

Лекция 3. ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ИХ ДЕЙСТВИЕ НА ОРГАНИЗМЫ И ЭКОСИСТЕМЫ

Список литературы

- Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001. 510 с.
Радкевич В.А. Экология. Минск: Вышэйшая школа, 1998. 159 с.
Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2003. 512 с. (СВЕТ, циклы)
Культиасов И.М. Экология растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 384 с. (ФОТОНАСТИИ)

План лекции

1. Условия жизни, ресурсы и адаптации организмов
2. Классификации экологических факторов
3. Общие закономерности совместного действия факторов на организмы
 - а) Понятие об оптимуме. Закон В. Шелфорда
 - б) Понятие о толерантности
 - в) Закон Либиха, или закон ограничивающего фактора
 - г) Правило предварения В.В. Алехина
 - д) Правило смены местообитаний, или принцип стациональной верности Г.Я. Бей-Биенко
 - е) Правило зональной смены ярусов М.С. Гилярова
 - д) Закон эмерджентности

1. Условия жизни, ресурсы и адаптации организмов

Организмы – это реальные носители жизни, самостоятельные «ячейки» обмена веществ. Они потребляют из окружающей среды необходимые вещества и выделяют в нее ненужные им – продукты обмена, которые, в свою очередь, могут быть использованы другими организмами. И сами организмы, как в жизни, так и после смерти, служат пищей для других живых существ.

Все обменные процессы находятся под постоянным воздействием комплекса факторов. Совокупность этих факторов составляют условия жизни организма, среду его обитания.

Следует отличать понятие «условия жизни» от понятия «ресурсы». Условия жизни обеспечивают – «обуславливают» – жизнедеятельность растений и животных, они могут изменяться, но сами при этом не расходуются, не исчерпываются. И ни один организм не способен сделать условия жизни недоступными для другого организма.

Ресурсы организма – это все, что он потребляет; в процессе потребления они могут уменьшаться – «исчерпываться». К ресурсам

относятся: вещества, которыми живые организмы питаются и из которых состоят их тела (пищевые ресурсы), энергия, вовлекаемая в обменные процессы (энергетические ресурсы), места, в которых протекают разные фазы их жизни. Некоторые факторы по отношению к организмам могут рассматриваться и как одно из условий, и как ресурс. Это влага, свет, соли в почвенном растворе. Почвообразующие породы, почвы – ресурс, а их свойства (кислотность, плотность, проницаемость и т.д.) – это факторы, условия.

Условия жизни, или факторы среды, постоянно меняются – в течение суток, года, жизни. Приспособления к изменениям факторов среды называются **адаптациями**. Адаптации проявляются на всех уровнях биологического спектра – от биохимии клеток и поведения отдельных организмов до строения и функционирования сообществ и экосистем. Все адаптации выработаны исторически, они специфические для каждой географической зоны, каждого сообщества. Одной из главных задач экологии является изучение адаптаций организмов и экосистем к условиям жизни, или экологическим факторам.

2. Классификации экологических факторов

В 1840 г. русский ученый Э.А. Эверсман в работе "Естественная история Оренбургской области" разделил экологические факторы на абиотические и биотические.

Абиотические факторы – это условия неорганической среды, влияющие на организмы. Рельеф и климат обуславливают большое разнообразие абиотических факторов.

АБИОТИЧЕСКИЕ	БИОТИЧЕСКИЕ
<i>Физические</i> климатические – влага, свет, температура, ветер, давление, течения, продолжительность суток	Влияние растений друг на друга и на другие организмы в биоценозе (прямо или опосредованно)
<i>Физические эдафические</i> – влагоемкость, теплообеспеченность механический состав и проницаемость почвы	Влияние животных друг на друга и на другие организмы в биоценозе
<i>Химические</i> - состав воздуха, содержание в почве или воде элементов питания, соленость воздуха и воды, реакция pH	Антропогенные факторы – все виды деятельности человека

Биотические факторы – это влияния одних организмов на другие в процессе их жизнедеятельности (опыление растений, затенение верхними ярусами нижних, поедание одних особей другими). К биотическим факторам относятся и антропические, или антропогенные, роль которых год от году возрастает.

Все факторы *по действию* можно разделить на прямодействующие и косвеннодействующие (опосредованные). Прямодействующие: свет, тепло, плодородие почв, влага (на растения), косвеннодействующие – они же, но через изменения других, на животных, например, через цепи питания.

