. приобретет большую приспособленность (в эволюционном смысле). Неудивительно, что живые существа обзавелись физическими, химическими, морфологическими и (или) поведенческими средствами защиты от нападения и поедания. Назначение средств защиты – понизить вероятность встречи с пожирателем и (или) повысить вероятность выживания, коль скоро такая встреча произойдет.

Колючки и шипы могут служить эффективным средством отпугивания. Для многих мелких зоопланктонных беспозвоночных, живущих в толще озерной воды (в их числе – коловраток и дафний), характерна удивительная изменчивость по таким признакам, как наличие или размеры шипов, гребней и прочих наружных придатков. Как выяснилось, придатки эти понижают уязвимость планктонных животных по отношению к хищникам.

Поверхность многих растений бывает покрыта эпидермальными волосками (трихомами). У некоторых растений трихомы образуют оболочку и превращаются в прочные крючья или колючки.

Существует и арсенал химической защиты. Растительное царство изобилует веществами, которые в «нормальных» биохимических превращениях, по-видимому, не участвуют. Эти «вторичные» метаболиты очень разнообразны: от простых химических соединений вроде щавелевой и синильной кислот до гораздо более сложных гликозидов, алкалоидов, терпеноидов, сапонинов, флавоноидов и таннинов. Веществам этим принято приписывать оборонительную роль. В первом приближении «вредные» вещества растений распадаются на два типа: вещества токсичные («качественные»), ядовитые даже в малых дозах, и вещества, препятствующие усвоению пищи.

Ко второму типу принадлежат, например, таннины. Таннины химически связываются с белками и делают содержащие их ткани (например, ткани зрелых дубовых листьев) сравнительно трудно перевариваемыми. К веществам первого типа можно отнести цианогены. Сила их действия прямо пропорциональна их концентрации. С повышением концентрации они оказывают все более губительное действие на фитофагов. Животное иногда в состоянии снизить вероятность обнаружения его хищником: оно может быть

окрашено под цвет фона, может нести на себе рисунок или узор, скрадывающий очертания его тела, или напоминать какой-нибудь часто встречающийся в местах его обитания несъедобный предмет. Данное явление называется криптизмом.

Если криптизм как оборонительная стратегия чаще встречается у организмов, вполне съедобных, то животные ядовитые (или опасные в иных отношениях) часто как будто привлекают внимание к этому обстоятельству своей яркой, бросающейся в глаза окраской или броским рисунком (узором). Явление это называется апосематизмом, а о таких животных говорят, что они окрашены апосематически.

Бабочка данаида окрашена апосематически, как и ее гусеница, которая на самом-то деле и заимствует из пищи защитные сердечные гликозиды. Единственная попытка съесть такую бабочку птице настолько памятна, что других подобных бабочек птица впоследствии в течение известного времени избегает. Ясно, что остальные данаиды приобретут известные преимущества лишь в том случае, если они будут похожи на тех, которых птицы уже отведали (и убили).

Если неприятная на вкус жертва будет запомнена, то немедленно возникает возможность «обмана» хищника организмами других видов. В самом деле, если добыча съедобная (имитатор) будет внешне напоминать несъедобную (модель), то она будет обладать явным селективным преимуществом. Явление это широко распространено и называется бейтсовской мимикрией. Это не криптизм, поскольку вместо того, чтобы оставаться незаметным, имитатор заявляет о себе открыто и едва ли будет обойден вниманием хищника. Имаго ленточника, будучи вполне съедобным, имитирует отвратительную на вкус данаиду, и голубая сойка, научившаяся избегать данаид, не будет беспокоить и ленточников. Весьма любопытно, что несъедобная гусеница данаиды, как и имаго, окрашена апосематически, тогда как съедобная гусеница съедобного ленточника обладает покровительственной (криптической) окраской и похожа на кусочек птичьего помета.

Другие животные ведут себя так, будто пытаются уйти от опасности с помощью «угрожающего поведения». Пример такого поведения – «реакция испуга» у бабочек, неожиданно показывающих пятна-глаза на крыльях. Есть и другие примеры. Африканский дикобраз, когда ему угрожает опасность, гремит своими иглами, а скунс – поднимает хвост трубой и топчет лапами.

Указанные взаимоотношения можно представить себе как непрерывное и продолжительное эволюционное взаимодействие, подобное тому, что имеет место между двумя противоборствующими армиями, когда одна из них разрабатывает все новые и новые средства нападения, а другая – все новые и новые средства защиты. В подобных случаях действует обоюдное эволюционное давление, ставящее эволюцию каждого из взаимодействующих таксонов в частичную зависимость от эволюции другого. Взаимодействие такого типа называют коэволюцией (сопряженной эволюцией).

Таким образом, существуют различные способы защиты: механическая (колючки, шипы, оболочки), химическая (цианогены, таннины и др.) и

приспособления, связанные с внешним строением и окраской тела. Конечная цель средств защиты – снизить вероятность встречи с хищником или повысить вероятность выживания, если такая встреча произойдет.

Влияние фитофагов на жертву зависит от того, в какой период жизненного цикла происходит нападение и какие части жертвы подвергаются нападению. Это положение чрезвычайно важно, так как последствия воздействия фитофагов на жертву могут быть так же чрезвычайно разнообразны, как и реакция самих жертв.

Отдельные растения могут компенсировать влияние растительноядных организмов различными способами. Во-первых, удаление листьев с растения может уменьшить затенение других листьев и вследствие этого привести к повышению у них интенсивности фотосинтеза. Во-вторых, сразу после повреждения растительноядным животным компенсаторная реакция многих растений выражается в использовании углеводов, запасенных в разных тканях и органах.

Под воздействием растительноядных организмов часто также изменяется распределение ассимилятов в растении; при этом, по-видимому, их соотношение в корнях и побегах остается на постоянном уровне. Если с побегов удалить листья, то повышается доля чистой продукции, поступающая в побеги, а если повредить корни, то возрастающий поток вещества направляется к ним.

Другим способом, с помощью которого растение компенсирует последствия воздействия растительноядного организма, является увеличение интенсивности фотосинтеза в расчете на единицу площади оставшихся листьев. Компенсирующее увеличение фотосинтеза также может наблюдаться при образовании новых «запасающих частей», как в том случае, когда сосущие насекомые, такие как тли, потребляют огромное количество углеводов. Однако если запасающие ткани разрушены растительноядными организмами, то фотосинтез может уменьшиться.

Итак, ясно, что отдельные растения компенсируют влияние растительноядных организмов разными способами. Однако полная компенсация происходит редко. Обычно растения все же повреждаются растительноядными организмами, даже несмотря на то, что компенсаторные реакции направлены на нейтрализацию вредного воздействия. Кроме того, как мы увидим в дальнейшем, существует много случаев, в которых эффекты растительноядности выражены сильнее, чем может показаться на первый взгляд.

Непропорциональные воздействия консументов на растения. Одним из наиболее ярко выраженных случаев, когда удаление небольшой части растения оказывает непропорционально сильное воздействие, является кольцевое сдираание коры козами, белками, кроликами, полевками и овцами. Таким способом эти вредители часто уничтожают молодые деревья на лесных плантациях, удаляя лишь очень небольшую часть тканей. Слизни, которые питаются поверхностными тканями растений, также могут наносить гораздо

большой вред молодым травянистым растениям, чем можно было бы ожидать, если учитывать только количество съеденного материала.

Являясь переносчиками фитопатогенов, растительноядные животные тем самым также оказывают на растения сильное вредное воздействие: не столь важно то, что они забирают у растения, важнее то, что они ему передают.

Возможно, что влияние растительноядных организмов на растения оказывается сильнее, чем это кажется на первый взгляд, в результате взаимодействия эффектов, обусловленных повреждением фитофагами и конкуренцией между растениями. Так, вполне умеренный уровень выедания в комбинации с конкурентными взаимодействиями может оказывать сильное и часто губительное влияние на растения.

И наконец, степень воздействия растительноядных организмов может недооцениваться потому, что они потребляют сок или ксилему, не нанося при этом заметных физических повреждений растению. Поражение тлями приводит к фактическому прекращению роста корней растений, а это в свою очередь отражается на приросте биомассы.

Таким образом, даже незначительные на первый взгляд повреждения растений фитофагами могут приводить к достаточно существенным эффектам и даже гибели растений.

Защитные реакции у растений. Одна из реакций растений на воздействие растительноядных организмов – инициация или усиление образования защитных структур и химических соединений. Это требует от растения дополнительных затрат, но зато оно получает выигрыш от снижения последующего пресса растительноядных организмов. Шипы на ежевике, которую объедает крупный рогатый окот, отрастают более длинными и острыми, чем на соседних неповрежденных растениях. Кроме того, реакции растения обычно приводят к уменьшению эффекта от последующих нападений на него. Например, после дефолиации лиственницы лиственничной молью выживаемость и плодовитость бабочек в течение последующих 4–5 лет понизились в результате замедленного образования листьев, их повышенной жесткости, возросшей концентрации волокон и смолы и пониженного содержания азота.

Как правило, растительноядные организмы чаще всего повышают чувствительность растений к факторам смертности, чем сами непосредственно убивают растение. Однако потеря листьев несколько раз подряд может очень сильно повлиять на растение. Так, однократное уничтожение листьев дуба гусеницами приводит только к 5 %-й смертности, но трехкратная сильная дефолиация вызывает увеличение смертности до 80 %.

Для того чтобы уничтожить проросток – еще не окрепшее растение, у которого возможности компенсировать вредные воздействия развиты слабо, бывает достаточным даже однократного нападения. Совершенно очевидно, что повреждение семян оказывает еще более выраженное вредное воздействие на будущие растения.

Изменение плодовитости растения в результате повреждения их растительноядными организмами до некоторой степени отражает воздействие

этих организмов на рост растений: более мелкие растения дают меньше семян. Но влияние растительноядных организмов на плодовитость этим не ограничивается. Одной из наиболее распространенных реакций растения на повреждение растительноядными животными является задержка цветения. В пределах сезона эта задержка может принести особенно большой ущерб, если она приводит к снижению частоты контактов с опылителями в конце периода вегетации или повышает вероятность подвергнуться воздействию морозов.

Обычно степень влияния дефолиации на плодовитость растения существенно зависит от времени, когда она произошла. Если удалить листья, до того как сформировались цветки, то степень снижения плодовитости в основном определяется способностью растения к компенсации. Ранняя дефолиация растения с последующим восстановлением листьев оказывает незначительное влияние на плодовитость, но там, где дефолиация происходит позднее или где листья вырастают одновременно, цветение будет подавлено или даже полностью прекратится. Поедание плодов занимает одну часть спектра разнообразных воздействий, которые растительноядные животные оказывают на растения. Воздействия на растения хищников с пастбищным типом питания и паразитов чрезвычайно многообразны и часто сложны для анализа, особенно если учесть реакции на эти воздействия растений. Однако в целом остается справедливым утверждение о том, что растительноядные животные приносят растениям вред.

Фитофаги – фильтраторы и седиментаторы. Для наземных экосистем характерны фитофаги с пастбищным типом питания. Иная ситуация складывается в водных экосистемах, где преобладают фитофаги с фильтрационным или седиментационным типом питания. Основным источником их пищи – планктонные водоросли. Фильтрация заключается в пропускании потока воды через отсеживающие устройства с последующим поеданием задержанного на них пищевого материала. Седиментация достигается созданием условий для оседания взвешенных частиц на те или иные поверхности. Очень часто фильтрация и седиментация комбинируются. Отфильтровывание пищи из воды может быть пассивным и активным. В первом случае животные отфильтровывают пищу, приносимую естественным током воды, во втором – активно фильтруют воду. Часто фильтрация служит одновременно для питания и дыхания. К пассивным фильтраторам относятся многие бентосные организмы, к активным – планктонные. Осаждение пищевой взвеси (седиментация) наблюдается у самых различных водных животных. Из простейших к седиментаторам относятся многие инфузории, жгутиковые и коловратки.

Исключительно за счет седиментации пищевого материала живут губки. У коловраток пища осаждается потоком воды, который создается коловратательным аппаратом. Многие сидячие черви, мшанки, плеченогие осаждают пищевую взвесь движением щупалец. У морских лилий, некоторых морских ежей и большинства гидроидов пищевой материал оседает на неподвижную ловчую сеть (щупальцы, лучи), откуда он с помощью ресничек

препровождается к ротовому отверстию. Многочисленны седиментаторы среди хирономид, только за счет седиментации питаются все представители сифонор.

К активным фильтраторам в морской среде относятся веслоногие рачки и зуфаузиды (криль). Эти животные являются основой для питания многих видов рыб и китообразных. В пресных водах к активным фильтраторам относятся практически все виды ветвистоусых ракообразных и часть видов веслоногих рачков, а также двустворчатые моллюски. Следует отметить, что фильтраторам принадлежит решающая роль в трансформации первичной продукции и, соответственно, дальнейшем поступлении энергии на более высокие трофические уровни – к хищникам.

1.2.5. Настоящие хищники

Типы хищников. Совершенно очевидно, что консументы в целом влияют на распределение и обилие объектов, которые они потребляют, и наоборот. Столь же очевидно и то, что изучение этих взаимодействий занимает центральное место в экологии. Однако познать сущность таких взаимодействий, диапазон и причины их многообразия – дело отнюдь не легкое.

Проще всего хищничество можно определить как поедание одного организма (жертвы) другим организмом (хищником), причем жертва должна быть живой перед первым нападением на нее хищника. Такое определение исключает детритофагию, или потребление мертвого органического вещества. Тем не менее данное определение охватывает широкий круг взаимодействий и большое разнообразие «хищников».

Существует два основных способа классификации хищников. Наиболее естественной, возможно, является «таксономическая» классификация: хищники в собственном значении этого слова поедают животных, растительноядные – растения, а всеядные – и тех и других. Альтернативой является «функциональная» классификация, согласно которой выделяют четыре основных типа хищников: истинные хищники, хищники с пастбищным типом питания, паразитоиды и паразиты (последняя категория подразделяется на микропаразитов и макропаразитов).

Истинные хищники убивают и съедают свою жертву более или менее сразу после того, как нападут на нее. Часто они поедают жертву целиком, но некоторые хищники съедают только часть тела жертвы. Большинство из наиболее известных хищных организмов, такие как тигры, орлы, божьи коровки и насекомоядные растения, являются истинными хищниками, но к ним относятся также питающиеся семенами грызуны и муравьи, фильтрующие планктон киты и т. д.

Хищники с пастбищным типом питания в течение своей жизни так же используют большое число жертв, но они, как правило, съедают только часть каждой жертвы. Их воздействие на жертву может быть различным, но чаще всего бывает вредным.

Паразиты, как и хищники с пастбищным типом питания, обычно поедают только часть своей жертвы («хозяина»). Так же как и в предыдущем случае, их нападение на жертву, как правило, причиняет ей вред, но редко в короткое время приводит к летальному исходу. В отличие от хищников с пастбищным типом питания паразиты в течение своей жизни нападают всего на одну или на очень немногих особей.

Для получения пищи любой хищник должен расходовать время и энергию сначала на поиск жертвы, а затем на ее обработку. Последовательность действий хищника при поиске жертвы состоит из ряда элементов (рис. 1.2.4).

Для любого консумента существует два альтернативных варианта:

- 1) преследование только выгодных жертв, на что может быть потрачено большое время и энергия – хищник-специалист;
- 2) преследование как выгодных, так и невыгодных жертв – хищник-универсал.

Исходя из теории оптимальной диеты, наиболее оптимальной для хищника является стратегия, при которой он расширяет свою диету до тех пор, пока увеличивается скорость получения энергии. Из теории следует:

- 1) хищники, у которых время обработки короче, чем время поиска, должны быть универсалами, потому что они могут съесть уже найденную жертву и сразу начать искать другую;
- 2) хищники, у которых время обработки больше времени поиска, должны быть специалистами;
- 3) при прочих равных условиях состав диеты хищника должен быть более широким в непродуктивной среде, чем в продуктивной;
- 4) хищники должны быть специалистами, когда выгодные типы жертв многочисленны, и игнорировать невыгодные виды независимо от их обилия.

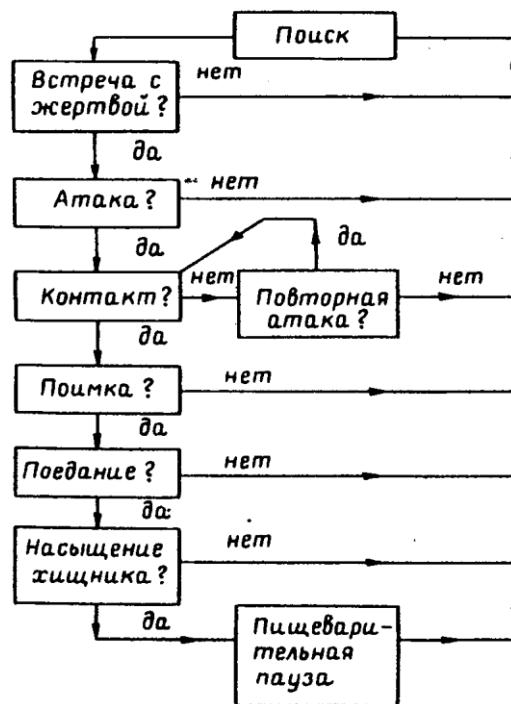


Рисунок 1.2.4 – Элементы поведения хищника

Эффективность поедания жертвы. «Экологический» и «физиологический» рацион. Во многих экспериментах по питанию животных отмечается эффект неполного потребления хищником своих жертв. Например, частичное поедание ветвистоусых ракообразных – характерная черта питания ряда циклопов, высасывающих только мягкие ткани тех жертв, которых они не могут проглотить целиком. Лев, убивший антилопу, не поедает многие ее костные ткани (рога, копыта, крупные кости).

