

# *Агроэкология*



ИНТЕРАКТИВНАЯ ФОРМА

*Биоразнообразие  
и устойчивое развитие*

ЧЕРНИКОВ В.А.,  
СОКОЛОВ О.А.

МОСКОВСКАЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ  
им. К.А.ТИМИРЯЗЕВА

# *АгроЭкология*

В.А. ЧЕРНИКОВ, О.А. СОКОЛОВ

## *Биоразнообразие и устойчивое развитие*

МОДУЛЬ 13

ИНТЕРАКТИВНАЯ ФОРМА

ПУЩИНО  
2002

УДК 631.95:631.861

**Черников В.А., Соколов О.А.** Агрэкология. Модуль 13. Биоразнообразии и устойчивое развитие. Пуццино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2003, 52 с.

Модуль посвящен актуальным вопросам биоразнообразия экосистем: взаимоотношению видов в сообществе, взаимосвязи видового разнообразия и устойчивого развития, методам сохранения и увеличения биоразнообразия, а также способам управления биоразнообразием в условиях антропогенных систем.

ISBN 5–201–14514–0

© Черников В.А., Соколов О.А. 2002 г.

## МОДУЛЬ 13. БИОРАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ

### Введение

Утрата биологического разнообразия на планете продолжается в основном вследствие разрушения среды обитания, чрезмерной эксплуатации сельскохозяйственных ресурсов, загрязнения окружающей среды и привнесения инородных растений и животных. Снижение биологического разнообразия происходит, в первую очередь, в результате деятельности человека и представляет собой серьезную угрозу устойчивому развитию. В настоящее время вследствие деградации природной среды, загрязнения, разрушения биоценозов биосфера ежегодно теряет 10–15 тыс. биологических видов, преимущественно простейших организмов. Быстрая утрата генетических ресурсов происходит как раз в то время, когда, благодаря достижениям в области микробиологии, генетики, молекулярной биологии и генной инженерии, существенно расширились возможности использования новых микроорганизмов и другого генетического материала для биохимических процессов, биотехнологии, получения ценных препаратов. Перспективы этих отраслей применительно к задачам медицины и сельского хозяйства огромны.

### Что Вы будете изучать

- Что такое видовое разнообразие (биоразнообразие).
- Какие взаимоотношения видов существуют в экосистемах.
- Как зависит устойчивое развитие от биоразнообразия.
- Какую роль играют заповедники в сохранении и повышении биоразнообразия.
- Возможности управления биоразнообразием агроэкосистем.

### Цели модуля

- ▶ Показать роль биоразнообразия в устойчивости сообществ.
- ▶ Изучить особенности взаимоотношений видов в экосистемах.
- ▶ Показать пути сохранения биоразнообразия.
- ▶ Показать пути управления биоразнообразием в агроэкосистемах.

После изучения модуля Вы сможете:

- Оценить сложность и многообразие взаимоотношений видов в экосистемах.
- Овладеть методами сохранения биоразнообразия экосистем и оценить роль отдельных видов в их устойчивости.

- Овладеть методами управления биоразнообразием агроэкосистем с целью повышения их продуктивности и устойчивости.

## Основная литература



Черников В.А. и др. Агроэкология. М.: Колос, 2000, 536 с.

## Дополнительная литература



1. Миллер Т. Жизнь в окружающей среде. М.: Прогресс, 1993. Ч. 1, 256 с.
2. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979, 424 с.
3. Милащенко Н.З., Соколов О.А., Брайсон Т., Черников В.А. Экологическая безопасность и устойчивое развитие. Кн. 2. Устойчивое развитие агроландшафтов. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2000. Т. 1, 316 с.



### Ключевые слова

Автохтоны, апофит, биотоп, биоцид, доминанты, популяция, продуктивность первичная, продуктивность вторичная, синергизм, филоценогенез, эдификатор, экологическая ниша, экоцид, эпифиты.

## 13.1. БИОРАЗНООБРАЗИЕ: ТИПЫ, ПРИНЦИПЫ, ПРАВИЛА, УРАВНЕНИЯ

Наименьшей единицей, к которой может быть применен термин «сообщество», является биоценоз, занимающий определенный биотоп.

**Сообщество** – совокупность популяций растений, животных и микроорганизмов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды и образующих особую живую систему со своими собственными составом, структурой, взаимоотношениями со средой, развитием и функциями (У.Уиттекер, 1970).

Продуктом естественного отбора является **биоценоз**. Его устойчивое функционирование зависит от характера взаимодействия составляющих **популяций** и возможно лишь при обязательном поступлении солнечной энергии.

**Биоценоз** – устойчивая система совместно существующих на определенном участке суши или водоема популяций автотрофных и гетеротрофных организмов и созданной ими биоценотической среды.

Вне и независимо от среды ни один биоценоз сам по себе развиваться не может. В природе, где существуют только определенные комплексы, в которых живые организмы

связаны между собой сложными биотическими взаимоотношениями и трофическими связями, происходят сложные процессы (ценокинез) продуцирования и распределения биомассы, круговорот веществ (трансбиотические взаимоотношения), биоценотический отбор видов.

Возможность существования определенных видов обеспечивается за счет того, что сообщество:

- ▶ обладает функциональным единством;
- ▶ обладает характерной структурой трофических связей и энергетического обмена;
- ▶ обладает композиционным единством.



|| *Какие законы функционирования и развития характерны для сообщества?*

**Сообщество – это не простая сумма образующих его видов, это их совокупность взаимодействий между ними.** Выделяют следующие особенности функционирования сообществ (Тишлер, 1971):

- сообщества возникают из готовых компонентов – представителей различных видов или целых их комплексов;
- один вид (или комплекс видов) может занять место другого со сходными экологическими требованиями без ущерба для системы;
- сообщества существуют в основном за счет уравнивания противоположно направленных сил;
- сообщества основаны на количественном регулировании одних видов другими;
- размеры сообществ определяются внешними причинами, а предельные размеры организмов ограничены их внутренней наследственной программой;
- сообщества зачастую имеют расплывчатые границы, неуловимо переходя одно в другое.



|| *Что лежит в основе структурной классификации растительных сообществ?*

В основу классификации растительных сообществ (Whittaker, 1975) положены:

- температура воздуха;
- количество осадков.

В пределах тропических и субтропических областей со средними температурами 20–30°C типы растительности изменяются от настоящего дождевого леса до пустыни (рис. 13.1.1). Для климата промежуточных типов характерны обнажающиеся леса, в которых некоторые или все деревья в сухое время года теряют листву, а кустарники часто покрыты колючками. Такой тип растительности характерен для настоящих пустынь.

В умеренных областях происходит такая же смена растительных сообществ, как и в тропиках. Во всех тех местностях, где средние годовые температуры ниже –5°C, растительные ассоциации отнесены к одному типу – тундре. Влажная тундра перенасыщена водой, но, поскольку на протяжении большей части года эта вода остается замерзшей, а на глубине 50–60 см лежит слой вечной мерзлоты, она недоступна растениям.

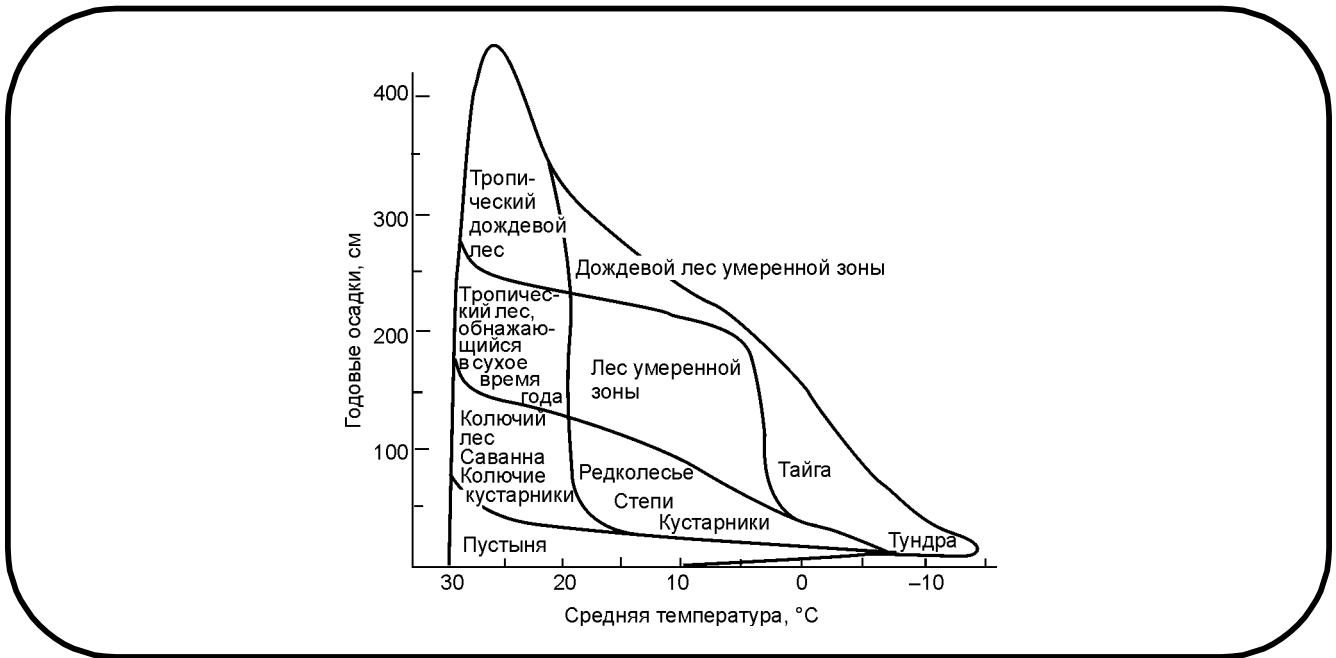


Рис. 13.1.1. Система классификации типов растительности по Уиттэкеру, наложенная на распределение климатов по суши (Риклефс, 1979). В зонах, расположенных между лесом и пустыней, развиваются лесные массивы, луга или кустарники, в зависимости от пожаров, типа почвы или сезонных изменений климата

На растительные сообщества оказывают влияние не только температура и атмосферные осадки, но и другие факторы:

- рельеф местности;
- тип почвы;
- смена времен года;
- антропогенные факторы.



В чем суть экологической сукцессии?

Все сообщества находятся в состоянии внутреннего подвижного равновесия, постоянно претерпевая изменения.

**Сукцессии** – это необходимые во времени последовательные смены фитоценозов, происходящие на одной территории.

Сукцессии ведут к формированию или восстановлению устойчивого, стабильного фитоценоза или же, наоборот, к его дигрессии:

- ухудшению состояния;
- неустойчивости;
- распаду.

**Сукцессия** – это упорядоченный процесс развития экосистемы, обусловленный изменением во времени ее видовой структуры. Этот процесс имеет определенную на-

правленность, поэтому его можно прогнозировать. Сукцессия характеризуется соотношением валовой продукции и дыхания сообщества. В молодом возрасте валовая продукция формируется так, что уровень первичной продукции (видовой фотосинтез П) превышает уровень дыхания сообщества (Д), т.е. соотношение П:Д выше единицы. Это показатель развивающейся системы. В процессе развития экосистемы соотношение энергии, которая накапливается в результате фотосинтеза, к расходуемой на дыхание энергии приближается к единице. Это свидетельствует о том, что в зрелых экосистемах наблюдается тенденция к равновесию между энергией, связанной в виде органического вещества, и энергией, расходуемой на поддержание системы (дыхание). **Таким образом, соотношение фотосинтеза и дыхания может служить функциональным показателем зрелости экосистем.**



|| Чем флуктуации отличаются от сукцессий?

От необратимых смен (сукцессий) следует отличать **флуктуации**. Степень происходящих в сообществе флуктуаций определяют три фактора:

- постоянство и предсказуемость физической среды;
- гомеостатические механизмы отдельных организмов и ростовые реакции популяций как субъединицы устойчивости сообщества;
- тот компонент устойчивости сообщества, который обусловлен исключительно пищевыми и конкурентными взаимоотношениями популяций в пределах сообщества (иными словами, трофическая структура сообщества).

**Флуктуация** – сильные или менее сильные колебания численности определенной популяции.

Необычные флуктуации численности обуславливаются в основном негативными внешними факторами. Примером может служить смена доминант в луговых ценозах в зависимости от погодных условий. Сукцессии и флуктуации в сообществах происходят на фоне филоценогенеза и вековых смен. Вековые смены проходят очень медленно и захватывают обширные территории; они связаны с климатическими изменениями и изменениями флористического состава.



|| Что такое биоразнообразие и какие три уровня его существует?

**Биоразнообразие** (разнообразие биологическое, разнообразие видовое) – число различных типов биологических объектов или явлений и частота их встречаемости на фиксированном интервале пространства и времени, в общем случае отражающих сложность живого вещества, способность его к саморегуляции своих функций и возможность его разностороннего использования.

Биоразнообразие включает в себя все виды:

- растений и животных;



- грибов и микроорганизмов;
- экосистем и протекающих в них процессов.