Пример. Тепло на почвах с многолетней мерзлотой может выступать косвеннодействующим фактором, причем действие его в разных климатических условиях проявляется на растениях по-разному. В муссонном климате летом наблюдается интенсивное таяние мерзлоты, корнеобитаемый слой перенасыщается талой водой, усиливается его холодность. Переувлажнение (анаэробизация) и высокая холодность почв делают элементы питания физиологически недоступными для растений. В континентальном климате мерзлота, наоборот, летом в жаркую сухую погоду служит единственным источником влаги для растений и способствует оптимизации водного режима почв.

Другие косвеннодействующие факторы: ветер – усиливает суровость погоды, морские течения – насыщают придонные слои кислородом, снежный покров – защищает корни растений от вымерзания и выжимания, наземные части – от высыхания. Растения в лесу испытывают разное воздействие света.

Можно сгруппировать экологические факторы по времени, периодичности, очередности, происхождению, среде возникновения:

ПО ВРЕМЕНИ	ПО ПЕРИОДИЧНОСТИ	ПО ПРОИСХОЖДЕНИЮ	ПО СРЕДЕ ВОЗНИКНОВЕНИЯ	ПО ОЧЕРЕДНОСТИ
эволюционный, исторический	периодический, непериодический	космический, абиотический, биотический, биологический, техногенный, фактор беспокойства (для птиц), послепожарный и др.	атмосферный, водный, геоморфологический, эдафический, физиологический, биоценотический, популяционный и др.	первичный, вторичный

Все экологические факторы имеют единицы измерения и определенный диапазон действия. В рамках этого диапазона и осуществляется жизнедеятельность организмов и биосистем.

Самыми главными факторами являются свет, тепло, влага, самыми главными ресурсами – пищевые.

3. Общие закономерности совместного действия факторов на организмы

а) Понятие об оптимуме. Закон оптимума В. Шелфорда.

Каждый организм, каждая экосистема развивается при определенном сочетании факторов: влаги, света, тепла, наличия и состава питательных ресурсов. Все

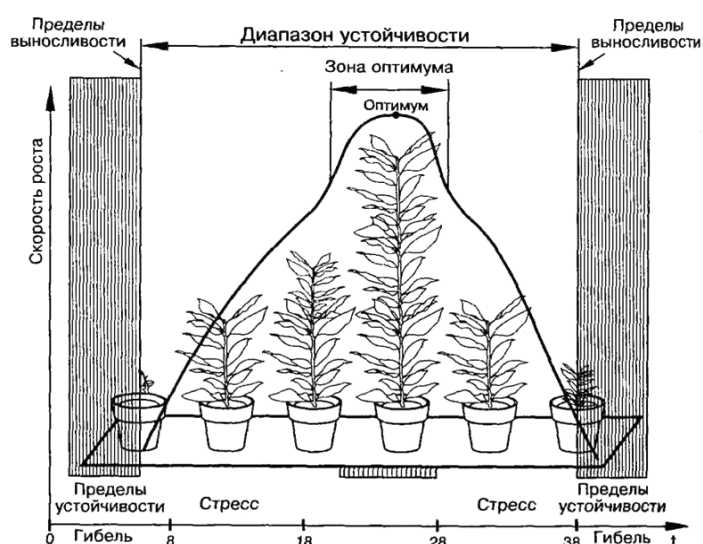


Рис. 1. Влияние температуры на развитие растений (по В. Небелв. 1993)

факторы действуют на организм одновременно. Для каждого организма, популяции, экосистемы существует диапазон условий среды — *диапазон устойчивости* (рис. 1), в рамках которого происходит жизнедеятельность объектов.

В процессе эволюции у организмов сформировались определенные требования к условиям среды. Согласно закону американского биogeографа

Виктора Эрнеста Шелфорда (1877–1968), *дозы факторов, при которых организм, популяция или биоценоз достигают наилучшего развития и максимальной продуктивности, соответствуют оптимуму условий.* С изменением этой дозы в сторону уменьшения или увеличения происходит угнетение организма, и чем сильнее отклонение значения факторов от оптимума, тем жизнеспособность его ниже, вплоть до гибели организма или разрушения биоценоза. Условия, при которых жизнедеятельность максимально угнетена, но организм и биоценоз еще существуют, называются экстремальными и пессимальными. Последние – самые суровые.