В таких случаях необходимо различать понятия физиологической и экологической скорости питания (или *экологического и физиологического рациона*).

Экологический рацион – количество убиваемого корма в единицу времени – характеризует количество особей, вещества или энергии, изымаемое хищником из популяции жертвы. **Физиологический рацион** – собственно потребляемый корм – характеризует количество вещества или энергии, переходящего в популяцию хищника. Понятно, что при оценке пресса хищника на популяции жертв необходимо знать первую величину, а при анализе, к примеру, пищевой обеспеченности хищника в тех или иных условиях – вторую.

Различие между изымаемым (убиваемым) и действительно потребляемым веществом может существовать и у растительноядных животных. Например, насекомые, высасывающие сок из листьев, часто приводят к их засыханию и отмиранию. При питании зоопланктоном, который захватывает крупные клетки водорослей, часть содержимого клеток водорослей попадает в окружающую среду.

Модель Лотки–Вольтерры. Простейшая модель, описывающая взаимодействие «хищник – жертва», основанная на дифференциальных уравнениях, названная в честь её авторов (Лотка, 1925; Вольтерра 1926), которые предложили модельные уравнения независимо друг от друга.

Модель дает бесконечные нейтрально устойчивые колебания численности, которые обусловлены присущей популяциям «хищник – жертва» тенденцией к сопряженным осцилляциям.

Картину, полученную на модели, не следует, однако, воспринимать слишком серьезно. Для нее характерна «нейтральная стабильность», которая означает, что популяции неограниченно долго совершают один и тот же цикл колебаний до тех пор, пока какое-либо внешнее воздействие не изменит их численность, после чего популяции совершают новые циклы неограниченных колебаний. Следовательно, популяция, которая ведет себя в соответствии с моделью Лотки – Вольтерры, будет испытывать неустойчивые колебания. Как только популяция вступит в очередной цикл, она будет переведена в новый режим. Чтобы циклы колебаний, которые совершает популяция, были регулярными и распознаваемыми, они должны быть стабильными: если внешнее воздействие изменяет уровень численности популяций, то они должны *стремиться вернуться к первоначальному циклу*. Такие циклы, в отличие от нейтрально устойчивых колебаний в модели Лотки – Вольтерры, принято называть *устойчивыми предельными циклами*.

Неоднородность распределения ресурсов, агрегации и частичные убежища также вызывают колебательные циклы.

Модель Лотки – Вольтерры полезна тем, что позволяет показать основную тенденцию в отношениях хищник – жертва, которая выражается в возникновении колебаний численности в популяции жертвы, сопровождающихся колебаниями численности в популяции хищника (т.е. в возникновении сопряженных колебаний). Основным механизмом таких колебаний является запаздывание по времени, свойственное последовательности состояния от высокой численности жертв к высокой численности хищников, затем к низкой численности жертв и низкой численности хищников, к высокой численности жертв и т. д.

Влияние хищничества на популяцию жертвы. Если известно, что хищничество отрицательно влияет на отдельных особей жертвы (жертвами могут быть как животные, так и растения), то можно ожидать, что и на популяцию жертвы в целом хищничество будет влиять отрицательно. Однако на уровне популяции эти эффекты не всегда легко предсказать по следующим важным причинам: 1) уничтоженные (или поврежденные) особи не всегда представляют собой случайную выборку из всей популяции; 2) избежавшие гибели особи часто проявляют реакции, которые компенсируют потери популяции.

Как правило, убитыми оказываются те особи, которые имеют меньше всего шансов на выживание и на успех в размножении. Наиболее вероятными жертвами оказываются молодые, бездомные, больные и одряхлевшие

животные. Следовательно, влияние хищничества на популяцию жертвы гораздо слабее, чем можно было ожидать.

Воздействие хищничества также может быть ограничено компенсирующими реакциями выживших особей – чаще всего это происходит благодаря снижению внутривидовой конкуренции. В самом деле, всякий раз, когда плотность популяции достаточно высока, вследствие чего происходит внутривидовая конкуренция, воздействие хищников на популяцию будет компенсировано последующим снижением внутривидовой конкуренции. Вероятно, этот эффект наиболее выражен в популяциях растений (особенно травянистых), где компенсация идет не только за счет выживших особей, но и за счет уцелевших частей растений. Таким образом, даже если дефолиация оказывает губительное воздействие на отдельные побеги или даже на целые растения, это может не иметь серьезных последствий для урожая в целом.

Однако далеко не всегда компенсация безупречна. Когда из экспериментальной популяции ежедневно удаляли 75 % появляющихся взрослых особей падальной мухи, численность популяции снизилась на 40 %, хотя некоторая компенсация все же происходила. Следовательно, влияние хищничества, как правило, приводит к компенсирующему ослаблению внутривидовой конкуренции. Но столь же очевидно и то, что роль механизмов компенсации ограничена (особенно в популяциях растений при низкой плотности). Еще раз подчеркнем, что компенсирующие явления уменьшают, но не уничтожают эффекты хищничества. Следует отметить, что человек, собирая повторные урожаи, полагается на компенсирующие возможности популяций, однако ограниченность этих возможностей может привести чрезмерно эксплуатируемую популяцию к черте (или за ее пределы), за которой популяция вымирает.

Влияние потребления пищи на консументов. Благоприятное влияние пищи на отдельных особей хищника вообразить нетрудно. Увеличение количества съеденной пищи, вообще говоря, приводит к повышению скорости роста, развития и размножения и к снижению смертности. Однако существует ряд ситуаций, в которых связь между скоростью потребления пищи и выигрышем, полученным хищником, оказывается сложнее, чем кажется на первый взгляд.

Всем животным в первую очередь необходимо некоторое количество пищи просто для поддержания жизнедеятельности, и если это пороговое значение не будет превышено, то животное не сможет расти и размножаться и, таким образом, не сможет оставить потомство. Другими словами, низкая скорость потребления пищи не просто дает консументу слишком маленький выигрыш, а скорее влияет на скорость, с которой он приближается к гибели от голода.

Вместе с тем нельзя ожидать, что рождаемость, скорость роста и выживаемость консументов по мере увеличения доступности пищи будут расти до бесконечности. Консументы достигают *состояния насыщения*, и скорость потребления пищи постепенно выходит на постоянный уровень, при котором она не зависит от количества доступного корма. Следовательно, выигрыш, получаемый консументом, также достигает постоянного уровня. Таким образом, существует предельное количество пищи, которое данная популяция

консумента в состоянии съест, предел вредного воздействия на популяцию своей жертвы и предел, до которого может увеличиваться численность популяции консумента.

1.2.6. Вторичная продукция

Органическая масса, которая создается животными или другими консументами за единицу времени называется вторичной продукцией. Понятно, что вторичная продукция не может быть больше первичной или даже равной ей.

Вторичная продукция не делится на валовую и чистую, так как консументы и редуценты, т.е. все гетеротрофы, увеличивают свою массу за счет первичной продукции, т.е. используют ранее созданную продукцию.

Рассчитывают вторичную продукцию отдельно для каждого трофического уровня, так как она формируется за счет энергии, поступающей с предшествующего уровня.

Методы расчета вторичной продукции. С точки зрения сложности расчета продукции все популяции животных можно разделить на два типа:

первый тип – популяции без непрерывного пополнения. Это популяции, в которых в период индивидуального роста не происходит размножения и, следовательно, численность *когорты* в течение года снижается;

второй тип – популяции с непрерывным пополнением. Это популяции, в которых процесс размножения может происходить несколько раз в период индивидуального роста.

Для второго типа популяций в течение сезона имеет место взаимодействие двух процессов: увеличение численности популяции за счет родившихся особей и уменьшение за счет отмирания.

Когорта – это совокупность одновозрастных особей одного вида, обитающих в сходных условиях среды.

Наши представления о динамике биомассы замкнутой популяции можно выразить формулой:

$$B_t - B_0 = P(0, t) - B_e(0, t), \quad (1)$$

где $B_t - B_0$ – изменение биомассы популяции за некоторый интервал времени от момента 0 до момента t , $P(0, t)$ – продукция, $B_e(0, t)$ – элиминация за это время.

Дифференцируя это уравнение по времени t , получим уравнение, связывающее скорость изменения биомассы dB/dt со скоростью продуцирования (продукцией в единицу времени) $P(t)$ и скоростью элиминации $B_e(t)$:

$$dB/dt = P(t) - B_e(t). \quad (2)$$

С позиций динамики численности популяции продукция подобна количеству родившихся: если первая означает количество образованного в

популяции вещества в единицах массы (г или кг сырого веса, сухого веса, беззольного органического вещества, углерода и пр.) или энергии (в калориях, джоулях), то второе – в единицах численности. Точно так же скорость продуцирования подобна рождаемости, а удельная продукция – удельной рождаемости.

$$\text{Уравнение (1), записанное в виде } P(0, t) = B_t - B_0 + B_e(0, t), \quad (3)$$

называют формулой Бойсен-Иенсена по имени датского гидробиолога, впервые рассчитавшего продукцию как сумму изменения биомассы популяции и определенным образом рассчитанной элиминации. По традиции, идущей от П. Бойсен-Иенсена (1919), эту формулу нередко рассматривают лишь как метод оценки продукции. На самом же деле она представляет собой записанное на языке математических символов формализованное определение продукции как количества образованной биомассы.

Для популяций без непрерывного пополнения (размножения) эта формула вполне применима. Единственная проблема – как рассчитать величину продукции элиминированных особей?

Число элиминированных особей можно определить как разницу между начальной и конечной численностью, т. е. $(N_0 - N_t)$. Вес элиминированных особей можно рассчитать как средний индивидуальный вес животных за период от 0 до t , который будет равен:

$$(B_0 / N_0 + B_t / N_t) / 2,$$

где B_0 / N_0 и B_t / N_t – средний вес элиминированных особей в начале и конце исследуемого периода.

Тогда:

$$B_e = (N_0 - N_t) (B_0 / N_0 + B_t / N_t) / 2. \quad (4)$$

Однако в популяциях животных с непрерывным размножением, в которых нельзя выделить отдельные поколения, мы не можем ни измерить, ни рассчитать биомассу элиминированных особей, входящую в эту формулу.

Для того, чтобы получить методы оценки продукции, основанные на реалистических допущениях, наше представление о существовании процесса продуцирования должно быть углублено.

Для этого мы должны сформулировать понятие процесса продуцирования как увеличение массы (весового роста) отдельных особей.

Поясним эту формулировку следующим мысленным экспериментом. Пусть в начальный момент времени нам удалось занумеровать (пометить) и определить массу всех имеющихся в популяции особей. В конце периода наблюдений, за который оценивается продукция, мы вновь провели учет населения и взвесили всех наличных особей. Зная вес особи в начале и в конце временного интервала, легко определить ее весовой прирост. Однако к концу периода наблюдений мы нашли далеко не всех существовавших в начале особей – часть из них погибла. Особи, погибшие на протяжении этого периода (для удобства изложения будем говорить о водных животных), падали на дно водоема. Пусть по условиям эксперимента наблюдатель находился на дне водоема и регистрировал такого рода «дождь трупов». Каждую погибшую

особь он взвешивал и, сопоставляя ее вес с тем весом, который она имела вначале, находил ее весовой прирост к моменту гибели. Сумма весовых приростов всех особей, существовавших в начале временного интервала и либо доживших до его конца, либо погибших на его протяжении, и есть продукция.

Итак, понимание вторичной продукции можно сформулировать следующим образом: **продукция** есть сумма весовых приростов всех особей, существовавших в популяции на протяжении рассматриваемого интервала времени. Заметим, что в состав продукции входит и прирост особей-невидимок, не существовавших ни в начале, ни в конце интервала времени, а родившихся и погибших на его протяжении.

Понимание продукции исторически является весьма старым. Оно развито известным немецким лимнологом А. Тинеманном (1931) в его классической работе 1931 г. «Понятие продукции в биологии», а в советскую литературу вошло благодаря основополагающей работе Г. Г. Винберга (1936) «Некоторые общие вопросы продуктивности озер».

Вышеприведенное определение продукции наводит на мысль, что к расчетным формулам для оценки продукции можно прийти, приняв правдоподобные допущения о величине весового прироста отдельных особей. Это, в принципе, можно сделать, поскольку кривая весового роста, т. е. зависимость веса особей от их возраста, может быть определена экспериментально. Для многих животных эта кривая имеет S-образный характер, т. е. сначала абсолютный прирост особей невелик, затем растет, а затем снова уменьшается, что соответствует достижению максимального дефинитивного веса и выходу кривой на плато.

Впрочем, общая форма кривой весового роста не должна нас слишком занимать, поскольку для достаточно точного расчета продукции всегда следует обращаться к кривой весового роста данной конкретной популяции, полученной в условиях данного биотопа на данном отрезке сезона.

Поскольку проследить судьбу каждой особи, как это было сделано в нашем мысленном эксперименте, невозможно, имеющихся в популяции особей нужно объединить в группы со сходными (в идеале – одинаковыми) весовыми приростами. Тогда совокупный весовой прирост («продукция») равен сумме произведений численности этих групп на средний весовой прирост составляющих их особей. Разумное предположение состоит в том, что эти группы объединяют одновозрастных особей. Одновозрастные особи родились в один момент времени и, если речь идет о более или менее локальной популяции, населяющей не слишком обширный биотоп, на протяжении своей жизни подвергались сходным воздействиям среды.

Полагая, что весовой прирост определяется главным образом возрастом особи и историей ее существования, а не, скажем, особенностями ее генотипа, приходим к тому, что одновозрастные особи в каждый момент своей жизни (в каждом возрасте) характеризуются близкой или одинаковой скоростью весового роста.

Совокупность одновозрастных особей одного вида, обитающих в сходных условиях среды, как мы уже говорили, есть *когорта*. При изучении

продукционного процесса понятие когорты дополняется представлением о единой для всех особей когорты кривой весового роста. Используя понятие когорты, можно сказать, что продукция равна сумме произведений численности составляющих популяцию когорт на весовой прирост особей этих когорт.

Последняя формулировка открывает путь для вывода общей формулы для описания продукционного процесса. Скорость продуцирования когорты (продукция когорты за единицу времени) равна произведению численности когорты на скорость весового роста составляющих ее особей. Скорость продуцирования популяции равна сумме скоростей продуцирования составляющих ее когорт. Продукция популяции за некоторый интервал времени равна сумме ее скоростей продуцирования в отдельные моменты времени на протяжении этого интервала.

Тогда продукция равна:

$$P(0, t) = \int n(x, \tau) dw/dx, \quad (5)$$

где $n(x, \tau)$ – численность когорты возраста x в момент времени τ на протяжении интервала $(0, t)$, за который оценивается продукция; dw/dx – скорость весового роста особей возраста x , т. е. скорость весового роста особей когорты численностью $n(x, \tau)$.

Выражение (5) представляет весьма общее и вместе с тем компактное описание продукционного процесса как совокупности весовых приростов отдельных особей.

Последний шаг вывода расчетных формул требует допущений о характере изменения численности или биомассы возрастной группы в течение интервала времени, за который оценивается продукция. Мы рассмотрим только два возможных допущения: они изменяются линейно и изменяются экспоненциально. Эти допущения традиционны для расчета динамических характеристик популяции.

Два допущения о характере весового роста особей и два – о характере изменения численности или биомассы популяции, группируясь попарно, дают четыре формулы для расчета продукции (табл. 1.2.5).

Величины k и q представляют собой удельные скорости весового роста при линейном (k) и экспоненциальном (q) типе роста особей.

Таким образом, величина продукции за время t представляет собой произведение удельной скорости роста на среднюю численность за это же время.

Таблица 1.2.5 – Формулы для оценки продукции популяции или возрастной группы и допущения, на которых они основаны

Вес особи изменяется	Численность или биомасса изменяется во времени	
	линейно	экспоненциально
Линейно	$P = k [(N_0 + N_t) / 2]$	$P = k [(N_t - N_0) / (\ln N_t - \ln N_0)]$
Экспоненциаль	$P = q [(B_0 + B_t) / 2]$	$P = q [(B_t - B_0) / (\ln B_t - \ln B_0)]$

Примечание:

P – продукция популяции за время $0, t$; $k = (w_2 - w_1) / t_2 - t_1$;

$q = (\ln w_2 - \ln w_1) / t_2 - t_1$;

N – численность; B – биомасса

Приведенные выше уравнения являются теоретической основой для расчета продукции. Возникает вопрос: как это осуществить на практике? В качестве примера рассмотрим графический метод расчета продукции, основу которого и составляют вышеизложенные уравнения (рис. 1.2.5).