Выделяют три уровня биоразнообразия:

- ▶ генетическое разнообразие (генофонд);
- ▶ видовое разнообразие;
- ▶ разнообразие экосистем.

Генетическое разнообразие отображает генетическую информацию, содержащуюся в живом веществе конкретной территории.

**Генофонд** – совокупность всех генов данной популяции, группы популяций или видов в целом.

Видовое разнообразие отражает количество видов и встречаемость их особей на конкретной территории.

**Видовое разнообразие** – число видов в данном сообществе или в данной области.

Различают:

- $\alpha$ -разнообразие (число видов в рассматриваемом биотопе);
- $\beta$ -разнообразие (число видов во всех биотопах данной области);
- $\gamma$ -разнообразие.



**Задание 13.1.1.** В двух местностях обитает по 100 видов, из которых 50 видов встречаются и в той, и в другой местности. Чему равны  $\alpha$ - и  $\beta$ -разнообразие указанных местностей?

Число видов, встречающихся в данной местности, называют  **$\alpha$ -разнообразием** этой местности. Число видов, добавляющихся к видовому разнообразию при объединении двух или более местностей, называется  **$\beta$ -разнообразием**. Так, если в двух местностях обитает по 100 видов, из которых 50 встречаются и в той, и в другой, то число видов в обеих местностях вместе составит 150:

- 50 видов, общих для обеих местностей;
- 50 видов, ограниченных одной из них;
- 50 видов, ограниченных другой.

В этом случае:

- $\alpha$ -разнообразие равно 100 видам;
- $\beta$ -разнообразие – 50 видам.

Разнообразие экосистем отражает количество разных типов местообитаний сообществ и экологических процессов.

**Разнообразие сообществ** – составная часть биологического разнообразия (в узком смысле – разнообразие экосистем). Разнообразие сообществ выражается числом различных типов сообществ на конкретной территории и их встречаемостью.

Биоразнообразие является частным случаем всеобщего феномена **разнообразия природы**.

**Разнообразие природы** – наблюдаемое человеком имманентное свойство природы, конкретное представление о котором тесно связано в сознании со способом отображения человеком окружающего мира.



|| *Что определяет структурную организацию сообщества?*

К структуре сообщества относятся:

- способы связей и взаимодействия между отдельными компонентами:
  - ➔ тип распределения ресурсов;
  - ➔ пространственно-временное обилие видов;
- свойства, обусловленные этими взаимоотношениями и проявляющиеся на уровне сообщества:
  - ➔ трофические уровни;
  - ➔ скорости и эффективность связывания энергии и ее переноса;
  - ➔ круговорот питательных веществ;
  - ➔ сукцессия.

Основными показателями структуры сообщества являются:

- ▶ число составляющих его видов;
- ▶ относительное обилие этих видов.

**Видовая структура сообщества** – разнообразие представленных в нем видов и соотношение их численности или массы.

Общее число видов растений животных и микроорганизмов, характерных для сообщества или биоценоза данного типа, **более или менее постоянно**, а между ценозами различных типов варьирует достаточно сильно. По видовому составу:

- наиболее богаты биоценозы южных тропиков;

- беднее биоценозы умеренного пояса;
- еще беднее биоценозы аридных и холодных регионов.

Наиболее простым параметром сообщества, учитывающим число видов и соотношения их обилия, является **индекс разнообразия Симпсона**. Индекс рассчитывают, определяя для каждого вида долю особей (или биомассы) в общей численности (или биомассе) выборки:

$$D = \frac{1}{\sum_{i=1}^S P_i^2},$$

где:

- $S$  – общее число видов в сообществе (видовое богатство);
- $P_i$  – доля  $i$ -го вида.

При помощи индекса Симпсона можно оценить видовое богатство сообщества. При условии, что  $D_{\max} = S$ , равномерность распределения будет:

$$E = \frac{D}{D_{\max}} = \frac{1}{S \sum_{i=1}^S P_i^2}.$$

Этот показатель меняется от 0 до 1.

Часто используют другой индекс разнообразия – уравнение Шеннона:

$$H = \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i.$$

Равномерность же распределения будет:

$$J = \frac{H}{H_{\max}} = \frac{\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i}{\ln S}.$$

Частоту встречаемости (равномерность распределения) видов в биоценозе можно рассчитывать и как отношение (в %) числа проб и учетных площадок, где встречается вид, к общему числу таких проб или площадок:

- постоянные виды встречаются более чем в 50% выборок;
- добавочные виды – в 25–50% выборок;
- случайные виды – менее чем в 25% выборок.

Частоту встречаемости характеризует **индекс дисперсии**:

$$J_d = \frac{nm}{N},$$

где:

- ➔  $n$  – число проб, где встречается вид;
- ➔  $m$  – число всех исследуемых проб;
- ➔  $N$  – общее число обнаруженных экземпляров.

**Биоценотические принципы Тинемана** (А.Тинеман, 1939) легли в основу закона экологического разнообразия (закон отношения между числом особей и числом видов), согласно которому:

- чем разнообразнее условия существования в пределах биотопа, тем больше число видов в данном биоценозе;
- чем больше отклоняются от нормы (оптимума) условия существования в пределах биотопа, тем беднее видами становится биоценоз и тем меньше особей будет иметь каждый вид.

Следовательно, **число особей и число видов обратно пропорциональны**.

В оптимальных условиях межвидовое напряжение (конкуренция) усиливается: **каждый вид воздействует на другой как лимитирующий (регулирующий) фактор**.

Межвидовое напряжение гораздо значительнее, чем внутривидовые отношения (отношения между особями внутри каждого вида). Эта закономерность получила название **биоценотическое правило Ивлева** (В.С.Ивлев, 1955).

В неблагоприятных или однородных условиях межвидовая конкуренция при небольшом числе видов, как правило, отсутствует.

Отношения между числом особей и числом видов определяются при помощи **параметра  $\alpha$**  (индекс Фишера-Корбета-Вильямса). Индекс устанавливается по уравнению:

$$S = \alpha \ln \left( 1 + \frac{N}{\alpha} \right),$$

где:

- ➔  $S$  – число видов;
- ➔  $N$  – общее число особей в ценозе;
- ➔  $\ln$  – Неперов логарифм;
- ➔  $\alpha$  – показатель видового разнообразия.

Параметр  $\alpha$  имеет фундаментальное значение для определения соотношения между числом особей и числом видов в биоценозе. Большое значение  $\alpha$  означает большое число редких видов (с небольшой плотностью) по сравнению с часто встречающимися видами с большой плотностью популяций. В то же время малое значение  $\alpha$  означает, что в биоценозе число часто встречающихся видов больше редких видов, т.е. биоценоз характеризуется низкой степенью видового разнообразия. Колебания значений  $\alpha$  зависят от двух величин: числа видов и их **эквитабельности**.

**Эквитабельность** (равномерность) – биоценотический показатель, представляющий собой сравнительно стабильные численные отношения между особями в биоценозе.

Ряд фитоценологических принципов сформулирован А.Жаккаром (1928), согласно которым:

- ▶ видовое богатство территории пропорционально разнообразию экологических условий;
- ▶ экологическое разнообразие, зависящее от условий биотопа, климата, почвы, рельефа, возрастает с увеличением площади (пространства) и падает по мере увеличения однообразия условий, за исключением зависимости от экстремальных показателей температуры, аридности или концентрации солей.

В биотопах с экстремальными условиями доминируют строго специализированные (стенотопные) виды с относительно большим количеством особей (правило Р.Крогеруса, 1932). Везде, где условия абиотической среды близки к оптимальным для жизни, возникают богатые видами и, как правило, устойчивые сообщества (например, тропические леса), что подтверждается **законом Эшби**:

Системы, состоящие из большого числа разнородных элементов, менее подвержены колебаниям.



Какую роль в экосистеме играет **экологическая ниша**?

Кроме всех факторов окружающей среды, которые необходимы биологическому виду, понятие **экологическая ниша** включает в себя роль организма в экосистеме (Миллер, 1993). Согласно известной аналогии, местообитание организма – это его «адрес» в экосистеме, тогда как экологическая ниша – его «род занятий» (стиль жизни). Так, местообитание дрозда включает:

- леса и парки;
- луга и сады;
- огороды и дворы.

Его же экологическая ниша включает следующие элементы:

- ▶ гнездование и высиживание птенцов на деревьях;
- ▶ питание насекомыми; земляными червями и плодами;
- ▶ перенос семян плодов и ягод со своими экскрементами.

Каждый вид играет определенную роль в своей экосистеме. Среди видов, образующих сообщество, выделяют **доминанты**, или преобладающие по численности. Разным систематическим группам организмов свойственны свои доминанты. Доминанты, которые определяют характер и структуру сообщества, называют **эдификаторами (ключевыми, детерминантами)**:

- в степях – ковыль, типчак;
- в лесах – ель, дуб;
- в болоте – осока.

Виды, живущие за счет доминантов, называют **предоминантными**. Исчезновение доминанта из экосистемы может спровоцировать целый каскад падений численности популяций или даже вымирание тех видов, которые зависели от него в той или иной форме.

В зависимости от основных источников питания, размеров местообитания и чувствительности к температуре экологические ниши живых организмов можно разделить на:

- специализированные;
- общие.

Большинство видов могут существовать в очень узком диапазоне климатических условий и других характеристик окружающей среды и питаться ограниченным набором растительной или животной пищи. Такие виды характеризуются специализированной экологической нишей, которая определяет их местообитание.

Так, гигантская панда имеет сильно специализированную нишу, т.к. на 99% питается листьями и побегами бамбука. Уничтожение и массовое отмирание некоторых видов бамбука в тех районах Китая, где обитала панда, поставило это животное на грань вымирания.

Виды с общими нишами хорошо приспосабливаются к изменениям условий среды. Они могут обитать в самых разнообразных местах, потреблять разнообразную пищу и выдерживать широкий диапазон природных условий. Именно этим объясняется меньшая опасность их вымирания по сравнению с видами, обладающими специализированными нишами. Общими экологическими нишами характеризуются:

- ▶ мухи;
- ▶ тараканы;
- ▶ мыши, крысы и люди.

## 13.2. ВЗАИМОТНОШЕНИЕ ВИДОВ В ЭКОСИСТЕМАХ

Основные типы организмов, которые формируют живые (биотические) компоненты экосистемы, принято подразделять на:

- продуценты;
- консументы;
- редуценты.



Какую роль играют продуценты, консументы и редуценты в функционировании экосистем?

**Продуценты** (автотрофы, самопитающиеся) – это организмы, производящие органические соединения, используемые ими как источник энергии и питательных веществ. Продуценты в экосистеме представлены в основном **зелеными растениями**, которые создают необходимые органические питательные вещества в процессе фотосинтеза. **Только продуценты способны сами производить для себя пищу.** Они непосредственно или косвенно обеспечивают питательными элементами консументов и редуцентов.

**Консументы** (гетеротрофы, питающиеся другими видами) – это организмы, получающие питательные вещества и необходимую энергию, питаясь напрямую или косвенно продуцентами. В зависимости от источников питания консументы, питающиеся живыми организмами, подразделяют на три основных класса:

- ▶ фитофаги;
- ▶ хищники;
- ▶ эврифаги.

- ▶ **Фитофаги** (растительноядные) – это консументы 1-го порядка, питающиеся исключительно живыми растениями (птицы, олени, зайцы, кузнечики).
- ▶ **Хищники** (плотоядные) – консументы 2-го порядка, которые питаются растительноядными животными, а также консументы 3-го порядка, питающиеся только плотоядными животными (пауки, птицы, такие как ястреб, сокол).
- ▶ **Эврифаги** (всеядные) – консументы, которые питаются растительной и животной пищей (свиньи, лисы, человек).

**Редуценты** – консументы, питающиеся остатками мертвых растений или животных. Выделяют два основных класса редуцентов:

- детритофаги;
- деструкторы.

**Детритофаги** напрямую потребляют мертвые организмы или органические остатки (крабы, шакалы, термиты, дождевые черви, муравьи, грифы).

Большая часть мертвой материи в экосистеме (опавшие листья, рухнувшие на землю деревья, древесные пни) проходят стадии разложения и гниения, в результате чего сложные органические молекулы распадаются на более простые неорганические соединения и элементы. Этот процесс, входящий в пищевую цепь, осуществляется отдельным типом редуцентов – **деструкторами**. К деструкторам относятся два типа организмов:

- грибы;
- микроскопические одноклеточные бактерии.