ПРИМЕР. На севере лимитирующий фактор – тепло, на юге – влагообеспеченность. На Крайнем Севере преобладают тундровые экосистемы. Только в поймах рек складывается благоприятный гидротермический режим, а их почвы во время паводков регулярно пополняются элементами питания. Строго к поймам рек приурочены самые производительные леса из лиственницы Каяндера с разнотравным покровом, но доля их в лесном фонде очень мала – 3%. Гораздо больше в этом регионе экотопов с неблагоприятными условиями – плато, северные склоны, морские побережья и др. Самые низкопроизводительные леса – тоже из лиственницы, с покровом из сфагновых мхов, формируются на холодных северных склонах гор в условиях постоянного переувлажнения почв. Уровень многолетней мерзлоты под покровом мхов летом не опускается ниже 30 см.

В Южном Приморье тепла достаточно, лимитирующим фактором в этой части Дальнего Востока является влага. Оптимальные лесорастительные условия здесь складываются на северных теневых склонах, а пессимальные – на высоко инсолируемых южных склонах с выпуклой поверхностью.

Можно привести много примеров оптимумов и пессимумов у растений, животных и их сообществ по отношению к свету, влаге, теплообеспеченности, засоленности почв и др. факторам.

б) Понятие о толерантности

Для разных видов растений и животных пределы условий, в которых они себя хорошо чувствуют неодинаковы. Например, одни растения предпочитают очень высокую влажность, другие предпочитают засушливые местообитания. Одни виды птиц улетают в теплые края, другие – клесты, кедровки и птенцов выводят зимой. Чем шире количественные пределы условий среды обитания, при которых тот или иной организм, вид и экосистема могут существовать, тем выше степень их выносливости, или толерантности. Свойство видов адаптироваться к условиям среды называется экологической пластичностью (рис. 2), а по амплитуде переносимых популяциями естественных колебаний фактора судят об экологической валентности вида.

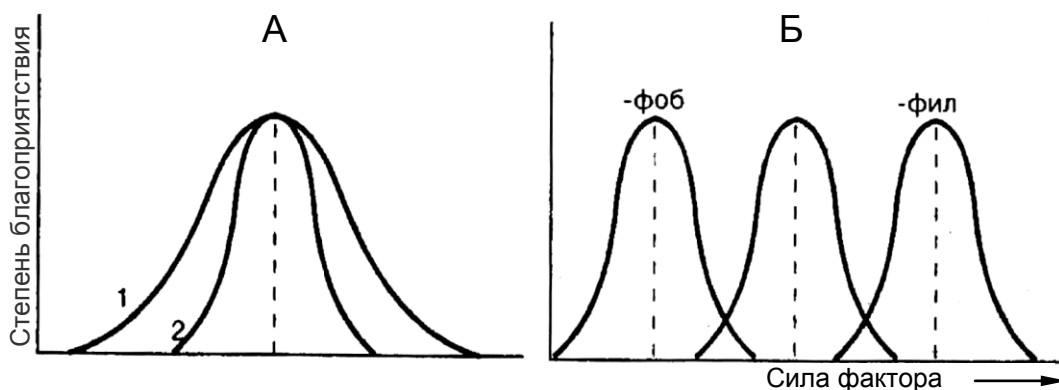


Рис. 2. Экологическая пластичность видов (по Одуму, 1975)

А – виды эврибионтный (1) и стенобионтный (2) по отношению к данному фактору; Б – виды, отличающиеся положением оптимума

Виды с узкой экологической пластичностью, т.е. способные существовать в условиях небольшого отклонения от своего оптимума, узкоспециализированные, называются стенобионтными (*stenos* – узкий), виды широко приспособленные, способные существовать при значительных колебаниях факторов – эврибионтные (*euryts* – широкий) Границы, за которыми существование невозможно, называются нижним и верхним пределами выносливости, или экологической валентности.

ПРИМЕР. Рыбы соленых и пресных водоемов – стенобионты. Трехиглая колюшка и лосось – эврибионты. Стенобионты-растения: чозения, тополь корейский – растения пойм, гигрофитные растения (калужница болотная, белокрыльник, рогоз), ксерофиты Приморья – сосна густоцветковая, абрикос маньчжурский, леспедеца и др. К стенобионтам можно отнести почти всех млекопитающих, в том числе и человека. Достаточно небольшого отклонения температуры воздуха (22-26°C) и воды (28-38°C) от «нормального» значения, пониженного содержания кислорода и повышенного содержания вредных веществ (хлора, паров ртути, аммиака и др.) в воздухе, чтобы вызвать резкое ухудшение его состояния.