Как уже указывалось ранее, вначале мы должны построить кривую роста особи. Далее, исходя из этой кривой, рассчитываются величины абсолютного прироста различных возрастных групп животных или удельные скорости их роста. Зная численность этих возрастных групп и умножая ее на величины приростов, мы получаем кривую продукции возрастов. Тогда величина продукции будет равна площади (т. е. интегралу), находящейся под кривой продукции возрастов (см. рис. 1.2.5).

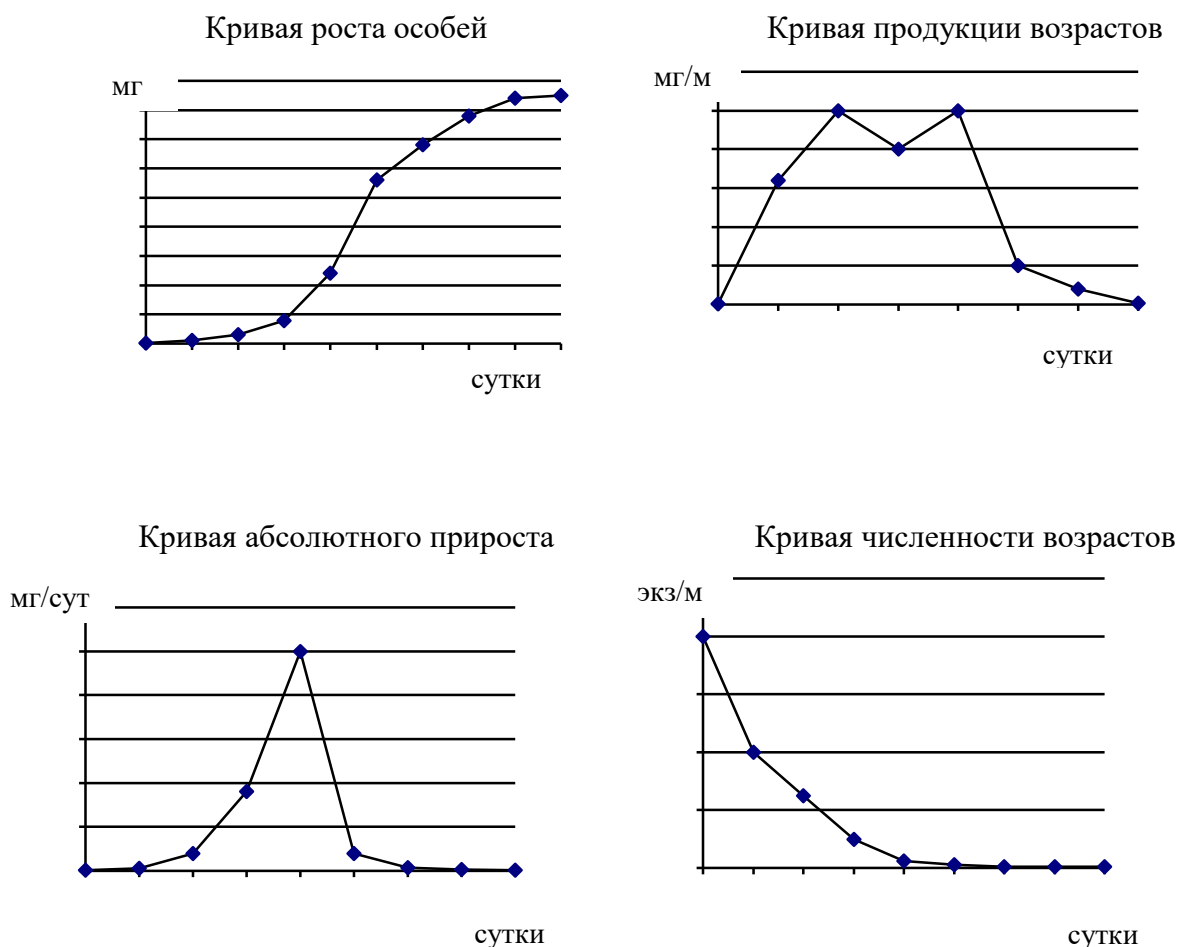


Рисунок 1.2.5 – Графический способ определения продукции

Удельная продукция (P/V-коэффициент). Среди показателей продуктивности, или скорости продуцирования, присущей данной видовой популяции в определенных условиях, особенно большое значение имеет так называемый P/V-коэффициент, т. е. отношение продукции к биомассе. P/V-коэффициент также еще называют удельной продукцией. P/V-коэффициент имеет вполне определенное и постоянное значение только в стационарной популяции, т. е. в популяции с постоянным возрастным составом и биомассой. В остальных случаях нестационарных популяций, которые и встречаются в действительности, P/V-коэффициент не остается константным и всегда представляет собой некоторую среднюю величину, найденную для определенного периода времени. Очевидно, что произведение P/V-коэффициента на биомассу равно продукции за соответствующий период времени.

Многие авторы аналогичный коэффициент называют «скоростью оборота», а обратную ему величину – «временем оборота». «Время оборота» есть не что иное, как средняя продолжительность жизни рассматриваемого объекта при данных условиях – L , а «скорость оборота» – $1/L$. Последняя величина, как и P/V-коэффициент, имеет размерность время в степени минус единица. Нетрудно видеть, что в идеальных условиях стационарной популяции

за время L она полностью обновляется. Иначе говоря, за это время $P/B = 1$. Следовательно, P/B за единицу времени, например за сутки, когда L выражено в сутках, равен $1/L$. В реальных условиях это приближенно верно для средних величин P/B и $1/L$ за некоторый достаточно малый период времени.

P/B -коэффициент вычисляют разными способами и в связи с этим он приобретает разное содержание, на что не всегда обращают должное внимание. P/B -коэффициент, естественно, может быть рассчитан только тогда, когда продукция и биомасса выражены одинаковым образом и относятся к одному и тому же периоду времени.

Продукция, служащая числителем P/B -коэффициента, может быть отнесена к любому времени – суткам, неделе, месяцу, году и т. д. Соответственно получают суточный, недельный, месячный, годовой P/B -коэффициенты. В качестве знаменателя следует брать среднюю биомассу за тот же период, что обычно и делается. Однако нередко годовой P/B -коэффициент получают как отношение продукции к максимальной или к минимальной биомассе за год. В этих случаях следует применять обозначение P/B_{max} , P/B_{min} .

Используют и другие величины биомассы, например весеннюю биомассу, среднюю летнюю биомассу и т. д. Предложена и особая модификация годового P/B -коэффициента – отношение продукции к биомассе нерестовой части популяции. Эта величина, которую предлагается обозначать P/B_0 , в отличие от всех других P/B -коэффициентов, не может быть меньше единицы. Указывается, что она отражает воспроизводительную способность маточного стада вида в конкретных условиях данного водоема или биотопа.

Какую форму P/B -коэффициента целесообразно применить в каждом случае, зависит от биологических особенностей изучаемого вида, продолжительности его жизненного цикла, условий обитания и целей исследования.

На рисунке 1.2.6 представлены суточные значения удельной продукции (суточного P/B) для различных видов животных, имеющих разную продолжительность жизни. Как можно видеть, эти значения могут различаться на несколько порядков в зависимости от длительности жизни организма.

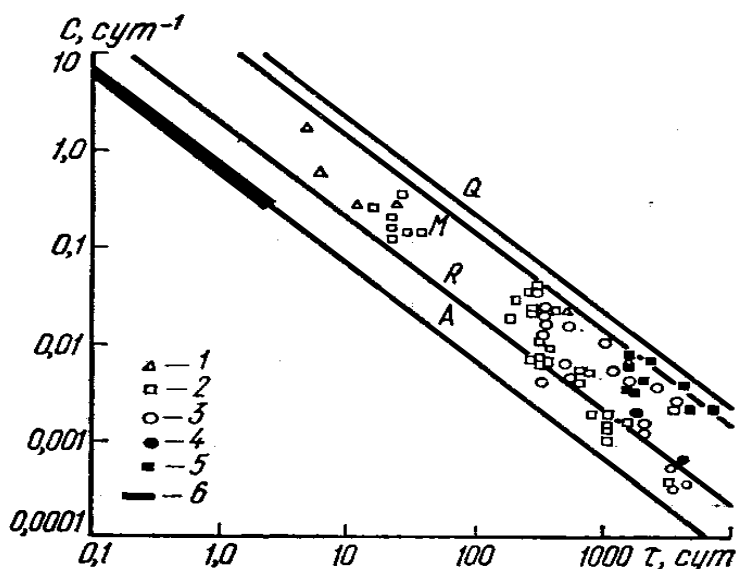


Рисунок 1.2.6 – Зависимость величин удельной продукции (C , сут⁻¹) от продолжительности жизни (τ) разных видов животных: 1 – коловратки, 2 – ракообразные, 3 – моллюски, 4 – иглокожие, 5 – рыбы, 6 – инфузории

Годовые коэффициенты, как и P/B_{max} , могут быть полезны и даже необходимы для отражения особенностей популяций разных видов или популяций одного вида в разных водоемах, но не следует забывать, что они в значительной мере условны. Например, большая или меньшая высота максимума биомассы, зависящая от случайных причин, сильно отразится на величине P/B -коэффициента. Условность P/B -коэффициента поясним примером. Допустим, что P/B -коэффициент за 6 месяцев равен 12. Это может означать, что в каждый из 6 месяцев шло продуцирование и месячные коэффициенты были равны $12:6 = 2$. Но вполне возможно, что продуцирование шло только 2 месяца, но с месячными P/B -коэффициентами 6, а в остальные месяцы при той же биомассе, допустим, вследствие низкой температуры, продукции не было. Подобные соображения показывают, что наиболее содержательны P/B -коэффициенты, рассчитанные для относительно коротких периодов с относительно константными условиями, которые непосредственно отражают среднюю скорость прироста популяции в данной конкретной среде и могут быть сопоставлены с интенсивностью их обмена и скоростью роста особей того же вида.

P/B -коэффициенты, определенные с соблюдением этих условий, в сущности представляют собой средневзвешенную величину относительного прироста всех особей популяции за время $(t_2 - t_1)$. Если P/B - коэффициент получен для условий, когда $B_2 - B_1 = 0$, т. е. только по приросту элиминированных особей, можно считать, что $P/B = (t_2 - t_1) C_w$. Это остается практически верным и когда разность $(B_2 - B_1)$ мала. Например, если P/B -коэффициент, найденный при таких условиях, равен 2 за 10 дней, то $C_w = 0,2 \times$ сутки⁻¹.

Всегда, когда приводятся рассчитанные значения P/B -коэффициентов, должно быть ясно указано, как именно они получены, к какому времени года и к какому моменту жизненного цикла приурочены, к каким условиям, особенно температурным, относятся взятые величины продукции и биомассы.

Получение достоверных материалов по коэффициентам, характерным для разных видов и условий, позволяет упростить трудоемкие и громоздкие работы по определению продукции отдельных видовых популяций.

Эффективность использования пищи на рост. В продукционной биологии наибольшее распространение получили два коэффициента, предложенные В.С. Ивлевым:

$$K_1 = P/C,$$

$$K_2 = P/A$$

где P – продукция особи, C – величина рациона, $A = (P+T)$ – ассимиляция, T – траты энергии на обмен.

Коэффициент K_1 получил название *валовой эффективности роста*, а коэффициент K_2 – *чистой эффективности роста*.

Наиболее значимая область применения данных коэффициентов связана с аквакультурой беспозвоночных и рыб.

Рассмотрим конкретный пример, позволяющий судить о важности данных коэффициентов. Пусть у нас имеется рыбоводный пруд, в котором мы собираемся выращивать какой-либо вид рыб. Для их выращивания требуется внесение различных комбикормов, служащих источником пищи для рыб. Для простоты примем, что весь корм съедается рыбами, а величина элиминации равна нулю.

Рассчитав продукцию рыбы в пруду за определенное время и разделив ее на величину рациона (количество съеденного корма), мы получим коэффициент K_1 . Допустим, что его значение равно 0,07. Это означает, что только 7 % съеденного корма было использовано на прирост биомассы, т. е. продукцию.

Используя другой вид корма и произведя аналогичные расчеты, мы получили величину коэффициента $K_1 = 0,10$, т. е. 10 % съеденного корма было использовано на прирост биомассы. Таким образом, сравнение этих коэффициентов говорит о том, что второй вид корма более эффективно использовался рыбами на прирост их биомассы.

Однако, как мы уже говорили выше, различные виды пищи имеют разную усвояемость. Поэтому для более точной оценки качества примененных нами комбикормов необходимо применять коэффициент K_2 (чистая эффективность роста), который указывает не на использование *потребленной* пищи на рост, а на использование *усвоенной* пищи, так как не вся потребленная пища усваивается организмом.

Таким образом, коэффициенты K_1 и K_2 позволяют выбрать наиболее оптимальный вид корма.

Если величины K_1 для многих видов животных находятся, как правило в пределах 0,08–0,15, то значения K_2 могут изменяться более существенно. Так, для морских видов беспозвоночных K_2 обычно находится в пределах 0,20–0,65, у бактерий – 0,67, у инфузорий – 0,75, у ряда хищных беспозвоночных – 0,60–0,78.

В целом имеющиеся данные показывают, что величины K_2 находятся в пределах 0,20–0,80. Однако средние значения K_2 можно принимать только для грубых оценок, когда требуется произвести приблизительные расчеты эффективности продуцирования или самих величин продукции.

Как уже указывалось, величина $K_2 = P / (P+T)$. Соответственно, зная величину K_2 и траты энергии на обмен (T), можно рассчитать величину продукции P . Методы определения трат на обмен подробно излагаются в курсе «Экологическая физиология». Этот способ расчета продукции известен как «физиологический», так как в его основе лежит определение скоростей потребления кислорода организмами, т. е. их физиология.

Подводя итог вышесказанному, следует отметить, что приблизительные оценки величин продукции могут быть осуществлены путем использования

значений R/B -коэффициентов или K_2 . Однако для более детального рассмотрения продукции популяций необходимы длительные наблюдения за динамикой их численности, размерной структурой и закономерностями роста.

1.2.7. Биоманипуляции и промысел

Основные принципы биоманипуляции. *Биоманипулирование сверху и снизу.* Под биоманипуляциями обычно понимают направленные действия для изменения в экосистеме, сообществе или отдельной популяции путем изменений в трофической цепи.

Изменения в конечных звеньях трофической цепи называются *биоманипулированием сверху*, в начальных звеньях – *биоманипулированием снизу*. Ярким примером биоманипулирования сверху для улучшения качества воды в озерах является изъятие рыб, поедающих зоопланктон. Это приводит к развитию крупных видов зоопланктона, которые ранее выедались рыбами, и к увеличению общего объема профильтрованной воды. В результате этого снижается численность фитопланктона и, соответственно, увеличивается прозрачность воды. Одним из способов биоманипулирования сверху также является внедрение в сообщество хищников более высокого порядка.

При биоманипулировании снизу консументов, находящихся на начальных звеньях трофической цепи, ограничивают (лишают) трофического ресурса или воздействуют на сам ресурс. В качестве примера можно привести снижение развития фитопланктона в озерах за счет уменьшения сброса биогенных элементов (фосфора и азота). Это, в свою очередь, приводит к уменьшению биомассы зоопланктона и, как следствие, снижению рыбопродуктивности озера.

Вышеприведенный пример с изъятием рыб в озерах представляет собой *устранение консумента* для улучшения (с точки зрения человека) свойств экосистемы. Однако очень часто такого рода попытки приводят к непредсказуемым последствиям.

Наглядный пример – изменения в растительности после запланированного устранения всех кроликов с очень богатых флористически лугов на мелах южной части Англии. После этого злаковые фитоценозы стали господствовать на огромных территориях страны, что сопровождалось общим падением видового разнообразия.

Очень часто для борьбы с нежелательными видами используется не устранение, а *интродукция консументов*. Известно много случаев взрывообразного роста популяций водных растений после их интродукции в новые местообитания. Это создает значительные экономические проблемы из-за засорения судоходных каналов, оросительных систем, а также нарушений правил местного рыболовства. Среди таких растений выделяются элодея канадская, водяной гиацинт и папоротник. Вспышки численности их популяций – результат клонального роста, сопровождавшегося вегетативным размножением и расселением.

Консументы как трофический ресурс для человека. Из всех взаимодействий типа хищник – жертва нас больше всего интересуют те, в которых в качестве хищников выступаем мы сами. Можно выделить два главных типа таких взаимодействий. В первом мы удаляем всю популяцию вредителя или ее часть, потому что она наносит вред какой-нибудь другой популяции, которую мы хотим защитить. Во втором мы «собираем урожай» с популяции, используя изымаемых особей и оставляя других с тем, чтобы они восстанавливали популяцию для последующей эксплуатации.