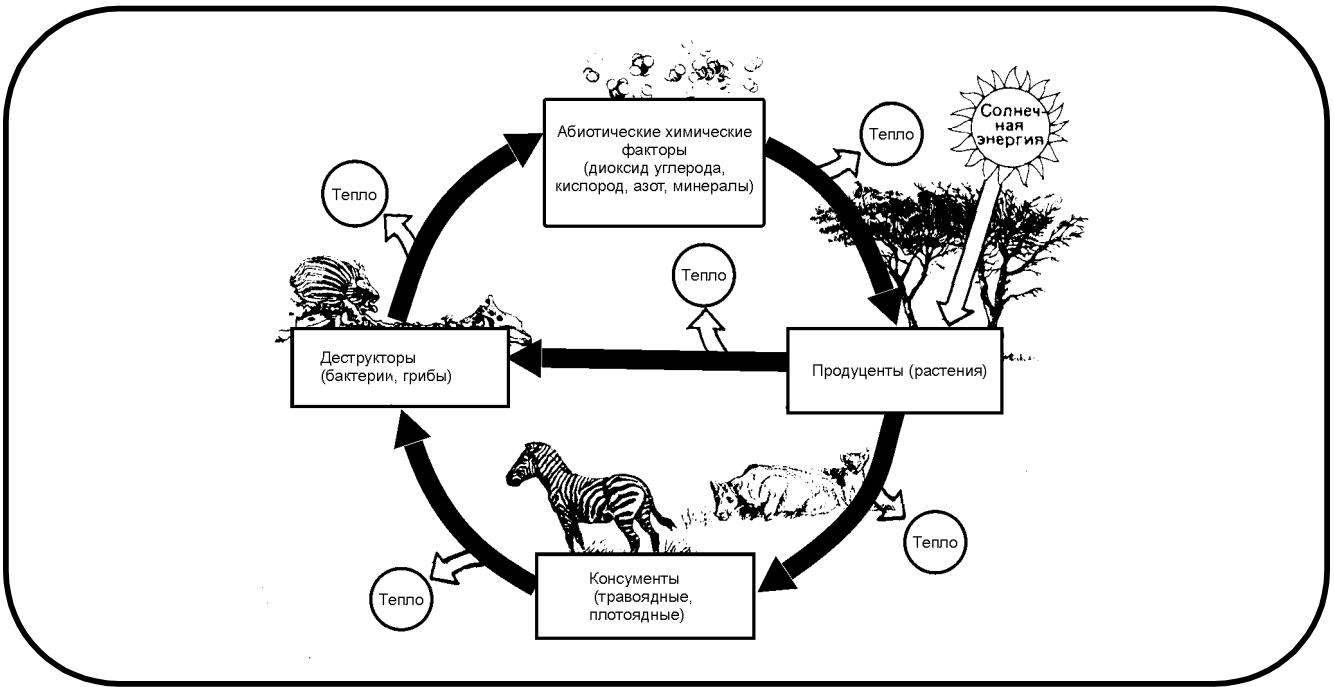


Рис. 13.2.1. Основные структурные компоненты экосистемы (Миллер, 1993)

Грибы и бактерии, в свою очередь, являются важным источником питания дождевых червей и насекомых, обитающих в почве и воде.

Жизнь любого организма зависит от движения вещества и энергии через его тело (рис. 13.2.1). Однако изначально сообщество живых организмов существует благодаря сочетанию круговорота веществ и однонаправленного движения энергии. Завершающим звеном в круговороте веществ являются деструкторы. Они очищают природную среду от отходов путем разрушения органических соединений мертвых организмов и органических остатков и преобразуют их в неорганические питательные вещества, используемые продуцентами. Таким образом, жизненный цикл возобновляется. Экосистема может существовать и без консументов, т.к. химические вещества могут переходить напрямую от продуцентов к редуцентам и обратно без участия консументов. **В природных экосистемах не существует отходов.**



Какую роль играют пищевые цепи в круговороте веществ и энергии?

Любое сообщество можно представить в виде **пищевой сети**, т.е. схемы всех трофических (пищевых) связей между видами, входящими в состав. Пищевая сеть, в свою очередь, состоит из нескольких **пищевых цепей** (рис. 13.2.2).

**Пищевой цепью** называют последовательность организмов, в которой каждый из них съедает или разлагает другой. Пищевые цепи – это движение питательных веществ от продуцентов и консументов к редуцентам и обратно к продуцентам. Все организмы, пользующиеся одним типом пищи, принадлежат к одному **трофическому уровню**. Так, все продуценты относятся к 1-му трофическому уровню, все первичные консументы, питающиеся продуцентами, – ко 2-му трофическому уровню и т.д.

Круговорот энергии в сообществе происходит посредством двух связанных типов пищевых сетей:

- ▶ пастбищной;
- ▶ детритной.



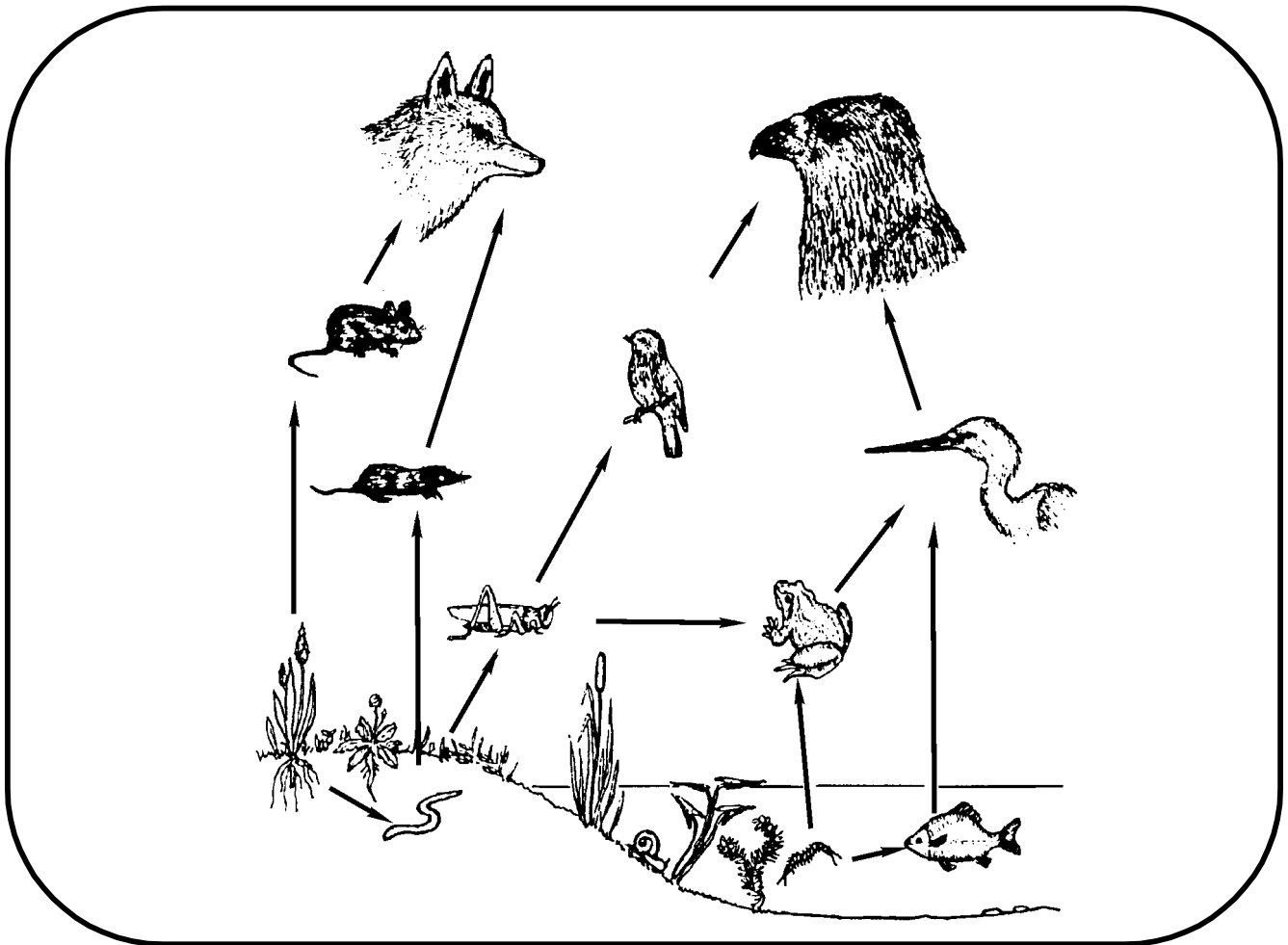


Рис. 13.2.2. Пищевые цепи в экосистеме (Акимова, Хаскин, 1994)

В **пастбищной пищевой сети** живые растения поедаются фитофагами, а сами фитофаги являются пищей для хищников и паразитов. В **детритной пищевой сети** отходы жизнедеятельности и мертвые организмы разлагаются детритофагами и деструкторами до простых неорганических соединений, которые вновь используются растениями.

В сообществе существует от 2 до 5 трофических уровней. Все звенья пищевой цепи среди гетеротрофов характеризуются одной и той же особенностью: от 1 до 30% энергии, потребляемой на одном трофическом уровне, доступно для поглощения с пищей на следующем уровне. Дополнительные (3–4) трофические уровни просто не смогут существовать за счет имеющейся энергии (рис. 13.2.3). Здесь пирамида биомасс перевернута: звено продуцентов направлено к потоку энергии Солнца.

В биоценозе формируются различные группировки, комплексы популяций, которые зависят от растения-эдификатора или от других элементов сообщества, получивших название **консорции**.

**Консорция** – это совокупность популяций организмов, жизнедеятельность которых в пределах биоценоза трофически или топически (они имеют общие местообитания) связана с центральным видом – автотрофным растением.

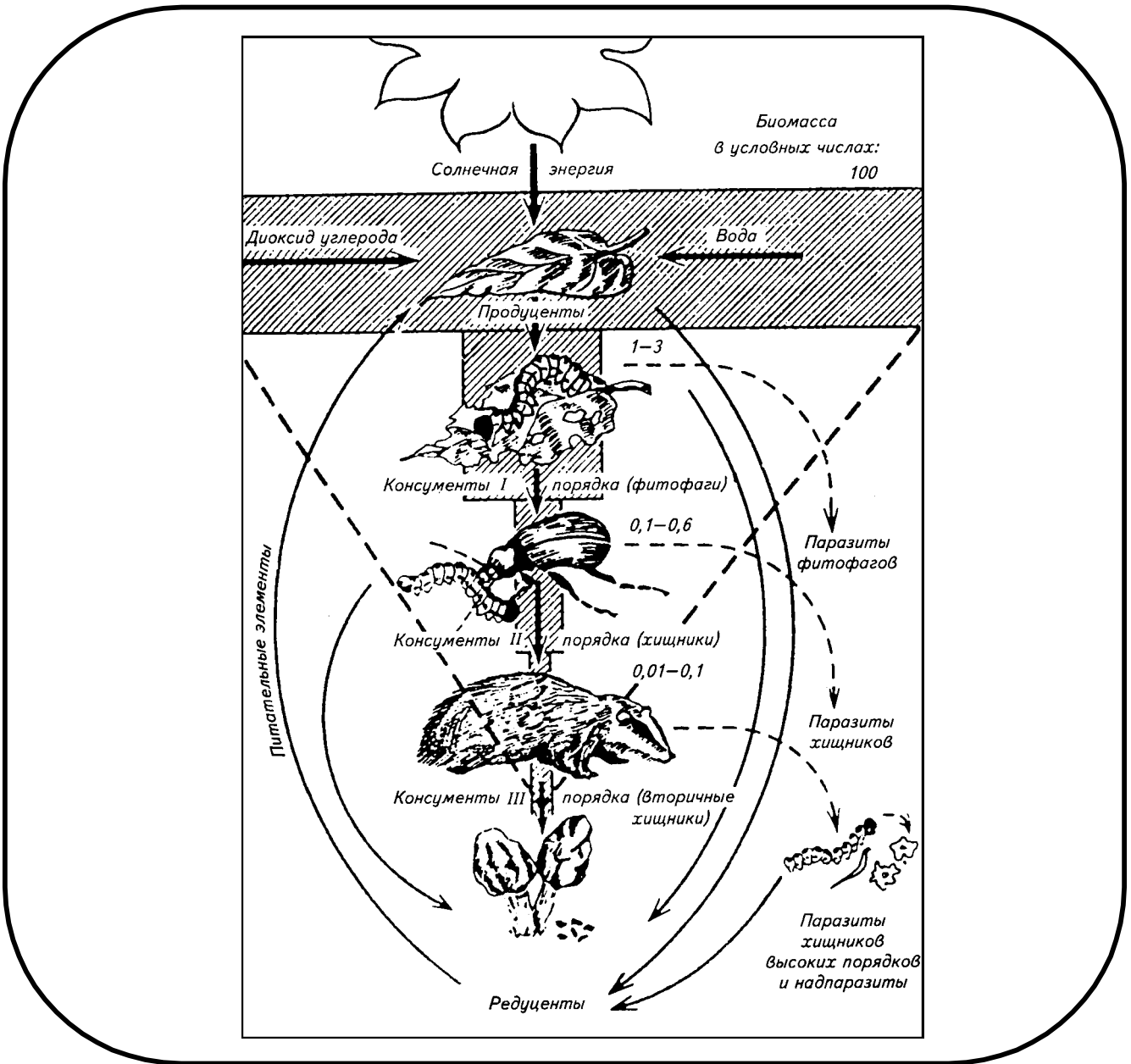


Рис. 13.2.3. Трофические уровни в экосистеме и пирамиды биомасс (Реймерс, 1990)

Так, различные фитофаги-листоеды, поедающие древесину, плоды, связаны с деревом трофически, в то время как эпифиты, насекомые, птицы связаны топически.