По отношению к одному фактору вид может быть стенобионтом, по отношению к другому – эврибионтом. В зависимости от этого выделяют прямо противоположные пары видов: *стенотермный* – *эвритермный* (по отношению к теплу), *стеногидрический* – *эвригидрический* (к влаге), *стеногаленный* – *эвригаленный* (к засоленности), *стено-* – *эврифотный* (к свету), и др.

Существуют и другие термины, характеризующие отношение видов к факторам окружающей среды. Добавление окончания «фил» (*phyleo* (греч.) – люблю) означает, что вид приспособился к высоким дозам фактора (*термофил*, *гигрофил*, *оксифил* (O₂), *галлофил*, *хионофил*), а добавление «фоб», наоборот, к низким (*галлофоб*, *хионофоб*). Вместо «термофоба» обычно употребляется «криофил», вместо «гигрофоба» – «ксерофил».

Типичные эврибионты простейшие организмы, грибы. Из высших растений к эврибионтам можно отнести виды умеренных широт: сосну обыкновенную, лиственницу даурскую, дуб монгольский, иву Шверина, бруснику и большинство видов вересковых.

Стенобионтность вырабатывается у видов, длительное время развивающихся в относительно стабильных условиях. Чем сильнее она выражена, тем меньшим ареалом обладает вид, или его сообщество. Наиболее распространенные виды, имеют широкий диапазон толерантности ко всем факторам. Они называются *космополитами*. Но таких видов мало.

в) Закон Либиха, или закон ограничивающего фактора

В природе нет такого места, где бы на организм действовал один фактор. Все факторы действуют одновременно, и совокупность этих действий называется *констелляцией*. Значения факторов не всегда равнозначны. Чаще одни из них в достатке, даже в оптимуме, а другие – в дефиците. При этом констелляция не является простой суммой влияния факторов, т.к. степень воздействия одних факторов на организмы и популяции во многом зависит от степени воздействия других факторов.

ПРИМЕР. При оптимальной теплообеспеченности увеличивается толерантность растений и животных к недостатку влаги и питания, а недостаток тепла сопровождается снижением потребности во влаге и повышенной потребностью в питательных элементах. Причем это наблюдается и у растений, и у животных. У растений при недостатке тепла и переувлажнении почв становятся физиологически недоступными элементы питания, и для обеспечения толерантности требуется повышенное плодородие почв. Также и у животных – чтобы усилить защитные функции организма на холоде, надо хорошо поесть. Так, всегда перед тем, как залечь в берлогу медведь накапливает подкожный жир. Реакции газообмена у рыб неодинаковы в воде разной солености. У жуков рода *Blastophagus* реакция на свет зависит от температуры. При температуре 25°C они ползут на свет (положительный фототропизм), при снижении ее до 20°C или увеличении до 30°C – реакция нейтральная, а при значениях ниже и выше этих пределов – прячутся.

Однако компенсаторные возможности у факторов ограничены. Нельзя ни один фактор полностью заменить другим, и если значение хотя бы одного из факторов выходит за верхний (фактор в «максимуме») или нижний (фактор в «минимуме») пределы выносливости организма (или экосистемы), существование последнего становится невозможным, каковы бы благоприятны не были остальные факторы.

В середине 19 века (1846 г.) немецкий агрохимик Юстус фон Либих (1803-1873) в опыте с минеральными удобрениями установил, что **наибольшее влияние на выносливость растений оказывают те факторы, которые в данном местообитании находятся в минимуме.**

Ю. Либих писал в 1855 г.: *«Элементы, полностью отсутствующие или не находящиеся в нужном количестве, препятствуют прочим питательным соединениям произвести эффект или уменьшают их питательное действие».*

Это справедливо не только к элементам питания, но и к другим жизненно важным факторам. **Фактор, уровень которого близок к пределам выносливости конкретного организма, вида и пр. компонентов биоты, называется ограничивающим, или лимитирующим.** И именно к нему организм приспосабливается (вырабатывает адаптации) в первую очередь.