В идеальном случае все действия, связанные с промыслом, должны были бы быть направлены на достижение одной и той же основной цели независимо от того, добываются ли киты или рыба в море, олени в тундре или древесина в лесу. Путь к этой цели проходит по узкой тропинке между чрезмерным и недостаточным использованием. Из популяции, постоянно подверженной чрезмерной эксплуатации, изымается слишком много особей, и, в конечном счете, популяция доводится до вымирания; из недоиспользуемой популяции изымается меньше особей, чем популяция способна восстановить, и получаемый урожай может быть меньше, чем требуется.

Эксплуатация живых ресурсов по своей стратегии бывает различной. Выделяют два крайних типа стратегий: срочное изъятие и длительное использование запаса при его сохранении либо наращивании. В обоих случаях целью является максимизация изъятия, но в первом – сегодняшнее изъятие, во втором – суммарное изъятие за длительный период времени (в этом случае говорят об оптимизации сегодняшнего изъятия).

Возможность применения столь различных стратегий использования живых ресурсов связана с тем, что скорость воспроизводства возобновимого ресурса прямо связана с размерами его запаса. Срочное изъятие подрывает запас, уменьшает его, при этом снижается и скорость воспроизводства ресурса. Поэтому после краткого периода интенсивной эксплуатации происходит быстрое уменьшение изъятия ресурсов, а иногда и полное исчезновение данной разновидности ресурсов, т. е. популяции, вида или целой группы.

Длительное изъятие осуществляется так, чтобы запас возобновляемого ресурса не уменьшался. Для этого скорость изъятия ресурса должна быть оптимальной, а именно не превышать скорости его воспроизводства. Знание последней величины оказывается чрезвычайно важным для выбора правильного режима эксплуатации, соответствующего стратегии длительного использования ресурса. Без этого невозможен научно обоснованный переход от охоты, добычи к хозяйствованию.

Промысел с фиксированной квотой. Рисунок 1.2.7 иллюстрирует три возможные стратегии промысла, в каждой из которых существует постоянная *скорость изъятия*, т. е. постоянное число особей, изымаемых из популяции за данный период времени (в промысловой практике это называется *фиксированной квотой*).

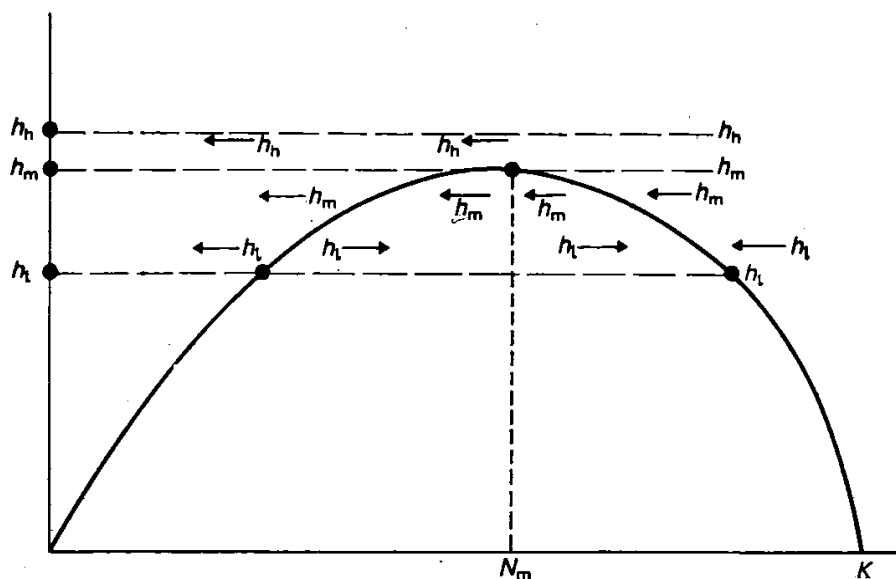


Рисунок 1.2.7 – Различные стратегии промысла при постоянной скорости изъятия

В точке пересечения линий пополнения и промысла скорости изъятия и пополнения равны и действуют в противоположных направлениях; число особей, изъятых за единицу времени промыслом, равно числу особей, пополнивших за то же время популяцию. Для нас особый интерес представляет скорость изъятия, равная Hm , соответствующая точке пересечения (или, точнее, точке касания) линией промысла кривой скорости пополнения в точке максимума. Это самая высокая скорость изъятия, которой популяция может противостоять благодаря собственному пополнению. Поэтому ее называют *максимальным поддерживаемым урожаем*, или МПУ. Он равен наибольшей скорости пополнения и его можно получить, снижая плотность популяции до уровня, при котором кривая скорости пополнения достигает максимума (всегда ниже K).

Концепция МПУ занимает центральное место в теории и практике промысла, поэтому представляется весьма важным выявление ее недостатков. Основной из них заключается в том, что популяция рассматривается как совокупность одинаковых особей или как бесструктурная «биомасса», при этом игнорируются все аспекты популяционной структуры.

Вторым недостатком следует считать то, что за основу берется единственная кривая пополнения, а это подразумевает постоянство условий среды. Даже если не обращать внимания на эти проблемы, то существует

третья трудность: получение оценки МПУ. Для того чтобы это сделать, необходимо иметь оценки численности популяций и скорости их пополнения.

Несмотря на все сказанное выше, в течение многих лет этой концепцией руководствовались при управлении природными ресурсами в таких отраслях, как рыболовство, лесное хозяйство, охотничий промысел. Даже и сейчас концепция МПУ остается руководящим принципом.

Промысел с регулированием промыслового усилия. Риск, связанный с фиксированной квотой, можно уменьшить, если регулировать *промысловое*

усилие. Можно предположить, что урожай, получаемый при промысле (H), связан простой зависимостью с тремя характеристиками:

$$H = N E k.$$

Величина урожая (H) увеличивается:

- с ростом численности промысливаемой популяции (N),
- возрастанием промыслового усилия (E) (например, с увеличением числа «траулера-дней» в рыболовстве или числа «винтовко-дней» в охотничьем промысле);
- ростом эффективности промысла (k).

Если предположить, что эффективность промысла остается постоянной, то промысливаемая популяция оказывается подверженной влиянию трех возможных стратегий промысла, различающихся по величине промыслового усилия.

Стратегией более безопасной, чем установление квоты МПУ, представляется выбор промыслового усилия, ведущего к МПУ (Em). В данном случае в отличие от схемы на рис. 9, если плотность популяции падает ниже Nm , пополнение оказывается выше интенсивности промысла, и популяция восстанавливается. На самом деле, чтобы довести популяцию до исчезновения, необходимо значительно превысить величину Em . Однако вследствие того, что промысловое усилие постоянно, величина урожая меняется в зависимости от численности популяции. В частности, всякий раз, когда численность популяции падает ниже Nm , урожай будет меньше МПУ. Соответствующей реакцией на это было бы небольшое снижение промыслового усилия или, по крайней мере, поддержание его на постоянном уровне, пока популяция восстанавливается. Понятной (хотя и неверной) была бы попытка компенсировать снижение урожая путем увеличения промыслового усилия. Это, однако, привело бы к дальнейшему снижению численности популяции. Таким образом, нетрудно представить, что если при постоянном падении урожая неуклонно повышать промысловое усилие, то популяция будет уничтожена полностью.

Промысел при регулируемом проценте изъятия. Этот способ регулирования промысла заключается не в том, чтобы поддерживать постоянный урожай или усилие, или постоянный процент изъятия, а в том, чтобы оставлять постоянное количество непойманных животных. Это наиболее безопасная для популяции стратегия, потому что она наиболее чувствительна к изменениям плотности. Но урожай и доход при этом колеблются даже больше, чем в случае использования стратегии с регулируемым усилием (или процентом изъятия); а когда численность популяции снижается ниже минимального уровня, промысел должен быть полностью прекращен. Кроме того, как при стратегии с регулируемой остающейся численностью, так и при регулируемом проценте изъятия должно быть достигнуто и внедрено переменное промысловое усилие, а численность популяции должна оцениваться в то время, которое позволяет соответствующим образом регулировать урожай и промысловое усилие.

Стратегия с постоянной остающейся численностью обычно применяется в управлении промыслом определенных видов рыб, включая такие, как тихоокеанские лососи.

1.2.8. Роль консументов в экосистемах

Влияние консументов на низкие и высокие трофические уровни. Консументы – это не просто пассивные потребители пищи, входящие в пищевую цепь. Удовлетворяя свои потребности, они часто действуют через систему положительной обратной связи на находящиеся выше трофические уровни. Благодаря естественному отбору хищники и паразиты приспособились к тому, чтобы не только не уничтожать источники своей пищи, но во многих случаях обеспечивать или даже увеличивать благосостояние своих жертв. Так что теоретически должны существовать не только управляющие цепи отрицательной обратной связи, но и эффекты положительной обратной связи.

Так, выедание растительности огромными стадами восточноафриканских антилоп наряду с пожарами во время засушливого сезона увеличивает скорость возврата элементов питания в почву. В последующий дождливый сезон усиливается восстановление травы, увеличивается ее продукция.

В экспериментальном исследовании сравнили злаки, листья которых поедались кузнечиками, с растениями, у которых просто отстригали такое же количество листьев. Восстановление шло быстрее у тех растений, которые объедали кузнечики. Манящие крабы, питающиеся на морских маршах водорослями и детритом, несколькими способами «ухаживают» за своими кормовыми растениями.

Изменения в сообществах консументов при антропогенном воздействии. Антропогенное воздействие на консументов в естественных условиях может быть подразделено на два типа: прямое и опосредованное. Прямое антропогенное воздействие направлено непосредственно на консументов – охота, рыболовство, внесение отравляющих веществ и т. д. При опосредованном воздействии это может быть или изменение среды обитания (например, мелиорация, сброс подогретых вод, вырубка лесов), или воздействие на трофические связи консументов (интродукция хищников, конкурентов и т. п.).

Если прямое антропогенное воздействие видно невооруженным глазом и его можно количественно оценить, то последствия опосредованного антропогенного воздействия далеко не всегда столь очевидны и предсказуемы. Важно отметить, что опосредованное воздействие часто вызывает синергические эффекты, связанные с взаимодействием факторов. Так, например, сброс подогретых вод в водоемы не только увеличивает температуру обитания консументов, но и воздействует на их трофические ресурсы. Аналогичная ситуация происходит и при мелиоративных работах: уменьшается влажность почвы (т. е. происходит изменение одного из факторов среды) и изменяется тип растительности. Соответственно, изменение, на первый взгляд,

одного фактора вызывает изменения других факторов, что усиливает общее воздействие.

Консументы в искусственных экосистемах. Искусственные экосистемы, созданные человеком, используются главным образом для получения продуктов питания как растительного, так и животного происхождения. Эти типы экосистем известны как *агроэкосистемы*.

Вторичная продукция (т. е. продукция консументов) в агроэкосистемах производится на крупных животноводческих комплексах или частных фермерских хозяйствах. 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;

2) разнообразие организмов резко снижено (также в результате действий человека), чтобы максимизировать выход какого-то одного продукта (пищевого или иного);

3) доминирующие виды 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 домашних животных с целью получения оптимальной продукции в специализированной среде с энергетическими дотациями.

Агроэкосистемы можно разделить 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.

Доиндустриальные системы сельского хозяйства часто называют «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. Многие механизированные

агроэкосистемы (например, скотоводческие комплексы), напротив, потребляют не меньше энергии, чем возвращают ее в виде продуктов питания.

Таким образом, оценивая роль консументов в естественных экосистемах, можно сказать, что они являются центральным и связующим звеном в цепи продуценты – консументы – редуценты. В искусственных экосистемах они основной источник животного белка, так необходимого для существования человека.

1.3. Редуценты

1.3.1. Основные термины и понятия

Свою особую роль в биотическом круговороте веществ играют *редуценты* (от лат. *reducens* – возвращающий, восстанавливающий) – *организмы, потребляющие органическое вещество отмерших других организмов либо продуктов их жизнедеятельности*. Они как бы уравнивают процессы связывания солнечной энергии в ходе фотосинтеза и фиксации минеральных элементов в живом веществе противоположными процессами – распадом органического вещества при минерализации и потерей энергии в виде тепла.

Близким по значению является термин *деструкторы* – *организмы, питающиеся мёртвым органическим веществом и подвергающие его минерализации (деструкции), т. е. разрушению до более-менее простых неорганических соединений, которые затем могут использоваться первичными продуцентами*. Однако по широте охватываемых организмов термин деструкторы несколько более узкий, хотя включает основных редуцентов – грибов и бактерий.

Часто используемый термин *сапротрофы* (от греческого *sapros* – гнилой и *...троф* – поедающий) относится к *гетеротрофным организмам, использующим для питания органические соединения мёртвых тел или выделения (экскременты) животных*. Акцент в этом термине, таким образом, сделан именно на специализации питания этих организмов.

Еще один термин, часто используемый в рамках нашего курса – детрит (от лат. *detritus* – истёртый) имеет два значения: 1) мёртвое органическое вещество, состоящее из останков живых организмов и их выделений; 2) То же вещество, в мелком виде (от нескольких микрометров до нескольких сантиметров), взвешенное в воде или осевшее на дно водоёма. Далее термин детрит используется в основном в первом значении, а поедателей детрита часто именуют детритофагами.

Пищевыми ресурсами для редуцентов (детритофагов) являются не только тела погибших животных и растений. Животные, растения, а также многие грибы на протяжении своей жизни непрерывно образуют мертвый органический материал, который для кого-то служит основным ресурсом для обеспечения своей жизнедеятельности. По мере развития и роста многие организмы сбрасывают отмершие части тела: деревья – листья, членистоногие – личиночные покровы, змеи – старую кожу, люди – частички кожного эпителия и волосы, и т.п. На потреблении этих сброшенных частей порой специализируются особые группы организмов: некоторые грибы живут за счет опавших перьев и волос, а некоторые мелкие клещи поселяются в жилищах человека и живут за счет осыпающихся частичек человеческой кожи, так называемой перхоти... Наконец, экскременты животных независимо от того, выделяются ли они фитофагами, консументами или детритофагами, становятся ресурсом для других редуцентов.

Поэтому детрит можно условно разделить на *два типа*: детрит, состоящий из тел умерших организмов, и детрит, образованный из отброшенных частей живых организмов. Детрит обоих типов потребляется детритофагами. Это могут быть грибы и бактерии – истинные редуценты, или же животные-детритофаги (дождевые черви, мокрицы и др.). Образуемые ими пищевые цепи могут различаться по конечным звеньям: завершаться полной минерализацией детрита или смыкаться с пастбищными цепями в общую трофическую сеть. Последнее наблюдается, например, когда типичные детритофаги – дождевые черви – поедаются птицами. Впрочем, в любом случае пищевые цепи не изолированы друг от друга, а переплетаются, образуя пищевые сети.

В известном смысле потребителями мертвого материала являются и почти все консументы (за исключением паразитов): хищник, прежде чем съесть свою жертву, убивает ее, а зеленый лист, оборванный травоядным животным, становится мертвым, как только начинается переваривание. Однако, во-первых, как хищники, так и травоядные животные напрямую причастны к умерщвлению своей пищи, тогда как редуценты потребляют те организмы, которые умерли без их участия. Во-вторых, – и это отличие ничуть не менее важно, чем первое, – если хищники, паразиты, а в определенной степени и растительноядные организмы, потребляя свои ресурсы, непосредственно влияют на численность и воспроизводство их популяций, – то редуценты такого влияния не оказывают. Оба этих различия носят принципиальный характер и составляют ключевое различие между этими двумя группами.

1.3.2. Основные группы редуцентов

По характеру потребления мертвых организмов можно выделить несколько групп редуцентов: крупные животные-*некрофаги* (падальщики) используют вещество мертвых организмов сразу, путем непосредственного поедания и переваривания; *копрофаги* поедают помет животных; *детритофаги* непосредственно поедают мелкий детрит; *бактерии и грибы* выступают в роли разрушителей-деструкторов детритных остатков через сложную последовательность реакций химического распада. Каждая из этих групп организмов ниже рассмотрена отдельно.

1.3.2.1. Некрофаги

Немалую роль в разложении трупов играют микроорганизмы, но, кроме того, существует важная группа специализированных животных-некрофагов (падальщиков), которые порой практически полностью поедают трупы еще до того, как в нем начнутся процессы деструкции, вызываемые бактериями и грибами. Падальщики имеются как среди позвоночных, так и среди беспозвоночных животных.

В наземных экосистемах специализированными падальщиками из **позвоночных** являются некоторые виды млекопитающих (гиены, шакалы),

птиц (грифы, стервятники, коршун, ворон, некоторые виды буревестников) и рептилий (комодский варан, некоторые крокодилы). Кроме того, ряд видов хищных позвоночных можно отнести к «факультативным» падальщикам: охотясь на живую добычу, они при случае не гнушаются и поеданием трупов. Из млекопитающих это, например, ёж, волк, енотовидная собака, из птиц – аист, канюк, многие чайки). Охотно кормятся падалью и многие всеядные звери и птицы, например, медведь, кабан, серая ворона.