Пространственная структура биоценоза определяется прежде всего сложением его растительной части – фитоценоза, распределением надземной и подземной массы растений. Распределение живых организмов носит ярусный характер.

**Ярусность** – явление вертикального расслоения биоценозов на разновысокие структурные части.

Ярусность способствует:

- увеличению числа организмов на единице площади;

- ослаблению конкуренции;
- полному использованию условий среды.

Так, в лесу выделяется до 5–6 ярусов.

Расчлененность в горизонтальном направлении придает биоценозу **мозаичность**. Структурные единицы, которые характеризуются определенным видовым составом и эколого-биологическим единством входящих в них видов, образуют **синузии** (например, синузия брусники, синузия сосны).

**Парцеллы** в отличие от синузий – комплексные единицы, отличающиеся составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена.

Экологическая структура биоценоза характеризуется составом экологических групп организмов, выполняющих в сообществе в каждой экологической нише определенные функции.

Экологическую структуру биоценоза отражает и соотношение групп организмов, объединяемых сходным типом питания.

Экологические группы организмов, занимая сходные экологические ниши, в разных биоценозах могут иметь разный видовой состав.

Экологическая структура биоценоза в комплексе с видовой и пространственной служит его характеристикой и дает возможность:

- определить свойства того или иного биоценоза;
- выяснить его устойчивость в пространстве и времени;
- прогнозировать последствия изменений, вызванных антропогенным воздействием.



|| Чем объясняется многообразие форм взаимоотношений в биоценозе?

Многообразие форм отношений, в которые вступают различные виды в биоценозе, определяют:

- ▶ основные условия их жизни;
- ▶ возможности добывания пищи;
- ▶ завоевания нового жизненного пространства.

Взаимоотношения популяций двух видов могут быть для них:

- нейтральными (00);
- отрицательными (– –);
- положительными (+ +);
- нейтральными для одного и отрицательными для другого (0 –);
- положительными для одного и отрицательными для другого (0 +).

▣ **Хищничество** (+ –) – тип взаимоотношений, при которых один вид живет за счет другого, нанося ему ущерб. В основе этих отношений лежат пищевые связи. В результате таких взаимоотношений сформировались механизмы регуляции численности обоих компонентов системы. Борьба взаимно противоположных начал является движущей силой эволюции как хищника, так и жертвы.

▣ **Паразитизм** (+ –) – когда один вид живет за счет другого (хозяина), поселяясь внутри или на поверхности его тела. Паразитизм широко распространен среди низших и мелких растений и животных, таких как:

- ▣ ➔ **бактерии, вирусы;**
- ▣ ➔ **грибы, простейшие;**
- ▣ ➔ **черви, членистоногие.**

▣ **Конкуренция** (– –) – отрицательное воздействие популяций в борьбе за пищу, местообитание и другие условия, необходимые для жизни. Конкуренция является одной из причин того, что два вида, мало отличающиеся спецификой питания, поведения, образа жизни, редко сожительствуют в одном сообществе.

Конкуренция ограничивает степень использования одних и тех же ресурсов разными видами. Поэтому число видов в сообществе зависит от количества и разнообразия ресурсов в данном местообитании, т.е. локальное разнообразие ограничивается локальными экологическими условиями. Чем разнообразнее возможности организмов биоценоза, тем менее направленной будет конкуренция.

▣ **Мутуализм** (симбиоз, ++) – обоюдовыгодное сожительство разных видов. Так, лишайники представляют симбиоз между водорослями и грибами. Некоторые высшие растения через гифы грибов усваивают дополнительное количество азота, а сами подкармливают грибы продуктами фотосинтеза (эндотрофная микориза). Формирование полезных симбиотических связей исключительно важно для оптимизации функционирования агроэкосистем.

▣ **Комменсализм** (+ 0) – это форма симбиоза, при которой один из партнеров обеспечивает другому (комменсалу) регуляцию его отношений с окружающей средой, но не вступает с ним в тесные отношения. Основой для комменсализма могут быть:

- ▣ ➔ **общее пространство;**
- ▣ ➔ **субстрат;**
- ▣ ➔ **убежище, передвижение и пища.**

Комменсализм – это временное или постоянное сожительство особей разных видов, при котором один из партнеров питается остатками пищи или продуктами выделения другого, не причиняя ему вреда (песцы в тундре следуют за белым медведем и поедают остатки его пищи).

Разновидностью комменсализма является **кометаболизм**, суть которого заключается в том, что для генерирования процесса деградации большинства пестицидов требуется органическое вещество в качестве источника углерода, энергии, индуктора или косубстрата. Кометаболизм играет большую роль в деградации не только пестицидов, но и других стойких природных соединений.

▣ **Аменсализм** (– 0) – взаимоотношения, при которых возникают отрицательные условия для одной или нескольких популяций в результате интоксикации среды. Примером может служить взаимодействие плесневых грибов с бактериями. Аменсализм – одна из крайних форм взаимодействия организмов посредством специфически действующих химических продуктов обмена веществ.

### 13.3. БИОРАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ СООБЩЕСТВА

**Устойчивость** – это свойство, внутренне присущее системе, позволяющее ей выдерживать изменения, создаваемые внешними воздействиями, или сопротивляться им.



*В чем биологический смысл устойчивого развития сообщества и сохранения его биоразнообразия?*

Относительное затухание колебаний в среде по мере их прохождения по пищевой цепи служит мерой внутренней устойчивости системы – ее способности противостоять изменениям. Устойчивость сообщества зависит от гомеостатических реакций составляющих ее видов. Количество колебаний в популяции или сообществе, вызванное каким-либо внешним воздействием, зависит от присущей данной системе внутренней устойчивости.

Биологический смысл устойчивости выявить гораздо труднее, чем описать или измерить ее (Реклефс, 1979). Постоянство в природе желательно для человека, т.к. оно дает возможность заранее предсказывать условия и соответственно планировать свою деятельность. Если бы климатические условия и поведение вредителей оставались из года в год одинаковыми, то это бы сильно облегчило ведение сельского хозяйства и позволило получать ежегодно достаточно устойчивые урожаи.

Любая деятельность человека вызывает нарушения в естественных сообществах. Природные сообщества не производят достаточно продовольствия, чтобы прокормить возрастающие популяции человека, и поэтому человек выбирает наиболее «желательные» компоненты естественных сообществ, при помощи искусственного отбора изменяет их эволюцию в соответствии со своими нуждами и содержит эти популяции сельскохозяйственных культур, а также домашних животных, деревьев, используемых в качестве сырья для бумажной промышленности, городские парки и огороды в состоянии непрерывного нарушения, постоянно подвергая популяции воздействию условий, сопротивляться которым они не могут ввиду отсутствия необходимых приспособлений. За такое использование природных ресурсов человек должен расплачиваться, постоянно заботясь о них: уничтожать вредителей, поддерживать плодородие почвы и уничтожать сорняки.

Наше стремление к поддержанию постоянства в природе и к созданию основы, обеспечивающей устойчивость естественных сообществ, понятно. Это стремление разделяют, не осознавая того, все виды живых организмов.

Постоянство климатических факторов, ресурсов, уровня хищничества и конкуренции снижает расходы на поддержание существования (гомеостаза) и повышает долю энергии и питательных веществ, которые можно затратить на создание продукции. Большинство организмов было бы выгодно, если бы окружающий мир был более постоянным, однако от такого постоянства выиграли бы также их конкуренты и хищники, а поэтому мы не можем предсказать, какие блага принесет постоянство отдельной особи или отдельному виду.

Постоянство среды и сообщества, безусловно, повышает продуктивность и экологическую эффективность, потому что при этом сокращаются расходы ресурсов на поддержание гомеостаза, не происходит скапливания материалов у «узких» мест, создаваемых колебаниями численности популяций, а приспособления организмов более тонко «подстраиваются» к условиям среды.

Если мы считаем, что приспособления представляют собой свойства отдельных особей и что к эволюционному изменению способны только популяции, то должны рассматривать способность сообщества сопротивляться изменению как сумму отдельных свойств составляющих его популяций. Взаимоотношения между хищниками и жертвой

и между конкурентами могут оказывать влияние на устойчивость, внутренне присущую сообществу, но эволюция трофической структуры не участвует в повышении устойчивости сообщества.



Каким диапазоном устойчивости к абиотическим факторам характеризуются различные виды сообщества?

Причиной того, что организмы не могут распространяться повсюду, является то, что все виды имеют определенный диапазон устойчивости к действию физических и химических факторов окружающей среды. Диапазон устойчивости описывает оптимальную амплитуду колебаний факторов, которая обуславливает наиболее полноценное существование и процветание популяций (рис. 13.3.1).

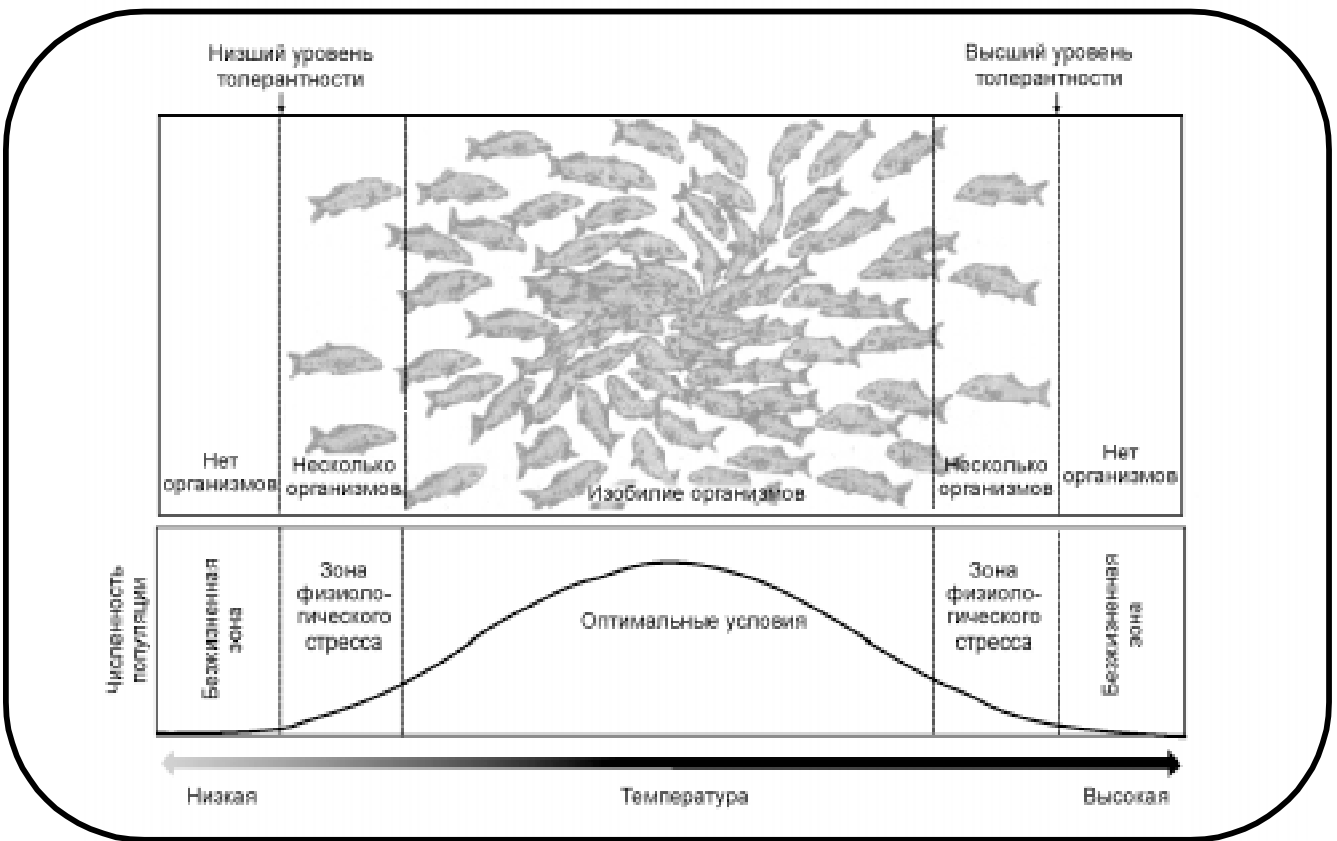


Рис. 13.3.1. Диапазон устойчивости популяции организмов одного вида к температуре (Миллер, 1993)

Отдельные особи могут иметь несколько различающиеся диапазоны устойчивости из-за некоторых различий в генетическом строении. Поэтому кривая устойчивости (на рис. 13.3.1) отражает реакцию популяции на изменение температуры воды.

Результаты многочисленных наблюдений обобщены в законе, получившем название **закон толерантности** (Миллер, 1993):

существование, распространение и распределение видов живых организмов в экосистеме определяются тем, может ли уровень одного или нескольких физических и химических факторов быть выше или ниже уровней толерантности этих видов.