ПРИМЕР. Нормальное выживание *пятнистого оленя* в Приморье имеет место только в дубняках на южных склонах, т.к. здесь мощность снега незначительна и обеспечивает оленю достаточную кормовую базу на зимний период. Ограничивающим фактором для оленя является глубокий снег. А незначительные запасы снега являются ограничивающим фактором для *кедрового стланика* и *ольховника камчатского* на Крайнем Севере. Эти растения хорошо переносят морозные зимы только при наличии мощного снежного покрова, защищающего побеги от иссушения и обморожения зимними муссонами Дальнего Востока.

Для них же решающими факторами распространения являются не только условия перезимовки, но и высокая влажность воздуха летом. Поэтому они образуют заросли только в прибрежных районах Охотского и Берингова морей, а в континентальных районах – в подгольцовом поясе на высоте не менее 1000 м/н.у.м.

Недостаток тепла определяет широтную зональность Евразии. На Дальнем Востоке он ограничивает распространение на север большинство видов и формаций маньчжурской флоры: сосняков из сосны густоцветковой; пихта цельнолистная и ее формации распространены только в Южном Приморье. А в зоне распространения многолетней мерзлоты повсеместно господствует лиственница. На ранних стадиях развития ограничивающим фактором у хвойных пород может быть избыток света. Все они, даже сосна могильная, в первые годы жизни требуют притенения.

А) В пессимальных условиях ограничивающих факторов несколько и их общее подавляющее влияние может быть выше суммарного подавляющего эффекта отдельно взятых факторов.

ПРИМЕР с южными склонами – инсоляция усиливает сухость среды, препятствует повышению плодородия почв. В холодных загрязненных водоемах плохо растут водоросли – пища рыб, рыбы «затянуты».

Б) Разные виды по-разному реагируют на один и тот же фактор. По реакции их взрослых особей на тот или иной фактор можно построить экологический ряд (в порядке убывания или нарастания действия фактора). В разных географических зонах и ограничивающие факторы разные: на Крайнем Севере – чаще тепло, в южных районах – влага.

ПРИМЕР экологического ряда древесных пород по теневыносливости: лиственница – береза белая – осина – ивы – липа – дуб – береза даурская – ясень – клены – ольха – ильм – граб – ель – кедр – пихта.

Экологический ряд типов леса в Магаданской области (по теплообеспеченности): лиственничник (Л.) травяной – Л. зеленомошный – Л. брусничный – Л. сфагновый (рис. 3). Экологический ряд типов леса в Приморье (по увлажнению): ильмовник (или ясенежник) крупнотравно-папоротниковый – дубняк (Д.) с березой разнотравный – Д. осоковый – Д. рододендроновый осоковый – Д. марьянниково-осоковый – Д. осочковый редкопокровный (рис. 4).

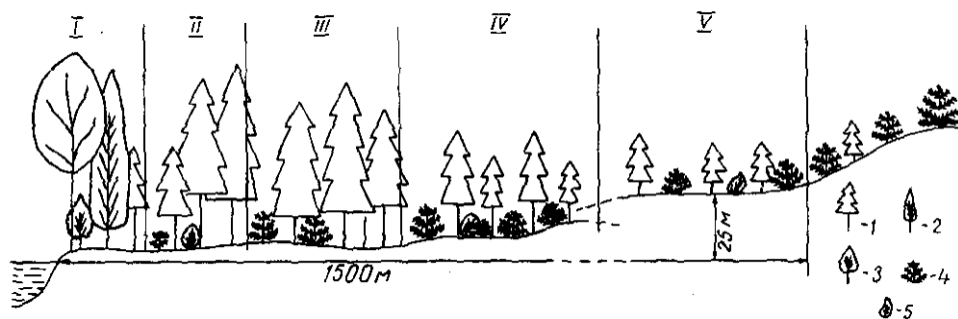


Рис. 3. Экологический ряд девственных типов леса по теплообеспеченности в долине р. Яны (Магаданская область)

Типы леса: I – чозенник с тополем разнотравно-хвощовый, лиственничники: II – разнотравно-хвощовый, III – зеленомошно-брусничный с подлеском из кедрового стланика, IV – бруснично-лишайниковый с подлеском из кедрового стланика, V – осоково-сфагновый; Породы: 1 – лиственница, 2 – чозения, 3 – тополь, 4 – кедровый стланик, 5 – лиственные кустарники