Питание таким видом корма, как падаль, привело к формированию у позвоночных-некрофагов ряда адаптаций:

1. Развитые способности к конкурентной борьбе за пищу. Например, гиены, скоординировано действуя группой, успешно отгоняют от добычи таких хищников, как леопард, гепард, а при значительном численном превосходстве и самок льва.

2. Превосходно развитое обоняние. Труп животного уже на самых ранних стадиях разложения издает специфический запах, который улавливается падальщиками на большом расстоянии. Например, обоняние шакала заметно превосходит таковое лучших собак-ищеек, из-за чего шакалов и особенно их гибридов с домашней собакой («шабак») с недавних пор стали успешно использовать для поиска наркотиков на таможнях.

3. У птиц – падальщиков отлично развитое зрение. Парящие на огромной высоте грифы зорко следят за всем, что происходит на земле, и очень быстро реагируют на появление больных, умирающих животных или трупов.

4. Комплекс особых морфологических приспособлений: мощные челюсти, способные быстро разрывать тушу и перегрызть кости, у гиен, или острый крючковидно загнутый клюв и не оперенные шея и голова у грифов, и т.п.

5. Высокая устойчивость к патогенным микроорганизмам, развивающимся в тканях разлагающегося трупа.

6. Устойчивость к ядовитым веществам. Следует пояснить, что за часто используемым словосочетанием «трупный яд» не стоит какое-либо конкретное ядовитое вещество, действию которого приписывали смертельные заболевания лиц, вскрывающих разлагающиеся трупы. На самом деле речь идет о разных по составу бактериальных токсинах, которые образуются в ходе жизнедеятельности трупоразлагающих микроорганизмов.

Отметим, что у птиц и млекопитающих, питающихся трупами (грифы, гиены и др.), наборы пищеварительных ферментов очень схожи с таковыми хищников и сильно отличаются от ферментов детритофагов. Это указывает на схожий характер пищеварительных процессов у поедателей мяса свежеебитых животных и трупов.

Примечательно, что среди водных (как морских, так и пресноводных) позвоночных крупных специализированных некрофагов нет. Это объясняется несколькими причинами. В частности, значительная часть мертвой рыбы всплывает на поверхность воды и поедается «надводными» специализированными и факультативными некрофагами (чайками, буревестниками, альбатросами, коршунами). Кроме того, трупы рыб и других водных позвоночных успешно утилизируются факультативными некрофагами

из числа рыб (акулы, угри, мурены, пираньи и др.), круглоротых (миноги, миксины), рептилий (крокодилы, черепахи) и беспозвоночных (в первую очередь ракообразных). Среди водных беспозвоночных имеются и специализированные некрофаги, в частности, крабы и рачки-бокоплавцы.

Из числа некрофагов **беспозвоночных** наземных экосистем в первую очередь следует назвать некоторые семейства жесткокрылых насекомых: жуков-мертвоедов (семейство *Necrophorinae*), карапузиков (*Histeridae*), блестянок (*Nitidulidae*), кожеедов (*Dermestidae*), а также личинок мух.

Поведенческие адаптации жуков-мертвоедов особенно интересны. Наиболее характерные их представители, **жуки могильщики** (*Necrophorus*), живут исключительно на трупах, и эта среда необходима им для осуществления своего жизненного цикла. Взрослые особи могильщиков, ориентируясь на запах, добиваются до трупа мелкого млекопитающего или птицы и сразу же начинают его закапывать. Если почва окажется слишком твердой, жуки могут оттащить труп на несколько метров в сторону и уж потом приступают к его закапыванию. Он усердно выгребает землю из-под трупа, пока тот полностью не скроется под землей. В таком состоянии труп становится гораздо менее доступным для заселения беспозвоночными. Затем мертвоеды удаляют с трупа шерсть и перья, после чего спариваются и откладывают здесь же яйца. Когда из яиц вылупятся личинки, взрослый жук стрекотанием призывает их к месту, куда отпрыгивается жидкая масса полупереваренного трупа. Подростки начинают самостоятельно питаться сохранившимися тканями трупа, после чего взрослые жуки вылезают на поверхность почвы и улетают.

Особый интерес представляет почти мутуалистическая связь жуков-могильщиков с мелким клещом *Poecilochirus necrophori*. Этих желтовато-бурых клещей можно видеть почти на каждом взрослом жуке-мертвоеде. Добиваясь вместе с ним до трупа, клещи помогают охранять его от конкурентов, в первую очередь падальных мух, поедая их яйца.

Жуки **блестянки** (*Nitidulidae*) и **кожееды** (*Dermestidae*) заселяют более крупные трупы, находящиеся на поверхности земли, причем они поселяются на трупе в последнюю очередь, поедая такие остающиеся от других некрофагов части трупа, как кожу, хрящи и сухожилия. Средний отдел кишечника этих насекомых выделяет сильнодействующее вещество, разрушающее устойчивые ковалентные связи между пептидными цепями. Образовавшиеся продукты распада подвергаются действию гидролитических ферментов.

В теплое время года трупы быстро обнаруживаются **падальными мухами**, которые откладывают на них свои яйца. Это те самые мухи, которые в летнее время доставляют беспокойство, залетая в открытые окна на кухни наших квартир. Как правило, их привлекает запах разлагающегося мяса или крови, порой неуловимый для человеческого обоняния – например, исходящий от пакетов с мусором или недостаточно вымытой разделочной доски. Личинки мух, выведшиеся из яиц на трупе, быстро утилизируют не только его мягкие ткани, но и сухожилия и даже мелкие кости, благодаря вырабатываемому ими ферменту каллагеназе.

Говоря о процессах утилизации трупов крупных животных в природе, будет уместным вспомнить и о прикладной *экологической проблеме захоронения* человеческих тел. Известно, что для классических типов захоронений (в деревянном гробу, в грунтовой могиле) период минерализации составляет, в зависимости от почвенно-климатических условий региона, от 10 до 30 лет. Процесс разложения тела очень сложен и состоит из многих этапов. Мертвое, разлагающееся тело на самом деле далеко не так мертво, как кажется – оно кишит жизнью. Разлагающийся труп представляет собой большую и сложную экосистему, возникающей вскоре после смерти, развивающуюся и эволюционирующую в процессе разложения.

Разложение начинается через несколько минут после смерти: запускается процесс под названием автолиз, или самопоглощение. Вскоре после того, как перестает биться сердце человека, у клеток наступает кислородное голодание, и по мере накопления токсических побочных продуктов химических реакций в клетках повышается кислотность. Ферменты начинают поглощать клеточные мембраны и вытекают наружу, когда клетки разрушаются. Обычно этот процесс начинается в богатой ферментами печени и в головном мозге, который содержит много воды. Постепенно все остальные ткани и органы тоже начинают распадаться схожим образом. Поврежденные клетки крови начинают вытекать из разрушенных сосудов и под действием силы тяжести перемещаются в капилляры и мелкие вены, в результате чего кожа теряет цвет.

Температура тела сразу после смерти начинает снижаться и в итоге уравнивается с температурой окружающей среды. Потом наступает трупное окоченение – оно начинается с мышц век, челюсти и шеи и постепенно доходит до туловища и затем до конечностей. Клетки мышц теряют свои источники энергии, прекращается деятельность филаментных белков. В результате этого коченеют мышцы и блокируются суставы.

На этих ранних посмертных стадиях экосистема трупа состоит в основном из бактерий, обитающих и в живом человеческом организме. В наших телах живет гигантское количество бактерий, самые многочисленные из этих колоний обитают в кишечнике. Но в живом теле микроорганизмы присутствуют далеко не во всех органах. Однако вскоре после смерти иммунная система перестает работать, и микроорганизмы свободно распространяются по всем органам. Обычно этот процесс начинается в кишках, на границе тонкого и толстого кишечника. Живущие там бактерии начинают изнутри поглощать кишечник, а затем и окружающие его ткани, питаясь химической смесью, которая вытекает из разрушающихся клеток. Потом эти бактерии вторгаются в кровеносные капилляры пищеварительной системы и в лимфатические узлы, распространяясь сначала в печень и в селезенку, а затем в сердце и в мозг. Эти процессы происходят последовательно, с определенными ограничениями по скорости, что позволяет использовать знание этой последовательности в криминалистике, для установления времени смерти. Известно, например, что до печени бактерии добираются примерно через 20 часов после смерти, а на то чтобы им попасть во все органы, уходит по меньшей мере 58 часов. В последнюю очередь бактерии появляются в сердце,

мозге и репродуктивных органах. При том разные наборы бактерий соответствуют разным стадиям разложения.

По мере нарастания в теле давления газов по всей поверхности кожи появляются нарывы, после чего большие участки кожи отделяются и провисают, едва удерживаясь на распадающейся основе. В конце концов газы и разжиженные ткани покидают труп, как правило выходя и вытекая из анального и других отверстий организма, а зачастую и через порванную кожу на других его частях. Иногда давление газов так высоко, что брюшная полость лопаются. Дальнейшие процессы разложения состоят из множества этапов, специфика которых сильно зависит от множества факторов: температура, влажность, глубина захоронения, доступ кислорода и т.п. Кроме бактерий, в процессы разложения включаются грибы, беспозвоночные животные.

При этом в среду, окружающую захороненное тело, выделяется огромное количество продуктов жизнедеятельности организмов деструкторов, многие из которых токсичны либо долго не подвергаются распаду. Подсчитано, что за все время существования на Земле людей жили и умерли около 110 млрд. человек. И если хотя бы 10% из них были бы похоронены так, как принято хоронить сегодня, в почве и подземных водах циркулировало бы невероятное количество неразлагающихся, ядовитых веществ ежегодно. А продолжающийся быстрый рост численности населения нашей планеты усугубляет эту проблему с каждым годом.

Второй аспект проблемы – это территории, занимаемые кладбищами «классического» типа: их площадь растет с каждым годом, захватывая земли, которые до этого использовались в сельском или лесном хозяйстве. Широко распространенная в настоящее время кремация с экологической точки зрения – далеко не лучший выход, так как сопровождается выбросом большого количества продуктов горения трупа и похоронного реквизита. Ее единственное очевидное преимущество состоит в экономии места, которое занимают современные колумбарии по сравнению с традиционными могилами.

В настоящее время обсуждаются и предлагаются различные проекты оптимизации захоронений (т.н. концепция "зеленого кладбища"): захоронение без гробов в лесных массивах, без обустройства могил, захоронение в специальных капсулах, и т.п. В регионах широкого распространения христианских традиций, где обустройство могил и уход за ними у значительной части населения является важной составляющей жизненного уклада, скорой популярности таких проектов не приходится ожидать.

1.3.2.2. Копрофаги

К **копрофагам** (от греческого κόπρος – навоз, фекалии и φάγειν – «есть») относят организмы, питающиеся экскрементами животных.

Наиболее типичными копрофагами являются:

- ряд специализированных группы насекомых;
- специализированные жгутиконосцы;
- специализированные группы грибов и бактерий;
- некоторые неспециализированные беспозвоночные со смешанным питанием (многоножки и др.).

Следует отметить, что экскременты беспозвоночных животных в большинстве экосистем составляют гораздо большую массу, чем экскременты позвоночных. В значительной степени превращение тканей, например, растений, в экскременты листогрызущих насекомых имеет большое значение для многих групп детритофагов. Однако при поверхностном исследовании экосистем экскременты беспозвоночных не бросаются в глаза, тогда как экскременты крупных позвоночных животных часто образуют скопления и хорошо заметны.

Особенно крупные скопления экскрементов производят крупные травоядные млекопитающие, в том числе домашние, живущие стадами. Такие экскременты разрушаются с участием целого комплекса фауны копрофагов, к которой относятся жуки-навозники, личинки мух, а также ряд видов жгутиконосцев.

К **жукам-навозникам** относятся ряд родов жесткокрылых семейства пластинчатоусых (Scarabaeidae). Кроме хорошо известных видов собственно навозников (род *Geotrupes*), это копры (*Copris*), живущие в южных регионах скарабеи (*Scarabaeus*), а также многочисленные и широко распространенны, сравнительно мелкие жуки-афодии (*Aphodius*). С особенностями питания этих насекомых связаны их поведенческие адаптации. Так, многие навозники выкапывают под обнаруженными кучами помета норки, которые заполняют этим пищевым субстратом и, отложив туда яйца, улетают. Выведшиеся из яиц личинки кормятся навозом до окукливания, а после превращения из куколки вылезают на поверхность и отправляются на поиски источника пищи уже для своего потомства.

Еще более сложным поведением характеризуется живущий в пустынях северной Африки и южной Азии священный скарабей (*Scarabaeus sacer*). Прежде чем зарыть в землю обнаруженный помет какого-нибудь крупного млекопитающего, этот жук скатывает из него шар, порой значительно превышающий размеры самого жука. Этот шар жук затем перекачивает на расстояние порой многих десятков метров, и лишь в месте с подходящим грунтом закапывает его в землю, где либо поедает его в одиночку, либо, образовав «супружескую пару», создает из него корм для своего потомства. Тогда самка откладывает в расположенную рядом особую «колыбельку»

оплодотворенное яйцо, после чего жуки покидают нору и засыпают вход в нее. Молодые жуки после прохождения полного метаморфоза, выйдя из куколок, остаются под землей длительное время, пока осенние или весенние дожди не размягчат почву. Одна оплодотворённая самка способна за активный период выкопать более десятка норок-гнезд.

Из-за особенностей поведения скарабей стал одним из самых почитаемых символов Древнего Египта. Египтяне считали, что маленький жук, катая свой шар, повторяет путь Солнца, тем самым являясь символом созидательной силы Солнца и возрождения в загробной жизни. Египетского бога Хепри, творца мира и человека, египтяне изображали с головой в виде скарабея. Изображения священного скарабея встречаются в росписях гробниц и на папирусах, его форму придавали ювелирным украшениям.

Значение жуков-копрофагов в природе и в хозяйственной деятельности человека прекрасно иллюстрирует пример, связанный с развитием скотоводства в Австралии. Ко второй половине XX века численность крупного рогатого скота на этом материке достигла 30 млн. голов. За день это количество выделяло около 300 млн. навозных «лепешек», покрывая пометом до 2,4 га земли. В других регионах планеты это не составило бы особой проблемы в первую очередь благодаря наличию жуков-копрофагов. Однако местные детритофаги в Австралии были адаптированы лишь к поеданию мелкого помета сумчатых и игнорировали коровий помет, из-за чего огромные пространства оказались покрыты его засохшими «лепешками», делавших такие пастбища непригодными для дальнейшего использования. Проблему удалось решить (но лишь в некоторых, более влажных районах) к концу XX века благодаря вселению нескольких видов жуков-копрофагов из Африки.

Отметим, что помет хищных зверей жуками-копрофагами почти не потребляется, так как содержит в основном лишь плохо перевариваемые компоненты. Например, помет волков и гиен состоит в основном из шерсти их жертв и извести от разрушенных костей.

Личинки мух в значительном масштабе утилизируют лишь полужидкий, обычно свежий помет крупных животных. Благодаря специфическим условиям личинки нескольких видов мух, в условиях нашей страны в первую очередь синей мясной мухи (*Calliphora uralensis*), могут массово размножаться в выгребных ямах деревенских и дачных туалетов. Как видно из названия, этот вид мух не является облигатным копрофагом, как и развивающаяся в свежем коровьем помете навозница рыжая (*Scathophaga stercoraria*); взрослые особи последней могут охотиться на мелких насекомых. В жидком помете размножаются и живут и ряд родов специализированных жгутиконосцев-копрофагов, в условиях нашей страны совершенно не изученных даже в отношении видового состава.

Помет мелких беспозвоночных (например, листогрызущих насекомых) в значительной мере утилизируют беспозвоночные животные, как специализированные копрофаги, так и характеризующиеся широким спектром питания. Остатки помета беспозвоночных разрушаются деструкторами – грибами и бактериями.

Достаточно известной, хотя и не особенно распространенной формой поведения является **аутокопрофагия** – поедание некоторыми видами животных собственных экскрементов. К таким животным относятся некоторые грызуны (морские свинки, шиншиллы) изайцы. Их пищеварительный тракт часто не в состоянии с первого раза эффективно переварить растительную пищу. При этом многие высокомолекулярные вещества (гемицеллюлозы) не всасываются стенками кишечника при первом прохождении, такие питательные вещества становятся доступными после длительной обработки микрофлорой кишечника. Животные имеют возможность повысить полезное действие пищи, заново поедая полупереваренную пищу. Аутокопрофагами являются также некоторые беспозвоночные, например многоножки (*Apheloria montana* и др.). Названный вид многоножек в природных условиях поедает как растительный детрит лесной подстилки, так и собственные эксперименты; если же в условиях эксперимента этих животных лишали второго вида пищи, их рост полностью прекращался.