Изменения диапазона устойчивости по отношению к определенным факторам связаны с физическими условиями и жизненным циклом особей, составляющих популяцию. Уровни устойчивости для большинства видов животных намного ниже в юном возрасте (когда защитные силы организма еще недостаточно развиты), чем у взрослых особей.

Многие виды организмов способны менять устойчивость к физическим факторам, если условия будут изменяться постепенно. Такое приспособление к медленному изменению условий, или акклиматизация, является полезным защитным свойством, но она может быть и опасной. С каждым последующим изменением организм приближается к предельному уровню устойчивости (**пороговый эффект**). Даже небольшое изменение фактора может оказаться критическим. Превышение критического уровня устойчивости способно повлечь за собой необратимые процессы вплоть до фатального исхода.

Пороговый эффект дает частичное объяснение, почему многие проблемы окружающей среды возникают неожиданно, хотя на самом деле они копились долгие годы. Так, например, происходит с гибелью деревьев вдоль автомагистралей с интенсивным движением автотранспорта.



|| *Какую роль в жизни сообщества играют лимитирующие факторы?*

Избыток или недостаток любого абиотического фактора может повлечь за собой ограничение или остановку роста популяций отдельных видов в сообществе при условии, что другие факторы близки к оптимальному диапазону устойчивости. Любой фактор, тормозящий рост популяции, называется лимитирующим фактором. Примером лимитирующих факторов наземных экосистем являются:

- температура;
- вода;
- свет и питательные вещества.

Так, при выращивании сельскохозяйственных культур на дерново-подзолистых почвах лимитирующим фактором служит азот, а на черноземных – вода.

Гомеостатические возможности организмов приспособлены к тому диапазону условий, который обычен для данной местности. Независимо от степени колебаний этих условий, «крайние» условия в тех редких случаях, когда они возникают, оказывают стрессовое воздействие на организмы. Так, у тропических популяций гомеостатические механизмы развиты слабее, чем у популяций умеренных и арктических областей, потому что в тропиках условия среды обычно варьируют в более узких пределах.

В некоторых случаях условия среды изменяются так резко, что гомеостатические механизмы организмов не могут справиться с ними. К таким событиям, которые носят характер катастроф, относятся:

- ▶ ураганы;
- ▶ вихревые шквалы;
- ▶ пожары;
- ▶ жестокие морозы.

Восстановление сообщества после таких катастроф происходит постепенно, на протяжении длительных периодов сукцессии. Многие нарушения, возникающие в результате деятельности человека, могут создавать столь же катастрофические условия, вы-

ходящие за пределы колебаний, с которыми обычно встречаются организмы. Это приводит к полному разрушению сообщества.



|| *Как изменяется устойчивость организмов на индивидуальном и популяционном уровне?*

**Постоянство величины популяции или активности отдельного организма отражает взаимодействие между колебаниями условий среды и внутренней устойчивостью системы.** Для крупных организмов характерны небольшие отношения площади поверхности к объему, поэтому их внутренняя среда меньше зависит от состояния внешней среды, в отличие от внутренней среды мелких организмов (Риклефс, 1979). Большие скопления биомассы и низкая скорость обновления особей в популяциях также способствуют амортизации воздействий, оказываемых изменениями в среде. Популяции, в которых имеется много особей, не достигших зрелости, обычно менее устойчивы, чем популяции, состоящие преимущественно из взрослых особей.

Время реакции популяции на колебания условий среды представляет собой еще один важный компонент устойчивости. Мелкие организмы размножаются быстрее, чем крупные, и их популяции могут быстрее реагировать на изменения среды. Размеры и отношения биомассы к продуктивности оказывают на устойчивость прямо противоположное влияние. Число особей в популяциях крупных организмов изменяется мало, эти организмы медленно реагируют и на изменения среды. Для популяции мелких организмов справедливо обратное.

Популяции, сохраняющиеся на протяжении длительных периодов времени, устойчивы независимо от степени происхождения в них колебаний. Конечная мера неустойчивости – вымирание. Популяции, состоящие из небольшого числа особей, с самого начала находятся в невыгодном положении по сравнению с более крупными популяциями, и вероятность их гибели в результате тех или иных возмущений в среде выше. В эволюционной борьбе, направленной на достижение наивысшей адаптации, видам, осаждаемым немногочисленными видами хищников (паразитов) и конкурентов, приходится легче, чем тем, которые должны противостоять многочисленным противникам. Так, кузнечик, которого преследует землеройка, может спастись, улетев от нее. Если же за кузнечиком охотятся одновременно и землеройки и перепелятник, то каждый из этих хищников сводит на нет способ, используемый жертвой для бегства от другого.



|| *Как связаны биоразнообразие и устойчивость сообщества?*

В сообществах, где хищники питаются многими видами жертвы, они могут быстро приспособиться к питанию теми видами жертвы, которые имеются в наибольшем количестве. Такая способность хищников переключаться делает их менее чувствительными к колебаниям количества каждого отдельного вида жертвы. В менее сложных сообществах питание хищников ограничено одним видом жертвы, так что колебания их численности популяций более точно следует за колебаниями популяций их жертвы (рис. 13.3.2).

В системе с двумя видами жертвы хищник переключается с питания одним видом на питание другим в зависимости от их обилия.



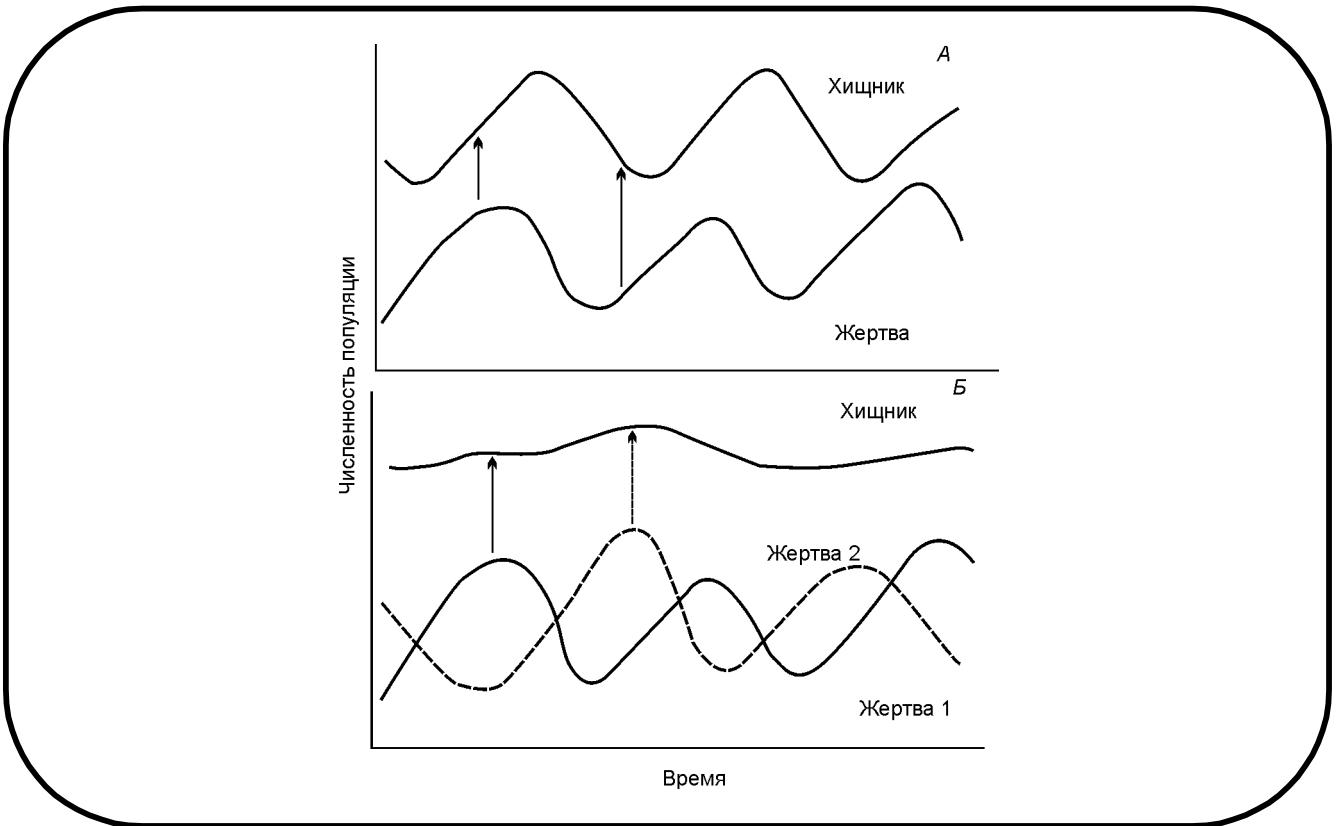


Рис. 13.3.2. Популяционные циклы хищников, питающихся либо одним (А), либо двумя (Б) видами жертвы (Риклефс, 1979).

В то же время существует еще один подход оценки зависимости между разнообразием и устойчивостью сообщества. В суровых климатических условиях, либо слишком засушливых, либо слишком холодных для того, чтобы в них могли обитать разнообразные сообщества, физическая среда действует на большинство видов непосредственно и притом одновременно. Сильная засуха или жестокий мороз подавляют биологическую активность всего сообщества. При более мягких условиях сообщество в целом возвращается в прежнее состояние. Поскольку физические условия играют роль доминирующего фактора в регуляции колебаний в сообществе, все виды прямо связаны с этой главной причиной колебаний. В более однообразном тропическом климате направления колебаний численности популяций в большей степени определяются взаимодействиями с другими популяциями, чем с физической средой.

При уменьшении числа видов растений в данном местообитании (в результате выращивания сельскохозяйственных культур) сокращается число видов на всех трофических уровнях. В таких упрощенных сообществах обилие некоторых растительноядных видов при отсутствии эффективной регуляции со стороны хищников может возрасти до уровней вспышек численности. Растительноядные насекомые и патогенные организмы, паразитирующие на растениях, обычно специализируются в использовании одного определенного растения-хозяина. Некоторые виды, приспособившиеся к питанию на одном растении, процветают в окультуренных местообитаниях. Хищники же, которые нуждаются в более сложном местообитании, напротив, чувствуют себя в одновидовых насаждениях плохо.

Таким образом, устойчивость представляет наивысшую точку всех экологических взаимодействий (взаимозависимостей); это сумма всех компонентов и взаимодействий, составляющих сообщество, синтез всех свойств низшего порядка, проявляющихся на уровне сообщества, популяции и организма.



Какие локальные изменения происходят в сообществах, связанные с их нарушениями и сменой онтогенетического состояния растений?

В любом сформировавшемся сообществе происходят изменения, которые связаны:

- со старением особей растений и их отмиранием в результате завершения ими жизненного цикла;
- с гибелью растений при поражении патогенами;
- с воздействием животных (в т.ч. землеройных).

Нарушения могут происходить:

- ▶ постепенно (при старении особей);
- ▶ катастрофически (отмирание особей в результате воздействия внешних факторов).

Нарушения могут варьировать от менее 1 дм<sup>2</sup> до десятков квадратных метров, что случается при вывалах деревьев, когда падающее дерево повреждает соседние растения (Работнов, 1992).

В результате нарушений в той или иной степени изменяются условия произрастания растений вплоть до образования нового субстрата, например гниющей древесины упавшего ствола дерева или обнажения нижних малоплодородных горизонтов почвы на месте вывала дерева. «Окно», возникающее при нарушении, постепенно зарастает. Процесс зарастания (**демутации**) может происходить в результате:

- прорастания семян, имеющихся в почве;
- диаспор, поступающих извне;
- заполнения вегетативно-подвижных растений с окружающей ненарушенной части фитоценоза.

При нарушении создаются более благоприятные условия для:

- семенного размножения растений;
- приживания и дальнейшего развития всходов;
- омоложения фитоценологических популяций;
- успешного внедрения новых видов.

Среди разнообразия такой изменчивости сообщества можно различать три основных типа изменений, связанных с прохождением жизненного цикла:

- ▶ старением и отмиранием особей;
- ▶ с деятельностью землероев;
- ▶ с ветровалом.

Там, где отмирают особи небольших размеров (травы, кустарники), их место обычно занимают соседние особи того же или других видов. Подобное наблюдается при передвижении особей в результате нарастания корневищ или стелющихся побегов. Этот процесс в сообществах происходит непрерывно, создается мозаика пятен, возникаю-



Венерин башмачок  
(*Cypripedium calceolus* L.)



Колокольчик персиколистный  
(*Campanula persicifolia* L.)

Сон-трава, прострел раскрытый  
(*Pulsatilla patens* (L.) Mill.)

Зубры (*Bison bonasus*)



щих при освобождении и замещении мест отдельными особями, т.е. происходит процесс освобождения и замещения экологических ниш, а также их формирование под средообразующим воздействием предшествующих растений.