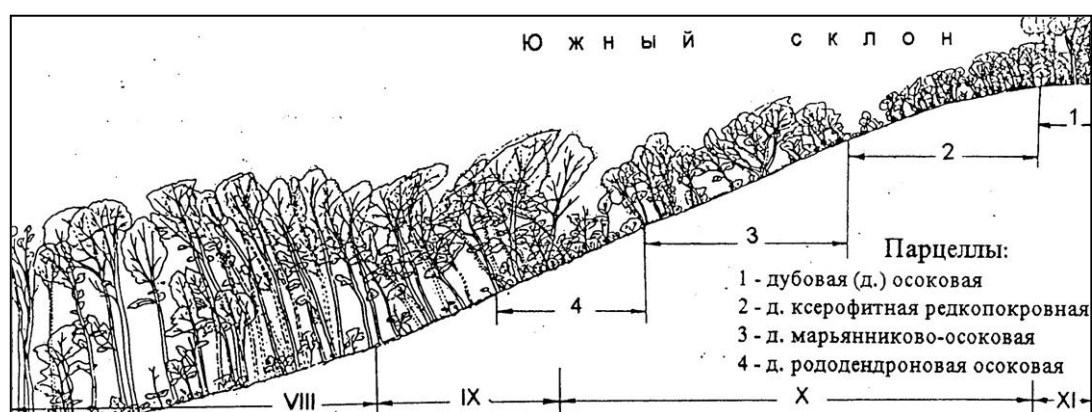


Рис. 4. Экологический ряд дубняков по увлажнению на экологическом профиле "Горнотаежный" (Приморье)

Типы леса: VIII – берёзово-дубовый с липой разнотравный, IX – дубняки осоковый и рододендроновый осоковый, X – дубняк марьянниково-осоковый, XI – дубняк осочковый редкопокровный.

В пойме дубняки сменяются влаголюбивыми ильмовником или ясенежником крупнотравно-папоротниковыми

В) Часто тот или иной фактор бывает ограничивающим на одной из стадий развития популяции. Как известно, наиболее уязвимы ювенильные

особи и для них ограничивающих факторов может быть несколько. В пределах части популяции одного возраста тоже можно выделить индивидуумы наиболее и наименее чувствительные к одному и тому же фактору. Это обусловлено сочетанием наследственных (генетических) и приобретенных (фенотипических) признаков организмов. Благодаря *экологической индивидуальности* (закон Л.Г. Раменского) в популяциях существуют разные по жизнестойкости особи. Самые жизнестойкие переживают периоды неблагоприятных условий, способствуя сохранению вида в экстремальных условиях.

г) Правило предварения В.В. Алехина

Установил ботаник Вас. Вас. Алехин (1951). Одни и те же сообщества в одной зоне являются *зональными* (характерными), в других – *экстразональные* (нехарактерными). Во втором случае они занимают наиболее благоприятные для себя местообитания – за пределами северных границ ареала, или наименее благоприятные – за пределами южных границ.

ПРИМЕР. На холодных северных склонах в Магаданской области растут лиственничные редины со сфагновым покровом, а на теплых южных – лиственничные мохово-лишайниковые редколесья (Чукотка) и каменноберезовые разнотравные леса (Северное Охотоморье). В южном Приморье в горах Сихотэ-Алиня проходит южная граница каменноберезовых лесов, они здесь занимают суровый верхний горный пояс, а леса с пихтой цельнолистной произрастают в самых благоприятных экотопах (местообитаниях) – на средних частях северных склонов. У пихты на юге Приморья проходит северная граница ареала.

Кедровый стланик растет там, где не могут расти более теплолюбивые породы: на юге Приморья – только в подгольцовом поясе на высоте от 1000-1100 м до 1400-1600 м/н.у.м. С продвижением к северу он спускается вниз и растет повсеместно, образуя на горных склонах заросли, а в долинных лиственничниках густой подлесок. Севернее 60° с.ш. – В Южной Чукотке и на Охотском побережье сплошными зарослями кедрового стланика заняты восточные и юго-восточные склоны и подножия гор и холмов.

Выявленная закономерность имеет большое значение, т.к. позволяет достаточно точно описать растительность еще не изученных территорий и реконструировать его прежний облик в местах, где он был уничтожен.

д) Принцип зональной смены местообитаний, или стациональной верности Г.Я. Бей-Биенко

Стация – место обитания популяции вида, которому присущи экологические условия, соответствующие требованиям вида. Каждый вид имеет свой набор стаций. В пределах одной зоны и временного периода вид занимает одни стации. С переходом в другую зону или с переходом в другую возрастную стадию вид может менять стации. **Принцип, или правило зональной смены местообитаний** установил энтомолог Григ. Яковл. Бей-

Биенко (1966). В северных районах многие виды насекомых обычно ведут себя как *гигрофобы*, занимая более сухие, с разреженным покровом участки, а в южных они же – *гигрофиты*, селятся во влажных, тенистых местах, с густым растительным покровом (перелетная саранча).