Говоря о природных процессах разложения экскрементов, следует упомянуть чисто прикладную проблему утилизации содержимого т.н. выгребных ям, т.е. сельских и дачных туалетов, не подключенным к системам канализации. Самым простым способом утилизации является откачка этого содержимого. Вариант прост в исполнении – достаточно обеспечить удобный подъезд спецтранспорта к выгребной яме и своевременно вызвать ассенизаторов. Однако этот способ имеет существенные недостатки – каждый вызов ассенизаторской машины оплачивается и стоит не так уж мало, особенно в удаленных населенных пунктах, что может существенно обременять бюджет порой совсем не богатых владельцев сельских подворий и дач.

Приемлемой альтернативой является использование **биопрепаратов** для выгребных ям и туалетов. Такие препараты эффективны и безопасны, но для их применения требуется соблюдение определенных условий, необходимых для поддержания жизнедеятельности бактерий. Эти условия довольно различны в зависимости от видов препаратов (анаэробных либо аэробных) и обычно детально прописываются на их фабричной упаковке. Биопрепараты не только разлагают отходы, уменьшая потребность в откачке, но и образуют плодородный ил, пригодный для использования в качестве органического удобрения.

Образующиеся под действием биопрепаратов отходы разделяются на жидкую и илистую фракции. Жидкая часть (осветленная вода) может дренироваться в почву, уменьшая объем стоков в яме, или применяться для полива растений. При применении биопрепаратов неприятный запах становится практически незаметен. Бактерии, входящие в состав подобных средств, вытесняют гнилостные микроорганизмы, предотвращают возникновение биохимических процессов с выделением неприятно пахнущих газов. При биологической обработке отходов устраняется (вытесняется) патогенная микрофлора, в том числе, и болезнетворные бактерии. Бактерии воздействуют исключительно на органику (некоторые из них способны «переработать» и

туалетную бумагу) и безопасны для любого материала (пластика, металла, бетона), из которого изготавливаются конструкции очистных сооружений и коммуникаций. Присутствие бактерий не оказывает негативного влияния на организм человека и безопасно для животных, присутствующих в доме или на участке. Эти биопрепараты не токсичны, не вызывают раздражения и аллергии.

1.3.2.3. «Истинные» детритофаги (поедатели растительного детрита)

Разложение растительного детрита на первых его стадиях происходит в результате жизнедеятельности целого комплекса организмов: простейших, нематод, коловраток, почвенных клещей, ногохвосток, мокриц, многоножек, дождевых червей, жуков и др.

Простейшие особенно многочисленны во влажных почвах. Общая биомасса простейших на 1 га в некоторых видах почв может достигать 0,5 тонны! Основную их массу составляют сапротрофы, т.е. детритофаги. При этом, однако, биомасса простейших всегда уступает биомассе микрофлоры! Видовое разнообразие почвенных простейших достаточно велико. Так, в почвах умеренной зоны Европы обнаружено свыше 500 видов простейших, при этом здесь представлены и жгутиконосцы, и саркодовые, и инфузории. Наиболее характерными **жгутиконосцами** почв являются бурые *Cryptomonas* и желтоватые *Ochromonas*, а также сапротрофные зоомастигины из родов *Bodo*, *Cercomonas*, *Oicomonas* и *Monas*. Из сапротрофных почвенных **саркодовых** следует назвать в первую очередь амёб из рода *Plagiopyxis*. Прочие роды обитающих в почве амёб, в том числе многочисленные раковинные амёбы, являются большей частью хищниками, поедающими бактерий. В целом, амёб особенно много много в болотных почвах. К сожалению, не только биология, но даже фауна почвенных амёб на территории нашей страны никогда никем не изучалась и представляет обширное поле деятельности для будущих исследователей.

К детритофагам, поедающим мелкие частицы взвешенного в водной среде детрита, относятся и многие **инфузории**: *Holotricha* (роды *Colpoda* и *Paramaecium*) с равномерным расположением ресничек, *Spirotricha*, имеющие спиральные ряды ресничек (род *Stylonichia*) и *Peritricha*, клетки которых поперечно как бы «срезаны» в месте, где имеется ротовое отверстие, а также прикрепленные формы со «стебельком» (род *Vorticella*). Распределение этих групп по разным типам почв зависит не только от их увлажненности, но и ряда других характеристик (рН, минерального состава, структуры почвенных частиц и др.).

Свободноживущие **нематоды** имеют рот в форме гладкой воронки, через которую пищевой комочек без задержки проскальзывает в пищевод. Мускулатура пищевода обеспечивает глотательные движения. Нематоды глотают все: жидкость с растворенными в ней продуктами распада, мелкие растительные частицы, бактерий и частицы грибов. Однако нематоды в большинстве своем не стали узкими специалистами и способны жить не только в местах гниения растительных остатков, но и во влажной почве, вокруг

корней. Они могут даже проникать внутрь корневой ткани растения, используя в ней отдельные загнивающие клетки.

Коловратки, населяющие как водоемы, так и влажные почвы, в большинстве своем полифаги. Они питаются водорослями, бактериями и детритом, есть хищники, питающиеся простейшими и другими коловратками. Но есть среди них и монофаги, в том числе и такие, которые питаются только детритом

Почвенные клещи представлены большим числом видов, среди которых есть хищники, паразиты, но многие виды питающиеся разлагающимся органическим веществом. Из числа последних наиболее обычны мелкие панцирные клещи – орибатида (Oribatidae). Интересно, что в хвойных лесах именно клещи-орибатиды являются основными разрушителями хвойного опада, который с трудом усваивается другими животными.

Ногохвостки особенно многочисленны и представлены большим числом видов на остатках споровых растений, а также грибов, что свидетельствует о древности этой группы. Они способствуют разложению, превращению в гумус растительных остатков и также играют очень важную роль в почвообразовании. Ногохвостки заглатывают вместе с кусочками частично переваренного растительного детрита и растущих на нем бактерий и грибы, получая значительную часть энергии и питательных веществ именно от микроорганизмов. Интересно отметить, что есть особая группа ногохвосток, размножающихся на кладбищах и поселяющихся в человеческих захоронениях.

Из членистоногих почвенными детритофагами в первую очередь являются **многоножки** и **мокрицы**. Из многоножек на питании разлагающимися растительными остатками специализированы в первую очередь многочисленные виды класса Diplopoda, имеющие сильно дифференцированный пищеварительный тракт, состоящий из ряда отделов. Это связано с происходящими в нем бродильными процессами, обеспечивающими расщепление и усвоение пищи.

Дождевые черви как поедатели растительного опада хорошо известны. Их биомасса особенно велика в почвах лиственных лесов (до 100 кг на гектар), но встречаются они почти повсеместно. Это одни из немногих животных, осуществляющих разложение целлюлозы с помощью собственных (экзогенных) ферментов **целлюлаз**.

Для переработки органических отходов в практикуется т.н. **вермикультура** – разведение дождевых червей. Кроме того, что вермикультура позволяет переработать различные виды органических отходов в экологически чистое удобрение – биогумус, – полученную в итоге биомассу можно использовать в качестве кормовых добавок к рациону домашних свиней и птицы.

Технология вермикультуры сравнительно проста. Из различных органических отходов (навоза, куриного помета, соломы, опилок, опавших листьев, сорняков, веток деревьев и кустов, отходов перерабатывающей промышленности и овощехранилищ и т. д.) готовят компост. После того, как в компосте условия среды приводят к оптимальным, в него заселяют червей.

Через 2–3 месяца размножившихся червей выбирают, а получившийся биогумус используют в качестве удобрения.

Основоположник вермикультуры, доктор Томас Дж. Баррет (1884–1975) на своей ферме в Англии с 1937 по 1950 год использовал вермикультуру дождевого червя (*Eisenia fetida*) для повышения урожаев и в своих публикациях сообщал о выращенной в итоге моркови массой 2,7 кг, пастернаке в 1,8 кг, урожае картофеля более 100 т/га, и т.п.

Жесткокрылые (жуки) являются основными поедателями отмершей древесины и коры. Короеды специализируются на выедании нижних слоев коры, зачастую поселяясь и в коре живых деревьев, в массовом количестве – на ослабленных и больных, на этих стадиях выступая скорее в роли паразитов. Однако некоторые виды можно в большом количестве встретить и на уже погибших деревьях в первые 2–3 года после их гибели.

Многочисленные виды жуков-дровосеков (усачей) в большинстве своем поселяются в древесине мертвых деревьев, где их личинки прогрызают длинные ходы. Так питается и личинка самого крупного вида жуков мировой фауны – исполинского дровосека. Некоторые виды дровосеков (например, дровосек домовый *Hylotrupes bajulus*) нередко повреждают деревянные постройки.

Схожий образ жизни ведут и некоторые жуки-златки. Одна из них, златка пожарная (*Melanophila acuminata*), специализируется на поедании древесины обгоревших деревьев и в массе размножается на лесных гарях.

Мертвой древесиной питаются и многие виды отряда **Перепончатокрылых** из числа термитов, муравьев-древоточцев и рогахвостов. У некоторых термитов простейшие составляют до 60% общей массы тела, концентрируясь в заднем расширенном отделе кишечника. Именно эти термиты питаются мертвой древесиной, сильно измельчая ее перед заглатыванием.

Поедателем древесины, в свое время причинявшим ощутимый вред судоходству, является и один из морских моллюсков – так называемый корабельный червь (*Lyrodus pedicellatus*).

Переваривание основных компонентов опавших листьев и древесины – целлюлозы и лигнина, – представляет значительную проблему для животных. Собственный фермент для разрушения целлюлозы – **целлюлазу**, – имеют лишь немногие детритофаги. Как уже отмечалось, это дождевые черви, а также некоторые растительноядные улитки, питающиеся тканями живых растений. Прочие детритофаги обычно используют целлюлазы из симбиотических микроорганизмов, вступая с ними в мутуалистические связи. С помощью симбионтов, например, термиты способны достаточно эффективно переваривать и лигнин.

1.3.2.4. Бактерии и грибы – основные сапротрофы

В биоценозах, не подверженных интенсивному выпасу копытных животных, например, в лесах, большая часть продукции растений не

потребляется непосредственно растительноядными животными, а отмирает, подвергаясь затем разложению сапротрофными организмами и минерализации. В водных экосистемах (особенно в эвтрофных водоемах и на больших глубинах океана) часть продукции растений и животных также поступает в детритные трофические цепи с прямым включением сапротрофов.

Процесс разрушения мертвого органического вещества бактериями и грибами протекает в несколько этапов. Первым из них является заселение остатков бактериями и грибами, споры которых имеются везде. Одновременно с этим идут и внутренние изменения этих остатков: ферменты в мертвых тканях расщепляют углеводы и белки (автолиз), из тканей уходит вода, и т.п.

Бактерии, а также грибы, поселившись на мертвых тканях, в первую очередь используют растворимые вещества (гл. обр. аминокислоты и сахара). Особенно характерны для этой стадии разложения так называемые «сахарные грибы» – *Penicillium*, *Mucor*, *Rhizopus*. Эти грибы особенно быстро растут на ранних стадиях разложения субстратов с высоким содержанием углеводов (прокисающий хлеб, плоды...).

Бактерии же особенно обильно поселяются, например, на еще влажной опавшей листве, на силосе, на заквашенной капусте. В частности, молочнокислые бактерии метаболизируют углеводы при анаэробном брожении и образуют органические кислоты, в основном молочную.

Таким образом, и грибы, и бактерии в первую очередь потребляют легко расщепляемые углеводы – сахара. При достаточном количестве кислорода микроорганизмы разлагают сахара до CO_2 . В анаэробных условиях брожение приводит к неполному разложению сахаров и образованию других органических продуктов – спирта и органических кислот.

После разложения сахаров оставшиеся вещества мертвых тканей разлагаются гораздо медленнее. По степени устойчивости их можно расположить в следующем порядке: сахара – крахмал – пектины – белки – целлюлоза – лигнин – кутины. Поэтому процесс разрушения далее замедляется, особенно в растениях, где существенным препятствием являются твердые клеточные стенки (гифы грибов должны проникать через содержащие лигнин перегородки). В эти процессы постепенно вовлекаются микроорганизмы, разрушающие целлюлозу и сложные белки. Наибольшее разнообразие микрофлоры достигается на средних стадиях разложения (например, листового опада), потом оно снижается.

В разложении белков важную роль играют не только бактерии, но и актиномицеты. Белки разлагаются актиномицетами и бактериями или до конечных продуктов (сероводорода, аммиака и воды), или до образования промежуточных веществ (пептонов и аминокислот). Интенсивность разложения белков зависит от условий аэрации, состава питательной среды, температуры и других факторов.

Механизмы разложения белков основаны на ферментативных реакциях. В мицелии грибов и бактериальных клетках имеются наборы ферментов, необходимых для осуществления специфических химических реакций. Эти ферменты выделяются в мертвое вещество; некоторые из продуктов его

разложения поглощаются разлагающими организмами, для которых они служат пищей, другие остаются в среде.

Азотсодержащие белки разлагаются в 2 этапа:

Первый этап: Расщепление под влиянием аэробных и анаэробных микроорганизмов, с выделением содержащегося в них азота в виде NH_3 (стадия аммонификации) и образованием пептонов, а затем аминокислот. Последующее окислительное и восстановительное дезаминирование и декарбоксилирование приводят к полному распаду пептонов и аминокислот. Длительность этого первого этапа в условиях умеренного климата составляет от одного до нескольких лет.

Второй этап: Окисление NH_3 сначала до HNO_2 , а затем до HNO_3 . Окончательное возвращение азота в атмосферу происходит под действием бактерий – денитрификаторов, которые разлагают нитраты молекулярного азота. Продолжительность этапа может составлять 30–40 лет и более.

В биосфере в результате нитрификации – окисления аммиака и других азотсодержащих органических соединений при участии грибов и бактерий – образуются различные оксиды азота, которые являются основой образования азотной кислоты. Азотная кислота, соединяясь с металлами, дает соли. В результате деятельности денитрофицирующих бактерий соли азотной кислоты восстанавливаются до азотистой кислоты и далее до свободного азота

Распад серосодержащих белков происходит по другой схеме: При гидролитическом распаде белков сера восстанавливается до сероводорода, который токсичен для многих групп микроорганизмов. Но в водоемах и почве встречаются серобактерии, окисляющие восстановленные соединения серы до свободной серы и сульфатов. Эти бактерии живут при высоких концентрациях сероводорода в окружающей среде. Сероводород для них служит источником энергии для синтеза органического вещества.

Анаэробное разложение белков вызывается спорообразующими палочками *Bacillus putrificus*, *Bacillus sporogenes*, а также факультативными анаэробами *Proteus vulgaris* и *Escherichia coli*. Кроме грибов и бактерий, живые организмы (за редким исключением), не в состоянии разлагать молекулы целлюлозы. Целлюлозолитические бактерии содержат ферменты, позволяющие производить разложение целлюлозы. Аэробы окисляют молекулы целлюлозы до углекислого газа и воды; анаэробы в процессе гидролиза разлагают молекулы целлюлозы до органических кислот, в числе которых имеется целая группа т.н. **гуминовых кислот**. Они представляют собой сложную смесь высокомолекулярных природных органических соединений (их точные формулы не крайне трудно поддаются определению), образующихся при разложении отмерших растений и их последующей т.н. гумификации. Гумификация – это процесс биохимического превращения продуктов разложения органических остатков в гумус при участии микроорганизмов, воды и кислорода. В сухом состоянии гуминовые кислоты представляют неплавкий аморфный тёмно-бурый порошкообразный продукт. Они входят в состав органической массы торфа, углей, некоторых почв.

Жизнедеятельность почвенных микроорганизмов осуществляется на почвенных частицах, поверхность которых в 1 г почвы может достигать 50 м². В почвах, как правило, по биомассе доминируют грибы, однако биомасса бактерий сопоставима. В отношении же видового состава, безусловно, доминируют бактерии (по некоторым данным, их может быть до тысячи видов в 1 г почвы). Однако стоит заметить, что видовой состав сапротрофных почвенных бактерий трудно поддается изучению, а их систематика в целом слабо разработана. Дело в том, что сапротрофные бактерии разных видов находятся в тесных симбиотических связях друг с другом и крайне трудно выделяются в чистые культуры. Определенный прогресс в систематике сапротрофных бактерий наметился лишь в последнее время, с развитием молекулярно-генетических подходов в исследованиях. Число видов грибов в почве на порядок-два ниже числа видов бактерий.

Итог разложения растительного опада: его большая часть разлагается до CO₂ и H₂O, а 5–40% превращается в гуминовые кислоты, меланины и др. Скорость этих процессов зависит от ряда факторов:

- влажности почвы,
- температуры,
- pH среды,
- доступа кислорода,

и некоторых других условий. При этом влажность играет ведущую роль. При минимальной увлажненности почвы основную роль в разложении опада берут на себя грибы родов *Penicillium* и *Aspergillus*. Характерный запах земли на этой стадии определяют летучие продукты жизнедеятельности актиномицетов – геосмин и др.