Процесс зарастания идет очень медленно (до 20 лет). Особые условия создаются для произрастания растений в западинах, это:

- застой воды;
- бедные органическим веществом и элементами питания обнажившиеся нижние горизонты почвы;
- неблагоприятные физические условия.

Обогащение органическим веществом и элементами питания вначале происходит за счет поступления опада с деревьев. Формирование повышений в результате осыпаний почвы с корней завершается спустя несколько лет после вывала. Однако их зарастание идет быстро. Эти изменения имеют большее значение для поддержания устойчивости фитоценозов, поскольку в результате их устраняется или ослабляется кумулятивное воздействие отдельных видов растений на среду, возникают условия, благоприятные для семенного размножения растений, для омоложения их популяций. Изменения, связанные с восстановлением растительности на нарушенных местах (кротовины, ветровал), можно рассматривать как внутриценозные микросукцессии. От типичных сукцессий (смен фитоценозов во времени) они отличаются тем, что происходят на незначительных по площади участках в окружении и под влиянием ненарушенной растительности.

В процессе эволюции растений, находившихся в непрерывном взаимодействии, сформировались природные экосистемы со свойственной им организацией, проявляющейся в следующем:

- в различиях экологических и биологических свойств их компонентов, занимающих различные экологические ниши;
- в экологическом дополнении (временном, пространственном) одних видов другими;
- в устойчивости – способности изменяться в определенных пределах, различных для отдельных экосистем, сохраняя свои основные признаки;
- в размещении надземных и подземных органов отдельных особей экосистемы, обеспечивающем достаточно полное использование различных ресурсов среды;
- в способности к комплементарности – замене частичной или полной утраты участия одних растений в создании структуры и продукции другими видами, что обеспечивает целостность сообщества и достаточно полное использование среды;
- в способности пребывать в неполночленном состоянии, одновременно проявляя замкнутость, исключая возможность внедрения других видов.



*В чем особенность связи: разнообразие и устойчивость микробных сообществ?*

Микробоценозы почвы функционируют по принципу гомеостаза. В основу представлений о механизмах поддержания гомеостаза положено признание существования в почвах огромного количества разнообразных микроорганизмов, обладающих широким спектром функций (Милащенко и др., 2001). Некоторая часть из них находится в неактивной форме. Возвращение этой группы организмов к активному функционированию

связано с поступлением в почву органических и минеральных веществ. Имеющийся в почве запасной фонд микроорганизмов создает уникальные возможности для развития разнообразных биохимических процессов. Для поддержания гомеостаза существенное значение имеет наличие в почве **микроорганизмов-дублеров**, т.е. видов, способных выполнять одни и те же функции, но различающихся по другим признакам (Звягинцев, 1987). Принцип дублирования обеспечивает возможность развития необходимых средообразующих процессов при различных экологических условиях. Участие того или иного дублера в восстановлении нарушенного равновесия зависит от его требований к среде и физико-химического режима, сложившегося в почве.

Процессы стабилизации окружающей среды микроорганизмами протекают с относительно большой скоростью. В почвах с высокой биологической активностью нарушенное равновесие может быть восстановлено в течение нескольких часов, но существенно зависит от степени антропогенного воздействия.

Так, микробоценоз почв, загрязненных тяжелыми металлами, с опозданием реагирует на нарушение химического равновесия. Тем не менее средорегулирующие способности микроорганизмов велики и у них имеется больше шансов на выживание, чем у теплокровных и растений. Этому способствует необычайное разнообразие их функциональных свойств и способность развиваться в экстремальных условиях. Являясь самыми устойчивыми формами живых организмов на Земле, микроорганизмы располагают и рядом других преимуществ. Частая смена поколений дает им возможность для быстрой перестройки генетического материала, возникновения и закрепления мутаций, перестройки структуры микробных ценозов и, в конечном счете, ускоренной адаптации к изменяющимся экологическим условиям.

Устойчивое развитие микробных ценозов характеризуется целым комплексом параметров:

- динамикой, закономерностью, критериями естественного восстановления микробного ценоза агроэкосистем;
- наименее устойчивыми таксономическими, физиологическими, экологическими группами микроорганизмов, их ролью в аллелопатии растений;
- влиянием структуры и динамики микробоценоза ландшафта на восстановление устойчивых микробных ценозов продуктивных агроэкосистем;
- реакцией микробоценоза агроэкосистемы на антропогенные стрессы и отражение этой реакции на устойчивости агрофитоценоза;
- оценкой адаптивного потенциала микрофлоры почвы в условиях антропогенного химического стресса;
- механизмом генетического, биохимического, популяционного уровней, определяющих адаптационный потенциал микробного ценоза агроэкосистемы.

Под действием природных и антропогенных факторов (увлажнение, внесение органических удобрений) первыми повышают свою численность грибы, затем бактерии и актиномицеты. В микробной биомассе всех типов почв доминирует грибной мицелий. Внутри популяций грибов происходит постоянная смена доминантных форм. В тесной связи с почвенными грибами находятся актиномицеты, которые специализируются на утилизации отмершего грибного мицелия. Высокое содержание хитина в клеточных стенках актиномицетов обусловлено повышенной хитиназной активностью гриба. Актиномицеты, метилотрофы, азоспириллы и ризобии обнаружены в составе природных ассоциаций водорослей. Поэтому таксономический состав бактериальных сообществ отличается исключительным видовым разнообразием.

### 13.4. РОЛЬ ЗАПОВЕДНИКОВ В ПОВЫШЕНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

**Государственные природные заповедники** – это территории природоохранных, научно-исследовательских и эколого-просветительных учреждений, имеющих целью сохранение и изучение естественного хода природных процессов и явлений, генетического фонда растительного и животного мира, отдельных видов и сообществ растений и животных, типичных и уникальных экологических систем.

Государственные заповедники многих стран объединены в сеть биосферных заповедников, цель которой состоит в **сохранении в естественном состоянии типичных экосистем Земли и содержащегося в них генетического материала**, накопленного длительным процессом эволюции жизненных форм, для использования в научной и практической деятельности людьми будущих поколений (Керженцев, 1983). Только путем консервации природных экосистем возможно избежать невосполнимых потерь генетического фонда – самого ценного наследия эволюционного процесса.

На всех этапах взаимодействия человека и природы человек во все возрастающих масштабах приносил в «жертву» саму природу, ее богатства для удовлетворения своих, в основном **материальных потребностей**. Тем не менее «экологические кризисы» начались еще раньше, чем свершилась первая «неолитическая революция».

Одним из примеров «раннего экологического кризиса» может быть предположение о том, что первобытные люди сыграли существенную роль в ускоренном вымирании многих крупных животных верхнего палеолита (мамонтов), бывших для них одним из основных объектов охоты (Герасимов, 1985). Еще в большей степени уничтожение животных происходило в последующие времена. Так, любимое занятие ассирийских царей и знати – охота уже в VIII веке до н.э. привела к полному уничтожению слонов, медведей, кабанов и страусов в бассейне р. Евфрат (Садаев, 1979). Последующая история только умножает примеры уничтожения диких животных. **За период с 1600 г. по настоящее время:**

- **истреблено более 160 видов птиц;**
- **400 видам угрожает уничтожение.**

*Среди млекопитающих:*

- **100 видов исчезло;**
- **255 видов находится на пути исчезновения.**

Решение проблемы сохранения генетического фонда сводится к:

- составлению списка наиболее типичных (уникальных) экосистем;
- выбору в природе естественных участков;
- организации защиты этих участков от антропогенного воздействия.

Если на территории каждой биогеографической провинции будет взято под охрану 3–5 типичных участков ненарушенных ландшафтов, проблему можно считать решенной. На биосферные заповедники возложены и другие задачи:

- ▶▶ долгосрочные исследования структуры, функций и динамики экосистем;
- ▶▶ экологический мониторинг;
- ▶▶ образование и подготовка кадров;

►► международное сотрудничество.

Однако эти задачи (при всей их важности) являются вторичными.



Какие функции выполняет Приокско-террасный государственный природный биосферный заповедник?

Приокско-террасный биосферный заповедник (организован в 1945 г.) является природоохранным научно-исследовательским учреждением федерального значения, имеющим целью сохранение и изучение естественного хода природных процессов и явлений, генетического фонда растительного и животного мира, отдельных видов и сообществ растений и животных, типичных и уникальных экологических систем.

Отличительные признаки заповедника:

- ■ площадь 50 км<sup>2</sup>;
- ■ на его территории зарегистрировано:
  - ➡ 130 видов птиц;
  - ➡ 54 вида млекопитающих;
  - ➡ более 900 видов растений.

Территория Приокско-террасного заповедника в 5 тыс. га служит его «ядром» (рис. 13.4.1). Роль буферной зоны, предохраняющей «ядро» от антропогенных воздействий, выполняют лесные массивы национального парка «Русский лес» (площадь 25 тыс. га). Периферийные массивы «Русского леса» (площадью 40 тыс. га) составляют зону восстановления естественных экосистем. Это типичные естественные ландшафты, в которых допускаются элементы хозяйственного использования:

- лесовосстановительные работы;
- рубки ухода;
- санитарные рубки;
- рекреация.

Зону хозяйственного использования (площадь 30 тыс. га) представляют прилегающие сельскохозяйственные земли и урбанизированные территории. В этой зоне изучается влияние хозяйственной деятельности на природные комплексы.

Основными задачами Приокско-террасного биосферного заповедника являются:

- сохранение и восстановление типичных экосистем; их генетического фонда, уникальных и редких видов;
- наблюдение естественной динамики природных экосистем и их компонентов:
  - биоты;
  - почв;
  - вод;
  - климата.
- природоохранное просвещение, обучение и подготовка кадров.



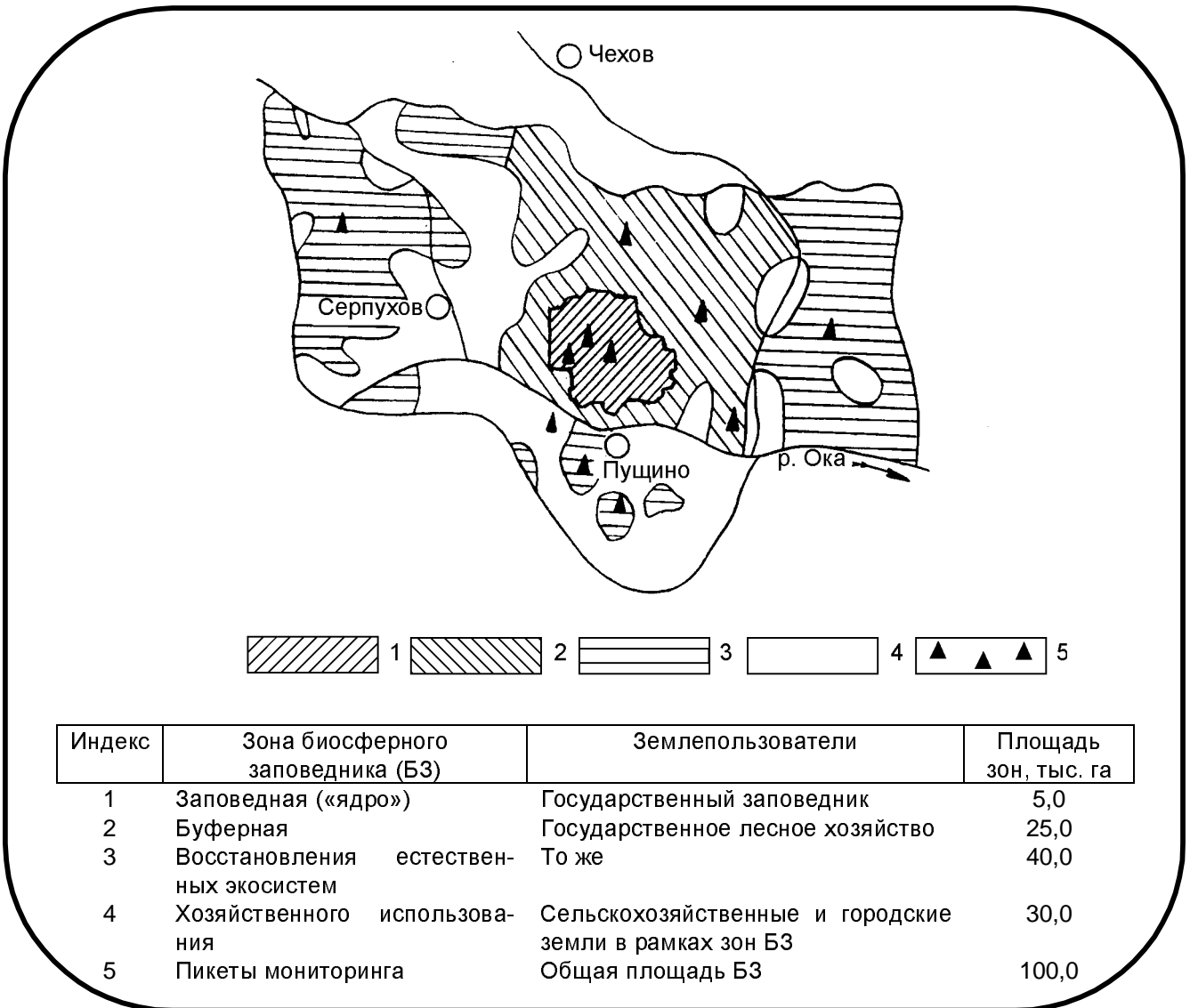


Рис. 13.4.1. Схема расположения Приокско-террасного биосферного заповедника



Какие природные условия характерны для Приокско-террасного заповедника?