ПРИМЕР. Муравьи-лазии (*Lasius niger*, *L. flavus*) на влажных лугах заселяют кочки, а на сухих – в степи, предпочитают более влажные станции обитания.

е) Правило зональной смены ярусов М.С. Гилярова

В разных зонах одни и те же виды занимают и разные ярусы. **При продвижении на север они закономерно из верхних ярусов перебираются в нижние, более теплые, а некоторые – и в почву.** Это установил почвенный зоолог Меркур. Серг. Гиляров.

ПРИМЕР. Личинки жука-оленья (*Lucanus cervus*) в лесной зоне развиваются в разлагающемся валеже и пнях, а в степной – обитают в гнилых корнях на глубине до 1 м.

Кроме зональной (пространственной) смены местообитаний происходят и **временные смены**: сезонная (в течение месяца и даже одних суток при колебаниях микроклимата – в периоды засух или тайфунов, насекомые и грызуны то прячутся под защиту крон кустарников и деревьев, то выбираются на открытые места) и годовая (при отклонении погодных условий от среднегодовых норм). Благодаря смене местообитаний виды сохраняют свой экологический статус в постоянно меняющихся условиях. В то же время при успешном расселении они занимают новые местообитания, и даже меняют их. В результате начинает меняться экология и физиология особей и популяций. В таких случаях смена стадий становится одним из ведущих факторов эволюции.

Принцип стациальной верности и противоположный ему принцип зональной и вертикальной смены местообитаний указывает на сложные связи организмов со средой. Изучение их очень важно для познания экологии видов, как основы для охраны редких и полезных и борьбы с вредными видами.

д) Закон эмерджентности

Свойства каждого отдельного уровня организации материи значительно сложнее и многообразнее предыдущего. Но, исходя из свойств отдельных составляющих более низких уровней, предсказать свойства каждого последующего биологического уровня можно лишь частично. Каждый последующий уровень, объединив в себе элементы предыдущего, нельзя рассматривать как простое объединение этих элементов. Так, свойства воды сильно отличаются от свойств отдельных составляющих ее атомов кислорода и водорода. Также новые свойства приобретает и каждая клетка живого организма, и орган, и сам организм. И еще более ярко это проявляется на

системном надорганизменном уровне. Лучше всего эта особенность изучена для зоопопуляций.

Например, когда дафнии – пища окуня, сбиваются в группу, у группы образуется защитное биополе, благодаря которому рыбы не "замечают" корм (рис. 5). У одной дафнии такого биополя нет, и она быстро становится добычей рыбы.

Только стадом могут противостоять парнокопытные хищникам. Только в стае волки успешно охотятся. Многие животные держатся стадами, птицы и рыбы – стаями.

В лесных сообществах, как правило, подрост деревьев лучше растет в биогруппах (эффект группы), восстановление леса на нарушенных площадях лучше идет при обильном обсеменении и дружном появлении всходов деревьев.

Таким образом, популяция может быть устойчивой, как целостная система, только при тесных контактах и взаимодействии особей друг с другом. При этом она *приобретает новые свойства, которые не равнозначны простой сумме аналогичных свойств особей популяции.*

Та же закономерность проявляется и при объединении популяций в систему биоценоза – биоценоз получает при этом такие свойства, которыми не обладает ни один из его блоков в отдельности. Этот закон – **закон эмерджентности**, был сформулирован Н.Ф. Реймерсом.

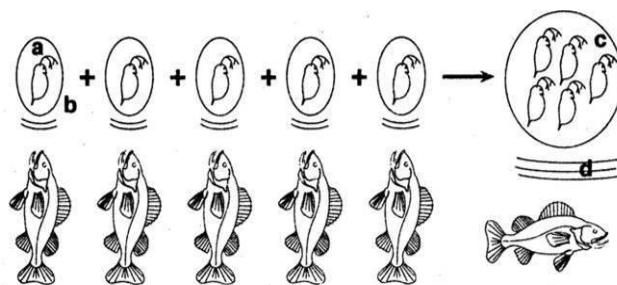


Рис. 5. При объединении дафний в стаю популяция становится недоступной для хищников