Интересно, что некоторые виды грибов рода *Aspergillus* патогенны для человека и вызывают грибковые заболевания кожи или ногтей. Однако вероятность заражения человека патогенными штаммами этих грибов из почвы крайне низка (чаще всего ими заражаются при посещении общественных бань). С другой стороны, в народной медицине издавна практиковалось лечение земель, основанное на использовании антибиотических свойств актиномицетов. Чернозем прикладывали к ранам для предотвращения развития гнойных заболеваний. Практические приемы такой профилактики в медицине разрабатывал, в частности, В.Ф. Войно-Ясенецкий – известный хирург первой половины XX века, бывший крайне неординарной личностью. Доктор медицины и православный епископ в одном лице, за книгу «Очерки гнойной хирургии», он был удостоен Сталинской премии.

При более высокой влажности ведущее значение в почвообразовании приобретают бактерии. Однако в этих условиях более активно развиваются и фитопатогенные грибы – *Fusarium*, *Phytophthora* и др. И лишь при очень большой влажности почвы на первый план выходят анаэробные бактерии. На деятельности этих бактерий, в частности, основан прием денитрификации почв, перенасыщенных нитратами, с помощью временного переувлажнения. На затопленной территории с избыточно насыщенной нитратами почвой анаэробные бактерии разрушают нитраты до азота и закиси азота N₂O.

Иногда при разложении органического вещества почвы в ней образуются своеобразные минеральные новообразования биологического происхождения. Наиболее часто встречаются гумусовые новообразования. Они хорошо заметны и имеют форму пленок, потеков или корочек, реже – дендритов темного тона, а в болотистых почвах – прослойки другой окраски либо конкреций с округлыми очертаниями. Схожую природу имеет и явление **фоссилизации** (лат. fossilis ископаемый) – процесса превращения остатков вымерших животных и растений в окаменелости путем замещения органических веществ минеральными.

1.3.3. Образование полезных ископаемых

В условиях нашей страны наиболее распространенным полезным ископаемым является **торф**. Он состоит из не полностью разложившихся остатков растений, продуктов их распада (гумуса) и минеральных частиц; в естественном состоянии содержит 86–95% воды. Для превращения растительных остатков в торф необходимы особые условия, препятствующие их полному окислению, в первую очередь анаэробная среда. Такие условия и наблюдаются при быстром погребении отмерших растений под накапливающимися новыми осадками на дне стоячих водоемов (болот и непроточных озер).

Наиболее распространенными местами образования торфа являются торфяные болота. Процесс образования торфа здесь связан с ежегодным приростом растений (сфагновых и гипновых мхов, осоки, тростника), их отмиранием, накоплением и неполным распадом фитомассы в условиях избыточного увлажнения и недостаточного доступа кислорода. Деструкция происходит вследствие интенсивной деятельности микроорганизмов и выщелачивания. Эти процессы разложения растений заканчиваются в верхнем (глубина 0,2–0,9 м) торфогенном слое залежи под воздействием гетеротрофных почвенных организмов-деструкторов, в первую очередь бактерий и грибов.

Разложение растительных остатков происходит преимущественно в тёплый период года, при пониженных уровнях грунтовых вод. Интенсивность разложения биомассы зависит от вида растений, их химического состава, кислотности среды, климатических условий, воздухонасыщенности торфогенного слоя, и других факторов. В итоге от 8 до 33% биомассы превращается в торф. Остальная часть разлагается до полной минерализации, усваивается живыми растениями, улетучивается в атмосферу или вымывается фильтрационным потоком, в т.ч. часть органических веществ в виде гуминовых, фульвокислот и других соединений.

Образовавшийся торф захоранивается накапливающейся фитомассой и изолируется от воздушной среды. Разложение растительных остатков в нём почти прекращается, и он сохраняет свои свойства на протяжении тысячелетий. Наиболее мощные отложения торфа образуются в котловинах бывших озер (рисунок 1.3.1).

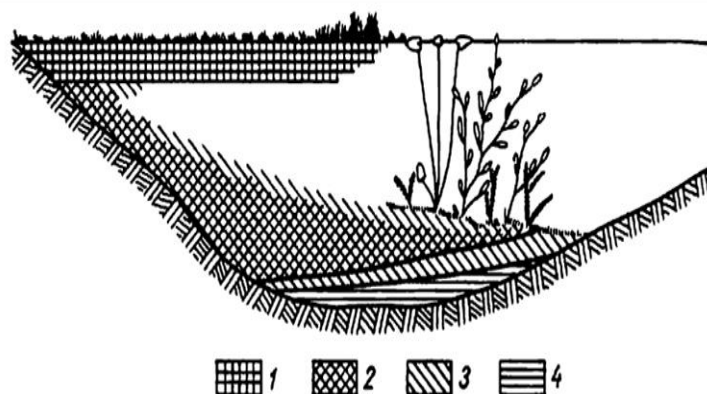


Рисунок 1.3.1 – Схема накопления органических отложений в котловине зарастающего озера (1 – сплавинный слой водных растений, 2 – донные отложения детрита, 3 – ил, 4 – торф)

Средняя скорость накопления торфа в разных условиях составляет от 0,2 до 1 мм в год. Благодаря специфическим условиям в отложениях торфа нередко сохраняются в сравнительно мало поврежденном виде различные остатки живых организмов, вплоть до мумифицированных трупов людей, утонувших в болоте сотни лет назад.

Образование **каменного угля** происходило в некоторые из минувших геологических эпох как процессы дальнейшей трансформации отложений торфа. Под воздействием давления отлагающихся поверх слоев торфа толщ горных пород (например, при извержениях вулканов) и под влиянием повышенной температуры сначала образуется бурый уголь, а затем каменный, причем содержание свободного углерода в нем увеличивается, а сложных органических веществ становится все меньше. Крайней стадией этого процесса является образование антрацита – наиболее богатого углеродом каменного угля.

В геологическом прошлом образование каменного угля шло в крупных масштабах, начиная с того времени, когда на Земле появилась достаточно пышная и разнообразная наземная растительность. Большие залежи каменных бурых углей встречаются среди толщ осадочных горных пород всех геологических систем, начиная с девонской. Особенно крупные их запасы известны в отложениях карбона, перми, юры и палеогена.

Образование **нефти** поддается объяснению несколько труднее. В связи с этим существует несколько теорий, пытающихся объяснить это явление, которые можно разделить на две группы: теории биогенного и теории абиогенного происхождения.

Авторы теории **биогенного происхождения** считают местом образования нефти дно древних океанов. Согласно этой теории, при оседании на дно органического вещества (остатков планктона) в отложениях происходило его постепенное преобразование. В условиях древних теплых морей органическое вещество поступало на дно быстрее, чем могло разложиться. При погружении осадков на глубину 3–6 км, с повышением температуры свыше 50 °С, органическое вещество подвергалось термическому и термокаталитическому

распаду полимерлипоидных и других компонентов, при котором могли образовываться жидкие углеводороды. Они имеют повышенную подвижность, и образующаяся нефть могла смещаться, собираясь в т.н. «ловушках» (понижениях и трещинах морского дна). В результате движения континентов некоторые ловушки могли оказаться на территории континентов или шельфа, однако большая часть органических осадков остается захороненной под дном океана.

Теории **абиогенного происхождения** (сюда относятся несколько альтернативных гипотез, у которых на сегодняшний день очень мало сторонников) говорят о происхождении нефти из неорганического вещества на сверхбольших глубинах в условиях колоссальных давлений и высоких температур. В целом, абиогенные гипотезы нефтеобразования, несмотря на свою популярность вплоть до середины XX века, не позволяли делать эффективных прогнозов для открытия новых нефтяных месторождений и поэтому утратили популярность.

1.3.4. Биоремедиация и обработка биологических отходов

Использование редуцентов для практических целей входит в состав особого направления – экологической биотехнологии; поэтому здесь эти вопросы рассмотрены предельно кратко.

Включает 3 направления:

1. Биоразрушения.
2. Биологическая обработка органических отходов.
3. Биоремедиация.

Технологии биоразрушения разрабатываются, в частности, как ответ на накопление в окружающей среде ксенобиотиков. **Ксенобиотики** – это чужеродные (по отношению к живой природе) вещества, созданные человеком. Характеризуются высокой биологической активностью даже при очень низких концентрациях. Переносятся по пищевым цепям и накапливаются на конечных этапах (в т.ч. в организме человека). Многие ксенобиотики характеризуются токсичностью и проявляют мутагенную, канцерогенную, тератогенную или аллергенную активность.

Разрушение ксенобиотиков проходит разными путями в зависимости от их химической природы и условий окружающей среды. Как правило, процессы разрушения включают реакции гидролиза, в которых сложные органические молекулы расщепляются при присоединении воды. Но продукты трансформации ксенобиотиков тоже часто бывают токсичными.

Живущие в почве и других средах бактерии и грибы могут активно включаться в разрушение ксенобиотиков. Из бактерий это в первую очередь *Pseudomonas*, *Sphingomonas*, *Acinetobacter*, из грибов – *Penicillium*, *Aspergillum*, *Fusarium*. Биodeградация ксенобиотиков наиболее эффективно осуществляется комплексными сообществами микроорганизмов разных видов, однако в природных условиях эти процессы идут очень медленно. Технологии

биоразрушения направлены на стимулирование разрушающей активности микроорганизмов. Это может достигаться несколькими путями:

1. Добавление элементов, недостаток которых может играть роль лимитирующего фактора (азота, фосфора и др.).
2. Адаптирование микроорганизмов путем создания более активных штаммов.

В настоящее время получение таких штаммов является одним из наиболее активно развивающихся направлений экологической биотехнологии.

Биологическая обработка органических отходов включает как очистку сточных вод, так и обработку твердых отходов. Технологии очистки сточных вод рассматриваются в рамках других курсов специальности «Биоэкология».

Способы обработки твердых отходов с использованием микроорганизмов-редуцентов включают:

1. Компостирование;
2. Твердофазная анаэробная ферментация;
3. Погребение на свалках и полигонах.

Компостирование – это технология ускорения естественных процессов расщепления органических отходов в специальных компостных кучах при помощи микроорганизмов. Является эффективным методом утилизации мусора, применяемым во многих сферах экономики, в том числе на крупных сельскохозяйственных и пищевых предприятиях. Вместе с тем, может эффективно использоваться в частных хозяйствах и на дачных участках. Методика дает возможность избавиться от отходов биологического происхождения и, одновременно, получить экологически чистое удобрение – компост.

В процессе компостирования аэробный процесс окисления органической биомассы микроорганизмами сопровождается выделением тепла. Компостированию могут подвергаться как отходы промышленной переработки сельскохозяйственного сырья, так и отходы частного хозяйства (навоз, растительные и кухонные отходы, фекалии человека). Получаемый при этом продукт – гумусообразный компост, – является хорошим почвенным удобрением, а выделяемое из компостной кучи тепло можно использовать для обогрева теплиц и парников.

При интенсивном компостировании больших объемов используется аэрация с помощью перфорированных труб или вентиляторов. В бытовых условиях эта проблема решается складированием в цилиндрические решетчатые резервуары.

При слишком высоких температурах (+76–78°C) процессы биодеструкции могут ингибироваться; оптимальной является температура +52–63°C. Эта температура достаточна для гибели патогенных микроорганизмов, яиц глистов и семян сорняков.

Захоронение твердых отходов на свалках и полигонах. В погребенных отходах идут очень медленные процессы анаэробной деградации мусора за счет микроорганизмов. При этом, однако, в течение первого года после захоронения мусора начинается выделение метана, которое полностью и завершается в среднем через 50 лет. В верхней, аэробной части захороненной свалки формируются сообщества метанооксиляющих микроорганизмов – своеобразный «микробный биофильтр».

В целом, выделяемый т.н. свалочный биогаз состоит из метана (до 60%), углекислого газа (до 40%) и микропримесей – в т.ч. токсичных (сероводород, меркаптаны, и т.п.). Свалки производят до 7% метана на планете, усугубляя парниковый эффект.

Под **биоремедиацией** понимают комплекс технологий очистки от загрязнений, в которых используются биологические системы, катализирующие разложение или трансформацию химических веществ из более опасных в менее опасные формы.

Выделяют три основных направления биоремедиации:

1. Собственно биоремедиация (нужен только мониторинг, процесс идет за счет деятельности природных комплексов бактерий). Экономически наименее затратные технологии.

2. Биостимуляция – проведение модификации окружающей среды (аэрация, нанесение дополнительных источников питания, и т.д.). При этом часто требуется дехлорирование хлорсодержащих углеводов.

3. Биоусиление – добавление особых штаммов микроорганизмов, ускоряющих процессы разложения. В качестве примера можно привести специально сконструированный штамм *Pseudomonas*, способный разлагать широкий спектр хлорбензоатов и хлорфенолов.

2. ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

Занятие 1. Первичные продуценты водных экосистем. Методы полевых исследований (4 часа).

Занятие 2. Определение первичной продукции «биомассным методом» (2 часа).

Занятие 3. Определение количественных показателей фитопланктона (4 часа).

Занятие 4. Расчет вторичной продукции экосистем (4 часа).

Занятие 5. Потребление пищи консументами (4 часа).

Занятие 6. Фитофаги – хищники с пастбищным типом питания (2 часа).

Занятие 7. Детритофаги, их функции и эффективность (2 часа).

3. РАЗДЕЛ КОНТРОЛЯ ЗНАНИЙ

3.1. Примерный перечень вопросов к зачету

1. Понятие биотического и биогеохимического круговоротов. Потоки энергии. Круговорот веществ.
2. Место первичных продуцентов в структуре биосферы. Роль первичных продуцентов в биотическом (биогеохимическом) круговороте.
3. Положение первичных продуцентов в классификационных системах органического мира Земли.
4. Функциональные типы первичных продуцентов
5. Первичные продуценты, в основе новообразования органического вещества которыми лежит аноксигенный фотосинтез.
6. Первичные продуценты, в основе новообразования органического вещества которыми лежит бесхлорофилльный тип фотосинтеза.
7. Первичные продуценты, в основе новообразования органического вещества которыми лежит хемосинтез.
8. Роль первичных продуцентов в почвообразовании и формировании почвенного плодородия.
9. Биогеохимические функции первичных продуцентов
10. Эдафотильные водоросли
11. Первичная продукция: понятия и определения
12. Определение первичной продукции «кислородными» методами
13. Определение первичной продукции по урожаю.
14. Определение первичной продукции по измерениям двуокиси углерода
15. Определение первичной продукции методом радиоактивных изотопов
16. Определение первичной продукции по содержанию хлорофилла
17. Определение первичной продукции на основании флуоресцентного анализа. Дистанционные методы.
18. Факторы, лимитирующие первичную продукцию в водных экосистемах
19. Факторы, лимитирующие первичную продукцию в наземных экосистемах
20. Общая оценка продуктивности биосферы.
21. Широтное изменение первичной продукции континентальных экосистем и факторы его определяющие.
22. Вертикальное изменение первичной продукции в наземных и водных экосистемах
23. Широтное изменение первичной продукции в Мировом океане и факторы его определяющие
24. Консументы как функциональный элемент экосистемы.

25. Чужеродные виды консументов и их роль в экосистемах.
- Инвазивные коридоры
26. Спектры питания консументов
 27. Коэволюция хищника и жертвы
 28. Теория оптимального добывания пищи
 29. Связь величин рациона с массой тела животных
 30. Фитофаги. Влияние популяции фитофага на популяцию жертвы
 31. Фитофаги-фильтраторы
 32. Типы питания консументов
 33. Настоящие хищники
 34. Специализированные и неспециализированные хищники. Элементы поведения хищника
35. Модель Лотки-Вольтера
 36. Влияние хищников на продукционные процессы
 37. Интродукция и удаление хищников
 38. Вторичная продукция
 39. Методические основы выражения и расчета вторичной продукции
 40. Продукция популяций без постоянного пополнения и с постоянным пополнением (общие подходы)
 41. Методы расчета вторичной продукции (метод Бойсен-Иеснсена, графический метод).
 42. Влияние факторов среды на скорость продуцирования органического вещества консументами
43. Биоманипуляция: основные принципы и механизмы
 44. Редуцентное звено биотического круговорота
 45. Донные (иловые) отложения и характеристика их микрофлоры.
 46. Процессы образования и разложения гумуса и доминирующая роль грибов.
 47. Способы утилизации активного ила
 48. Экстенсивные методы очистки сточных вод, их характеристика и особенности
49. Использование биоремедиации и условия проведения процесса
 50. Типы питания детритофагов в водных экосистемах
 51. Роль простейших в функционировании активного ила.
 52. Качественные и количественные характеристики состава микрофлоры активного ила
53. Симбиоз детритофагов и микроорганизмов и его роль в разложении органического вещества
 54. Основные принципы распространения редуцентов в экосистемах
 55. Детрит. Детритофагия.
 56. Типы экологических стратегий грибов.
 57. Детритные цепи питания.
 58. Роль и участие микроорганизмов в биогеохимических процессах
 59. Экологическая микробиология как наука

60. Копрофагия.
61. Зимогенная, автохтонная и олиготрофная микрофлора, характеристика
62. Разложение органического вещества в водоемах. Зоны распространения микроорганизмов.
63. Общая характеристика процессов очистки сточных вод.
Преимущества биологических методов
64. Сравнительный анализ функционирования редуцентного звена в наземных и водных экосистемах.
65. Экологические стратегии микроорганизмов: сравнительный анализ
66. Методы изучения и учета микроорганизмов в экосистемах.
- Показатели БПК и ХПК, их характеристика
67. Биоремедиация. Общая характеристика процесса и преимущества в использовании
68. Процессы разложения органического вещества в анаэробных условиях.
Анаэробная очистка сточных вод.
69. Почва как среда обитания для микроорганизмов. Свойства, влияющие на разложение органического вещества
70. Основные этапы очистки почвы с использованием биоремедиации.
Биоремедиация *in situ* и *ex situ*
71. Особенности разложения органического вещества в почве
72. Характеристика водных микроорганизмов и деструкция органического вещества в водоемах

3.2. Примерный перечень заданий в тестовой форме

Вопросы, представленные в этом разделе, предназначены для первичного самоконтроля усвоения материала.