Природа заповедника характеризуется типичными и уникальными видами флоры и фауны Русской равнины. В почвенном покрове преобладают дерново-подзолистые почвы легкого механического состава. Долы, затопляемые полыми водами р. Оки, заняты плодородными аллювиально-луговыми почвами. В местах близкого к поверхности залегания известняков встречаются мощные дерново-карбонатные почвы (рендзины), похожие окраской и структурой на черноземы. Под болотной растительностью сформировались торфяно-глеевые и подзолисто-глеевые почвы.



В чем особенность биоразнообразия растительного мира заповедника?

Растительный покров заповедника представлен смешанными и сосновыми лесами различных типов, характерных для Центральной России (см. цветные фото). Встречаются островки дубрав с лещиной и снытью. Дуб и липа входят в состав почти всех

типов сосняков. Ельники приурочены к долинам мелких речек и ручьев. Березовые и осиновые леса произрастают главным образом на месте вырубленных или выгоревших в прошлом коренных дубрав и сосняков.

**Уникальные элементы флоры заповедника – лугово-степные ассоциации встречаются на верхней пойме и первой надпойменной террасе.** Около **100 степных видов** произрастают здесь на значительном удалении (свыше 600 км) от основного ареала:

- жовыль, типчак, тимофеевка степная;
- вишня степная, козелец пурпурный;
- зопник, полынь австрийская;
- гюльпан Биберштейна.

Здесь растут и редчайшие для Европейской территории России **горно-альпийские виды:**

- осока притупленная;
- зубянка тонколистная.

Недалеко от степных участков в понижениях среди сосняков встречаются верховые сфагновые болота с:

- ▶▶ клюквой;
- ▶▶ росянкой и багульником.

Общий список растений, населяющих эту небольшую территорию, превышает 800 видов, более 60 из них – редкие для данного региона и потому нуждающиеся в особой охране.

С ранней весны и до поздней осени цветущие травы и кустарники сменяют друг друга. Весной лужайки сплошь покрыты голубыми незабудками, в борах раскрывается сон-трава, зацветают хохлатки и медуницы. В долах полянки цветущей клубники сменяются пестрым пышным ковром трав, на песчаных холмах розовеют гвоздики, в лесу белеют целые поля ландышей. В разгар лета воздух полон ароматом цветущих лип. В августе раскрываются сиреневые цветки вереска. Приближается осень, краснеют гроздья калины, становятся заметными необычные разноцветные плодики бересклета.



|| В чем уникальность животного мира заповедника?

Разнообразен животный мир заповедника. Фауна этой территории характеризуется смешением видов, свойственных (см. цветное фото):

- широколиственным лесам:
  - ➡ хохлатая синица;
  - ➡ зеленый дятел;
  - ➡ желтогорлая мышь;

- ➡ европейская рыжая полевка;
- ➡ орешниковая соня;
- ➡ темный хорь;

●● лесам таежной зоны:

- ➡ глухарь;
- ➡ рябчик;
- ➡ крапивник;
- ➡ чиж и заяц-беляк.

На лесных полянах встречаются обитатели открытых пространств:

- ▶▶ коростель;
- ▶▶ чекан-каменка;
- ▶▶ заяц-русак;
- ▶▶ обыкновенная полевка.

Из хищников обычны:

- ■лисица;
- ■лесная куница;
- ■барсук;
- ■горноста́й;
- ■ласка.

Из соседних областей в заповедник заходят:

- волки;
- рысь.

Довольно высока численность копытных:

- ▶▶ лося;
- ▶▶ оленей;
- ▶▶ кабанов;
- ▶▶ косули.

В настоящее время на всей территории биосферного заповедника насчитывается:

- ■70 бобров;
- ■150 косуль;
- ■300 кабанов.

Значительная часть поголовья приходится на территорию «ядра», где плотность населения оленей, лося и кабана намного превышает допустимую норму заповедной зоны. Регулирование численности копытных осуществляется путем:

- создания подкормочных пунктов за пределами заповедной зоны;
- отвлечения на созданные пункты животных;
- отлова их избыточного количества.



Каковы особенности восстановления численности зубров?

В заповеднике в 1948 г. организован **Центральный зубровый питомник**, главная задача которого – восстановление и расселение зубров на территории СНГ. До его организации в нашей стране было всего пять зубров. В настоящее время, благодаря деятельности зубрового питомника, их численность превысила 700 голов. Вольные стада зубров обитают в лесах:

- ▶▶ Подмосковья;
- ▶▶ Беларуси;
- ▶▶ Литвы;
- ▶▶ Кавказа;
- ▶▶ Карпат и других районов их бывшего распространения.

**Зубр** (*Bison bonasus*) – единственный вид диких *Bovinae* Европы, уцелевший до наших дней. Известны три его подвида:

- равнинный;
- два горных;
  - ➡ карпатский;
  - ➡ кавказский.

К настоящему времени сохранились равнинный (европейский или литовский) зубр и потомки скрещивания равнинного и кавказского зубров. Зубр внесен в Красные книги Международного союза охраны природы и ряда стран, в т.ч. и России.

К 1914 г. в Беловежской пуще насчитывалось 735–785 дикоживущих зубров (Белюсова, 1999). За годы первой мировой войны, последовавшей за ней революции и гражданских войн погибли все зубры. Последний зубр был убит здесь 9 февраля 1921 г.

Численность кавказских зубров к 90-м годам XIX в. определялась в 500–700 голов, однако в течение последующих 30 лет человеком уничтожено все поголовье данного подвида животных на территории Кавказа.

Проведенная в 1926 г. международная перепись содержащихся в неволе зубров выявила, что во всем мире сохранились лишь 52 зубра. Потребовалось около 70 лет разведения (сначала в зоологических садах и специализированных питомниках, позже в природе) для того, чтобы увеличить численность мирового стада до 3000 голов. Основные направления восстановления вида включали:

- поддержание его путем планируемого разведения в зоологических садах, парках и лесных резерватах;
- распределение этих животных среди многочисленных центров разведения (питомников);
- выпуск молодых животных последующих генераций в природу.

Работы по возвращению зубра в прежние местообитания были начаты в 1950 г. На сегодняшний день суммарная численность вольноживущих стад зубра составляет 1840 голов, а районы их обитания находятся на территории:

- ▶▶ Польши;
- ▶▶ Беларуси;
- ▶▶ Украины;
- ▶▶ России (европейская часть).

Микропопуляция вольных зубров, искусственно созданная при восстановлении численности вида, сильно фрагментирована, а возможность миграционного обмена между отдельными популяциями предельно мала или полностью отсутствует. Сами эти популяции невелики – не более 320 особей.

Расчеты показывают, что популяции зубров численностью менее 100 голов будут, скорее всего, довольно быстро терять генетическое разнообразие (Белоусова, 1999), что с учетом его исходного низкого уровня отрицательно скажется на жизнеспособности этих стад. Однако и более крупные (250–300 голов) популяции в условиях изоляции с течением времени, вероятнее всего, утратят значительную часть гетерозиготности, что также может создать проблемы для их выживания.

Таким образом, ***существующие сегодня вольноживущие стада зубра по показателям численности и уровню генетического разнообразия не обладают достаточным потенциалом для долговременного устойчивого развития популяций, что в свою очередь обеспечило бы выживание вида.*** Отсюда необходима переориентация работ по созданию вольноживущих популяций зубра с простого наращивания численности стад на формирование популяций, несущих по возможности максимум сохранившегося еще в неволе генофонда вида. Самодостаточная, устойчивая популяция зубра должна, по-видимому, иметь совокупную численность не менее 500 голов. Специалисты Международной группы по зубру рекомендуют иметь популяцию более крупных размеров – не менее 1000 голов.

### 13.5. УПРАВЛЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЕМ АГРОЭКОСИСТЕМ: УСПЕХИ И ПРОБЛЕМЫ

Фитоценологические идеи научной организации травосеяния были характерны для передовых русских агрономов XVIII–XIX вв.:

- А.Т.Болотов (1738–1796 гг.);
- В.А.Левшин (1746–1826 гг.);
- А.В.Советов (1826–1901 гг.);
- Д.М.Полторацкий (1761–1818 гг.).

В их работах основной идеей травосеяния всегда был поиск возможностей приближения состава и структуры посевов трав к естественным растительным сообществам. Они предлагали приблизить «плодосмен» сеяного луга к естественному, совмещая в одном посеве виды с разным типом строения надземных и подземных органов, разной феноритмикой и разным ритмом и длительностью жизненного цикла: ***человек может ускорить развитие одних трав, ослабить рост других и до некоторой степени изменить ход плодосменности на лугах.***

Для получения устойчивого искусственного сообщества необходимо подобрать такие компоненты, которые имеют разную высоту стеблей и корни, которые распределяются равномерно по всему почвенному профилю, чтобы противостоять неблагоприятным почвенно-климатическим факторам (Бажанов, 1863).

Таким образом, представители русской агрономии конца XVIII в. обращались к природной растительности, к закономерностям ее формирования в целях теоретического обоснования рационального травосеяния. Однако все высказывания об использовании закономерностей в целях получения травосмесей, аналогичных природным, не могли быть осуществлены ввиду неизученности сочетаемости бобовых и злаковых компонентов, завершающейся неизменным выпадением бобового растения. Основная причина этих неудач состоит в «рецептурных» рекомендациях способов посева.



|| Как видовое разнообразие влияет на устойчивость **культурных пастбищ**?

Анализ структуры и ритмичности природных сообществ позволяет подойти к обоснованию необходимости поиска принципиально новых путей повышения продуктивности агроэкосистем, прежде всего луговых, методами управления вертикальной и горизонтальной структурами сообществ.

Размещение видов с разновысотным распределением листьев определяет оптические свойства травостоя и в значительной мере зависит от степени взаимного затенения (Номоконов, Сидоренко, 1980). У видов низового типа:

- мятлик;
- овсяница красная;
- клевер ползучий

основная масса листьев расположена в нижней части травостоя. У верховых видов:

- ▶▶ кострец безостый;
- ▶▶ тимopheевка луговая;
- ▶▶ люцерна посевная;
- ▶▶ клевер луговой

листья сосредоточены в среднем ярусе. Подбором видов верхового и низового типов можно добиться значительного улучшения освещенности всего профиля травостоя и тем самым повысить интенсивность фотосинтеза при условии достаточного обеспечения растений элементами питания и водой. Оптимальную геометрическую форму листа и листораспределение имеют злаки, травостои которых обеспечивают наибольший сбор сухого вещества с единицы площади. Поэтому злаки и получили распространение по всему земному шару.

Способность к совместному произрастанию образующих луг видов не случайна. Фитоценологически молодой травостой не равновесен, весьма чувствителен к изменениям внешних факторов и способен к быстрой саморегуляции. В то же время более равновесный зрелый биогеоценологический покров мало чувствителен к флуктуациям внешних факторов, но при **экоцидных** воздействиях, захватывающих обширные площади, практически не восстанавливается (Пузаченко, 1986).

При конструировании сеяных сенокосов и пастбищ необходимо исходить из предположения, что он в процессе борьбы за существование сам отработает структуру. Человек

лишь искусственно подбирает наиболее подходящие составные компоненты для агрофитоценоза:

- ■наиболее продуктивные травы из ассортимента районированных сортов;
- ■различные виды и сорта по скороспелости.

С целью исключения влияния погодных инверсий осуществляется подбор видов и сортов трав, различных в экологическом отношении:

- ежи сборной, райграса пастбищного – более влаголюбивых компонентов;
- костреца безостого, овсяницы красной – менее влаголюбивых компонентов.

Сочетание видов дает возможность на динамической основе получать более устойчивый по годам урожай.

Формирование долгодетних пастбищ, устойчивых к погодным условиям, основывается на принципе многокомпонентности травостоя, т.к. ни один вид не в состоянии полностью использовать условия обитания.

**Однако многокомпонентность еще не решает проблему.** Необходимо так осуществить подбор видов, чтобы они могли полнее использовать надземную и подземную (почвенную) среду в травостое (Шарашова, 1989).

Это достигается следующим путем:

- ▶▶сочетанием растений различного светового оптимума фотосинтетической деятельности;
- ▶▶оптимальной структурой травостоя;
- ▶▶степенью и характером облиственности.

Для верховых злаков первой величины характерны облиственные генеративные побеги, высокий подсед листьев и удлиненные вегетативные побеги:

- ■гимофеевка луговая;
- ■овсяница луговая;
- ■кострец безостый;
- ■ежа сборная.

Низовые злаки второй величины имеют слабооблиственные генеративные побеги и подсед вегетативных побегов с приземным распределением листьев:

- мятлик луговой;
- овсяница красная.