1. Укажите, какой процесс новообразования органического вещества характерен для *Cyanobacteria*:

- 1) кислородный фотосинтез;
- 2) анакисгенный фотосинтез;
- 3) хемосинтез;
- 4) бесхлорофильный фотосинтез.

2. Укажите, какой процесс новообразования органического вещества характерен для *Chloroxybacteria*:

- 1) кислородный фотосинтез;
- 2) анакисгенный фотосинтез;
- 3) хемосинтез;
- 4) бесхлорофильный фотосинтез.

3. Укажите, какой процесс новообразования органического вещества характерен для экстремально галофильной археи *Halobacterium salinarium*:

- 1) кислородный фотосинтез;
- 2) анакисгенный фотосинтез;
- 3) хемосинтез;
- 4) бесхлорофильный фотосинтез.

4. Основной фотосинтетический пигмент цианобактерий:

- 1) хлорофилл-а;
- 2) бактериохлорофилл-а;
- 3) фикоцианин;
- 4) бактериохлорофилл-g;
- 5) хлорофилл-в.

5. Укажите правильные варианты:

- 1) круговорот вещества и энергии в экосистеме;
- 2) круговорот вещества и поток энергии в экосистеме;
- 3) поток вещества и энергии в экосистеме;
- 4) круговорот вещества в экосистеме;
- 5) поток энергии в экосистеме.

6. Флористическая особенность почвенных сообществ водорослей, отличающая их от водных сообществ:

- 1) высокое разнообразие диатомовых водорослей;
- 2) высокое разнообразие желто-зеленых водорослей;

- 3) высокое разнообразие синезеленых водорослей;
- 4) высокое разнообразие эвгленовых водорослей.

7. Укажите правильное утверждение:

- 1) первичная продукция – это интенсивность образования органического вещества автотрофными организмами;
- 2) первичная продукция – это скорость образования органического вещества автотрофными организмами.

8. Укажите правильное утверждение:

- 1) первичная продукция сообщества – это разность между валовой первичной продукцией и дыханием автотрофных организмов;
- 2) первичная продукция сообщества – это разность между валовой первичной продукцией и дыханием автотрофных и гетеротрофных организмов.

9. В каких из перечисленных ниже экосистем можно определить первичную продукцию фитопланктона методом склянок в кислородной модификации?

- 1) олиготрофное озеро;
- 2) мезотрофное озеро;
- 3) мелководная река с быстрым течением;
- 4) слабоэвтрофный пруд.

10. Каким методом можно определить первичную продукцию планктона в тропической зоне Мирового океана:

- 1) метод склянок в кислородной модификации;
- 2) метод склянок в радиоуглеродной модификации.

11. Каким методом можно определить первичную продукцию луговой растительности:

- 1) биомассный методом (метод укосов);
- 2) аэродинамическим методом;
- 3) методом изолированных объемов.

12. Укажите правильные варианты:

- 1) биомасса фитопланктона составляет 3 г/ м^3 в сутки;
- 2) биомасса фитопланктона составляет 3 г/ м^3 ;
- 3) биомасса фитопланктона составляет $30 \text{ г/в столбе воды под } 1 \text{ м}^2$.

13. Укажите правильный вариант:

- 1) P/B-коэффициент характеризует скорость продукционного процесса;
- 2) P/B-коэффициент характеризует интенсивность продукционного процесса.

14. Укажите правильный вариант:

- 1) ассимиляционное число представляет собой отношение чистой первичной продукции к количеству хлорофилла-а;
- 2) ассимиляционное число представляет собой отношение валовой первичной продукции к количеству хлорофилла-а.

15. Укажите правильный вариант:

- 1) P/V-коэффициент – это отношение валовой первичной продукции к величине биомассы первичных продуцентов;
- 2) P/V-коэффициент – это отношение чистой первичной продукции к величине биомассы первичных продуцентов.

16. Укажите правильные варианты:

- 1) чистая продукция планктона составляет 2 г органического вещества/м³ в сутки;
- 2) годовая чистая продукция планктона небольшого озера составляет 2 т органического вещества;
- 3) чистая продукция планктона составляет 2 г органического вещества/м³.

17. Укажите правильный вариант:

- 1) ассимиляционное число отражает скорость продукционного процесса;
- 2) ассимиляционное число отражает интенсивность продукционного процесса.

18. Укажите правильный вариант:

- 1) хозяйственная продуктивность всегда больше биологической продуктивности;
- 2) хозяйственная продуктивность меньше или равна биологической продуктивности.

19. P/V-коэффициент в ходе сукцессии сообщества

- 1) уменьшается;
- 2) увеличивается;
- 3) остается неизменным.

20. Выберите правильный вариант:

- 1) P/V-коэффициент водных сообществ выше, чем наземных;
- 2) P/V-коэффициент водных сообществ ниже, чем наземных;
- 3) P/V-коэффициенты водных и наземных сообществ одного порядка.

21. Выберите правильный вариант:

- 1) P/V-коэффициент лесных сообществ выше, чем нелесных;
- 2) P/V-коэффициент лесных сообществ ниже, чем нелесных.

22. Консументы это:

- 1) гетеротрофные организмы;
- 2) представлены исключительно животными;

- 3) разлагают органические вещества до неорганических;
- 4) подразделяются на 4-5 порядков.

23. Выберите верные утверждения:

- 1) первичные консументы питаются фототрофными организмами;
- 2) медведя можно отнести и к первичным, и к третичным консументам;
- 3) консументы 2 порядка – всеядные;
- 4) паразитические растения относятся к первичным консументам.

24. Экологические пирамиды

- 1) бывают трех видов – чисел, биомассы, энергии;
- 2) могут быть правильными и перевернутыми;
- 3) работают только в водных экосистемах;
- 4) демонстрируют уменьшение величины параметров при продвижении к концу цепи питания.

25. Аллохтонное вещество экосистем

- 1) составляет 75 % в наземных экосистемах;
- 2) в крупном озере преобладает над автохтонным;
- 3) в небольших озерах ничтожно мало;
- 4) образуется в самих экосистемах.

26. Эффективность потребления кормовых объектов

- 1) составляет до 50% в сообществах с доминированием фитопланктона;
- 2) у первичных консументов ниже, чем у вторичных;
- 3) является показателем успешности в охоте хищника;
- 4) не зависит от порядка консумента.

27. Эффективность продуцирования организма

- 1) зависит от его таксономического положения;
- 2) у насекомоядных на порядок ниже, чем у насекомых-энтомофагов;
- 3) у детритофагов ниже, чем у фитофагов;
- 4) это процент ассимилированной энергии, включаемой в новую биомассу.

28. Выберите верные утверждения:

- 1) природные несубсидируемые экосистемы, получающие энергию от Солнца, занимают больше половины территории планеты;
- 2) природные субсидируемые экосистемы, получающие энергию от Солнца, обладают естественной плодородностью и высокой поддерживающей способностью;
- 3) искусственные промышленно-городские системы, получающие энергию топлива, имеют наименьший ежегодный приток энергии;
- 4) искусственные субсидируемые человеком экосистемы, получающие энергию от Солнца, имеют ежегодный приток энергии, как у тропического леса.

29. Эндогенное питание

- 1) может быть факультативным;
- 2) это процесс пищеварения в лизосомах;
- 3) происходит за счет тканевых симбионтов;
- 4) не встречается у позвоночных.

30. Ширина спектра питания организмов

- 1) может различаться у близкородственных видов;
- 2) всегда шире у первичных консументов;
- 3) не зависит от принадлежности консумента к определенному порядку;
- 4) может изменяться в течение жизненного цикла организма.

31. Ранжированное пищевое предпочтение

- 1) наиболее выражено у истинных хищников;
- 2) минимизирует общее выедание жертв хищником;
- 3) проявляется у консументов в бедной среде;
- 4) не проявляется у фитофагов.

32. Количественная оценка избирательности питания животных проводится с помощью

- 1) индекса Ивлева;
- 2) индекса Шорыгина;
- 3) коэффициента ассимиляции;
- 4) шкалы Бека.

33. Функциональный ответ это

- 1) связь между скоростью потребления пищи отдельным консументом и ее плотностью;
- 2) зависимость скорости потребления пищи от уровня метаболизма хищника;
- 3) степень трофической специализации организма;
- 4) изменение скорости метаболизма в зависимости от типа пищи.

34. Коэффициент усвоения ($1/U$)

- 1) растительной пищи ниже, чем животной;
- 2) равен отношению количества усвоенной пищи к количеству съеденной;
- 3) равен отношению количества съеденной пищи к количеству усвоенной;
- 4) при поедании одной и той же добычи может различаться у хищников из разных таксонов.

35. Апосематическая окраска

- 1) характерна исключительно для ядовитых животных;
- 2) служит защитой, поскольку позволяет животному сливаться со средой;
- 3) встречается преимущественно у третичных консументов;
- 4) является адаптацией к погодным условиям.

36. Хищниками являются

- 1) первичные консументы;
- 2) вторичные консументы;
- 3) гематофаги;
- 4) паразиты.

37. Организмы, потребляющие органическое вещество отмерших других организмов либо продуктов их жизнедеятельности – это:

- 1) консументы
- 2) редуценты
- 3) стенофаги
- 4) полифаги
- 5) монофаги.

38. Какое из перечисленных свойств не относится к характеристике редуцентов?

- 1) не убивают организмы, являющиеся их пищей
- 2) являются гетеротрофами
- 3) относятся к царствам животных, грибов и бактерий
- 4) регулируют численность своих жертв
- 5) входят в состав детритных пищевых цепей.

39. К облигатным некрофагам не относятся:

- 1) жуки-могильщики
- 2) жуки-кожееды
- 3) грифы
- 4) стервятники
- 5) акулы.

40. Устойчивость к патогенным микроорганизмам, развивающимся в тканях разлагающегося трупа, является свойством...

- 1) всех детритофагов
- 2) некрофагов и копрофагов
- 3) только некрофагов
- 4) только детритофагов
- 5) всех консументов и редуцентов.

41. Идеальным решением экологической проблемы человеческих захоронений в условиях нашей страны является:

- 1) захоронение всех умерших только на сельских кладбищах
- 2) кремация
- 3) захоронение в могилах ранее умерших родственников
- 4) захоронение в погребальных саванах в лесу
- 5) идеального решения на сегодняшний день не существует.

42. К числу копрофагов не относится:

- 1) жук-могильщик
- 2) жук-навозник
- 3) священный скарабей
- 4) жук-афодии
- 5) личинки мух.

43. К поедателям древесины не относятся...

- 1) корабельный червь
- 2) пилильщик
- 3) жуки-дровосеки
- 4) виноградная улитка
- 5) термиты.

44. Вещества мертвых тканей разлагаются в следующей последовательности:

- 1) сахара – белки – крахмал – пектины – целлюлоза – лигнин – кутины;
- 2) сахара – крахмал – пектины – белки – целлюлоза – лигнин – кутины;
- 3) сахара – крахмал – пектины – белки – лигнин – кутины – целлюлоза;
- 4) белки – сахара – лигнин – крахмал – пектины – кутины – целлюлоза;
- 5) сахара – крахмал – лигнин – пектины – белки – кутины – целлюлоза.

45. В расщеплении азотсодержащих белков отсутствует стадия...

- 1) аммонификации
- 2) окислительного дезаминирования
- 3) окислительного декарбоксилирования
- 4) окисления NH_3 до HN0_2
- 5) фоссилизации.

46. Процесс биохимического превращения продуктов разложения органических остатков в гумус при участии микроорганизмов, воды и кислорода называется...

- 1) минерализация
- 2) гумификация
- 3) аммонификация
- 4) аэробное окисление
- 5) фоссилизация.

47. Средняя скорость накопления торфа составляет...

- 1) от 2 до 5 мм в год
- 2) от 2 до 5 мм в месяц
- 3) от 0,02 до 0,05 мм в год
- 4) от 0,2 до 1 мм в месяц
- 5) от 0,2 до 1 мм в год.

48. Из числа полезных ископаемых абиогенное происхождение имеет только...

- 1) торф

- 2) каменный уголь
- 3) нефть
- 4) природный газ
- 5) гранит.

49. Самым нежелательным способом переработки твердых отходов является...

- 1) сжигание
- 2) компостирование;
- 3) твердофазная анаэробная ферментация;
- 4) погребение на свалках и полигонах;
- 5) использование в химической промышленности.

4. ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ

4.1. Учебно-программные материалы

Учебная программа учреждения высшего образования по учебной дисциплине для специальности: 1-33 01 01 «Биоэкология»
[Электронный ресурс]. – Режим доступа:
<http://elib.bsu.by/handle/123456789/160210> – Дата доступа: 6.10.2023.

4.2. Рекомендуемая литература

Основная

1. Данилов-Данильян, В.И. Экология : учебник и практикум для академического бакалавриата / Н.Н. Митина, Б.М. Малашенков ; под ред. В.И. Данилова-Данильяна. – М. : Издательство Юрайт, 2019. – 363 с.
2. Еремченко, О. З. Учение о биосфере : [учебное пособие для направления "Биология" академического бакалавриата] / О. З. Еремченко. – 3-е изд., перераб. и доп. – Москва : Юрайт, 2019. – 235 с.
3. Ксенофонтов, Б.С. Биологическая очистка сточных вод : учебное пособие / Б.С. Ксенофонтов. – Москва : ИНФРА-М, 2021. – 253 с.

Дополнительная

4. Алимов, А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем / А.Ф. Алимов. – СПб.: Наука, 2000.
5. Алимов, А.Ф. Продукционная гидробиология / А.Ф. Алимов, В.В. Богатов, С.М. Голубков. – СПб. : Наука, 2013. – 343 с.
6. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х томах / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М. : Мир, 1989.
7. Бреховских, В.Ф. Биота в процессах массопереноса в водных объектах / В.Ф. Бреховских, В.Д. Казмирук, Г.Н. Вишневская. – М.: Наука, 2008.
8. Бульон, В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах / В.В. Бульон. СПб.: Наука, 1994.
9. Вернадский, В.И. Живое вещество и биосфера /В.И. Вернадский. М.: Наука, 1994.
10. Винберг, Г.Г. Первичная продукция водоёмов / Г.Г. Винберг. – Минск: Издательство АН БССР, 1960.
11. Желдакова, Р.А. Редуценты в природных и искусственных экосистемах / Р.А. Желдакова. – Минск, БГУ, 2001.
12. Заварзин, Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии / Г.А. Заварзин. – М.: Наука, 2004.
13. Крылов, П.И. Питание хищного зоопланктона / П.И. Крылов. – М.: ВИНТИ, 1989.

14. Методы определения продукции водных животных / под ред. Г.Г Винберга. – Минск: Вышэйшая школа, 1968.

15. Минеева, Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги / Н.М. Минеева. – Ярославль: Принтхаус, 2009.

16. Одум, Ю. Экология: В 2-х томах / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986.

17. Продуктивность водных экосистем: учебно-методическое пособие для практических занятий [Электронный ресурс] / сост.: В.И. Колмаков, Е.А. Иванова, О.П. Дубовская, О.В. Анищенко. – Электрон. дан. – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2012.

18. Ризниченко, Г.Ю. Биофизическая динамика продукционных процессов / Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин. – Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004.

19. Семенченко, В.П. Консументы и их роль в экосистемах: Курс лекций / В.П. Семенченко. – Минск : БГУ, 2004.

20. Современная микробиология: прокариоты. Т. 2 / под ред. Й. Ленгелера, Г. Древса, Г. Шлегеля. – М.: Мир, 2005.

4.3. Электронные ресурсы

1. Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Беларусь БГУ [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://minpriroda.gov.by/ru/> – Дата доступа: 6.10.2023.

2. Департамент по энергоэффективности Государственного комитета по стандартизации Республики Беларусь [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://energobelarus.by/company/energoaudit_i_energoberegayushchie_tekhnologii/departament_po_energoeffektivnosti_gosudarstvennogo_komiteta_po_standartizatsii_respubliki_bielarus/ – Дата доступа: 16.09.2023.

8. Экологический информационный центр «Эко-Инфо» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://ecoinfo.bas-net.by/> – Дата доступа: 23.09.2023.