Верховые злаки займут в травостое первый верхний ярус, низовые – будут располагаться под их пологом. Из бобовых в травосмесь вводят клевер луговой или гибридный (бобовые первой величины) и клевер ползучий (бобовые второй величины) – пастбищеустойчивое растение. В первый год жизни все бобовые будут располагаться под по-

кровом злаков. Многокомпонентность усилит конкурентное взаимоотношение между видами за свет и элементы питания.

При конструировании устойчивых травосмесей необходимо прежде всего учитывать эффект межвидовых взаимоотношений (Куркин, 1976). Подбором разных по биологии и экологии видов обеспечивается эффект взаимодополнения и последовательного замещения одного вида другим, их комплементарность, которая служит основой устойчивости сообщества при меняющейся экологической обстановке. Этот принцип конструирования агрофитоценозов опирается на структурно-динамические процессы, свойственные природным экосистемам.

С целью снижения фактора угнетения одного вида другим применяют **перекрестный посев** и сочетание видов разной морфологической и биологической структуры. При перекрестном посеве используют метод перекрестных полос (ширина захвата сеялки), который заключается в чередовании различных видов трав (Шарашова, 1989).

### Норма высева семян многолетних трав в сложных травосмесях следующая (кг/га):

#### Первый вариант (пастбищный)

##### ▶▶ I полоса:

▶▶▶ кострец безостый	6
▶▶▶ овсяница красная	6
▶▶▶ клевер луговой	4

##### ▶▶ II полоса:

▶▶▶ тимopheевка луговая	8
▶▶▶ клевер ползучий	5

#### Второй вариант (пастбищный)

##### ■ ■ полоса:

■ ■▶ овсяница луговая	6
■ ■▶ мятлик луговой	4
■ ■▶ клевер гибридный (или люцерна посевная)	5

##### ■ ■ I полоса:

■ ■▶ ежа сборная	6
■ ■▶ райграс пастбищный	6

Таким образом, искусственный фитоценоз, созданный на принципах природного сообщества, состоит из видов, занимающих различное пространство, что ведет к ослаблению конкуренции между компонентами травостоя. Эти виды будут дополнять друг друга во времени. Созданное комплементарное сообщество с пространственно-временной структурой будет характеризоваться устойчивостью, свойственной природным экосистемам.





Как видовое разнообразие влияет на устойчивость и продуктивность сенокосных угодий?

Основной способ создания сеяных сенокосов – **ускоренное залужение**, смысл которого состоит в том, что многолетние травы высевают сразу же после обработки дернины, без посева предварительных культур.

Многолетние сеяные сенокосы подразделяют на три группы (Андреев, 1984):

- краткосрочные (используются 2–3 года и состоят в основном из бобовых трав);
- среднесрочные (используются 4–6 лет);
- долголетние (используются свыше 6 лет, высевают злаково-бобовые травосмеси).

Из многолетних трав при создании сеяных сенокосов ускоренным залужением широко используют:

- ▶▶ тимopheевку луговую, житняк, кострец безостый;
- ▶▶ пырей бескорневищный, овсяницу луговую, райграс высокий и многоукосный;
- ▶▶ ежу сборную;
- ▶▶ клевер, люцерну, эспарцет.

Кроме этих трав, введенных в культуру, высевают и другие многолетние травы, произрастающие в диком виде в данной местности.

Сеяные сенокосы по сравнению с природными дают более высокие урожаи. Кроме того, продуктивность смешанных посевов выше по сравнению с чистыми на 14–25%. Средний урожай травосмесей по зонам страны составляет (ц/га):

■ лесная зона	59,8
■ лесостепь	57,3
■ степь	33,2.

**Однако в засушливых условиях юга степной зоны, в особенности при орошении, высокий урожай дают также и чистые посевы трав.**

Кормовая ценность сеяных трав определяется не только их питательностью, но и поедаемостью, процентом использования на пастбищах и общим урожаем массы. В этом отношении травосмеси также имеют преимущество перед чистыми посевами.

Устойчивые урожаи травосмесей объясняются тем, что они более успешно противостоят неблагоприятным условиям и лучше борются с сорняками. Травостой только одних злаковых или бобовых более засорен, чем травостой бобово-злаковых смесей. Преимущество бобово-злаковых травосмесей состоит еще и в том, что при изреживании бобовых трав их место занимают более устойчивые и долголетние злаковые. Вследствие неравномерного роста и развития бобовых и злаковых трав при высеве в травосмеси для каждой из них создаются более благоприятные условия в использовании питательных веществ и почвенной влаги, что обеспечивает больший урожай сена и лучшее отрастание трав после укоса.

В практике зачастую используются двойные травосмеси, однако тройные и с большим числом компонентов травосмеси дают более устойчивый травостой по годам и формируют более высокие урожаи сена.



**Задание 13.5.1.** Укажите преимущества адаптивной системы травосеяния по сравнению с интенсивной.

При адаптивном (смешанном) варианте травосеяния сохраняется высокое разнообразие видов в сообществе (табл. 13.5.1), травосмесь состоит как минимум из 3–5 компонентов. Высокая степень разнообразия обеспечивает более длительное использование травостоя, в 2–3 раза дольше по сравнению с интенсивным вариантом. Высокая степень разнообразия обеспечивает также получение продукции более высокого качества.

Таблица 13.5.1

**Сравнение интенсивного и адаптивного вариантов травосеяния (Миркин, 1991)**

Признак	Вариант	
	интенсивный	адаптивный
Общее разнообразие видов	низкое	высокое
Число компонентов в посеве	1–3	3–5
Дозы удобрений	высокие	умеренные, низкие
Орошение	используется	не используется
Продуктивность, ц/га	свыше 100	ниже 100
Число укосов	4–6	1–3
Длительность использования	2–3 года	4–10 лет
Роль дифференциации ниш	низкая	высокая
Допустимое внедрение спонтанных видов	незначительное	от умеренного до значительного
Управление сукцессией	не проводится	проводится

Состав травосмеси устанавливают в зависимости от природных условий. В него включают наиболее продуктивные в данном районе бобовые и злаковые травы. Так, в лесной зоне для создания сеяных сенокосов в травосмеси включают:

●● из злаковых:

- ➔ кострец безостый, тимофеевку луговую;
- ➔ овсяницу луговую, лисохвост луговой;
- ➔ полевицу белую, ежу сборную, райграс высокий;
- ➔ канареечник тростниковидный и мятлик луговой;

●● из бобовых:

- ➔ клевер (красный, белый, розовый);
- ➔ люцерну (синюю, желтую);
- ➔ лядвенец рогатый.

При выборе травосмесей необходимо учитывать степень увлажненности почвы. Так,

▶▶ на почвах среднего увлажнения лучше растут:

- ▶▶▶ овсяница луговая, кострец безостый;
- ▶▶▶ мятлик луговой, ежа сборная;
- ▶▶▶ клевер красный и белый;

▶▶ на почвах повышенной влажности:

- ▶▶▶ тимopheевка, лисохвост;
- ▶▶▶ полевица белая и клевер розовый.

Для создания сенокосных угодий необходимо подбирать травы с одинаковым периодом вегетации и примерно с одинаковыми сроками прохождения фенологических фаз, чтобы можно было получить в определенное время наибольшую биомассу и второй укос. Бобово-злаковый травостой сенокосов при краткосрочном использовании должен содержать по массе верховых злаков и верховых бобовых примерно по 50%, а при долготлетнем использовании бобовых – около 30%.



|| На чем основано управление сукцессиями травосмесей?

Основной задачей культурного травосеяния является продление периода продуктивного долголетия посевов, что

- резко удешевляет получаемую фитомассу;
- ведет к экономии энергии;
- уменьшает загрязнение окружающей среды.

Лучший способ продления продуктивного долголетия – создание травосмеси, компоненты которой дифференцируют ниши подобно тому, как это происходит в природных сообществах (Миркин, 1985). При «монтаже» травосмеси следует стимулировать **синергидные** эффекты за счет последовательного сукцессионного замещения видов, что обеспечивает стабильность продуктивности (Куркин, 1986).

Травосмесь продленного продуктивного долголетия должна соответствовать следующим основным положениям закономерностей сукцессий (Миркин, 1987):

- ■ Онтогенетические закономерности, определяющие скорость развития вида и длительность его жизнедеятельности в травостое, корректируются ценотипическим режимом в травосмеси, и потому виды ценотически слабые живут в травосмеси более короткий срок (тимopheевка луговая), чем в чистом виде; а виды ценотически сильные, напротив, живут дольше, чем в чистом посеве (ежа сборная).
- ■ Оптимумы популяции и особи в ходе сукцессии не совпадают, и второй оптимум наблюдается на 1–2 года позже, чем первый, т.е. максимальное участие вида в составе агрофитоценоза наблюдается раньше, чем максимальный средний вес особи. Самые крупные особи соответствуют фазе некоторого снижения доли участия популяции в травосмеси за счет того, что более слабые и мелкие особи отмирают в первую очередь. В дальнейшем при старении происходит измельчение веса особи и кривые участия и среднего веса меняются почти параллельно.

- ■ Важным параметром для характеристики поведения популяции в сукцессии является дифференциация растений по биоморфологическим признакам, самый важный из которых – **вес растений**. Оптимальная позиция популяции в травосмеси характеризуется максимальной дисперсией и минимальными отклонениями от нормального распределения.
- ■ Процесс внедрения видов в сообщество протекает неоднозначно, в зависимости от степени эффективности «монтажа» травосмеси, т.е. заполненности пространства ниш и выраженности процесса перераспределения этого пространства между культурными компонентами в ходе сукцессии. Чем полнее ниши заняты культурными компонентами, тем более замкнута травосмесь для внедрения местных видов. При оптимальных для культурных видов условиях внедрение протекает менее активно, чем в экстремальных.
- ■ В сукцессии внедряющихся видов в случае, если травосмесь создана после выращивания полевых культур в течение 2–3 лет, четко выражены 2 пика долевого участия. Первый из них наступает на следующий после высева травосмеси год и формируется за счет настоящих агрофитов (полевых сорняков), второй наблюдается в стадии распада травосмесей, когда происходит внедрение **апофитов** местной флоры. Если проводится коренное улучшение целинного участка, то оба пика формируются за счет апофитов или первый из них может быть не выражен, а возрастание засоренности происходит постепенно. Параллельно изменению долевого участия сорных видов меняется и их число.

Таким образом, сукцессия травосмесей в целом подчиняется тем же закономерностям взаимодействия генетически обусловленных типов стратегии видов и условий среды, определяющей направление сукцессии, что и естественная автогенная сукцессия (Миркин, 1985). Ее отличие заключается в том, что исходный набор зачатков в значительной мере предопределен человеком через состав и нормы высева компонентов травосмесей. Чем полнее при этом учтены возможности каждого вида и их комплементарность, тем устойчивее травосмесь и меньше вклад собственно автохтонных процессов внедрения сорных видов или видов местной природной растительности.



|| Какую ценотическую роль играют покровные культуры?

Важную роль в формировании биомассы бобового компонента играет вид покровной культуры. Так, в условиях жаркого климата при поливе возделываемая люцерна на сероземе формировала неодинаковую зеленую массу в зависимости от вида покровной культуры (ц/га) (Асанов и др., 1990):

●● люцерна беспокровная	549,3;
●● покров ячменя	529,7;
●● покров озимой пшеницы	513,0;
●● покров озимой ржи	499,5.

Все покровные культуры угнетали люцерну и по степени угнетения расположились в следующий ряд:

озимая рожь > озимая пшеница > ячмень.

Однако наибольшую продуктивность формировали смешанные посевы люцерны с суданской травой (табл. 13.5.2):

Таблица 13.5.2

## Продуктивность беспокровных и смешанных посевов, ц/га (Асанов и др., 1990)

Культура	Зеленая масса, ц/га	Кормовые единицы	Перевариваемый протеин, ц/га
Люцерна беспокровная	534,0	100,4	24,6
Смешанный посев с суданской травой	550,3	120,0	24,0

Хорошие результаты получают при посеве люцерны под покров:

- ▶▶ ярового рапса (на зеленый корм);
- ▶▶ редьки масличной;
- ▶▶ пайзы и озимого тритикале;
- ▶▶ сорго, проса и кукурузы (зеленый корм).

**Клевер** устойчив к затенению покровными культурами в начальный период роста, поэтому его высевают весной под покров ранних яровых на зеленый корм и на зерно. Не следует вносить под покровную культуру чрезмерно высокие дозы азотных удобрений, которые ухудшают рост растений клевера, а покровная культура зачастую полегаёт.

**Эспарцет** угнетается яровыми покровными культурами больше, чем люцерна, поэтому его лучше высевать под просо или кукурузу на зеленый корм. Несмотря на способность фиксировать азот из воздуха, эспарцет лучше других бобовых культур отзывается на азотные удобрения.

**Донник** менее требователен к плодородию почв. В культуре больше распространен донник двулетний. Важным условием его успешного выращивания следует считать достаточную густоту стояния растений. При малом количестве растений (40–60 шт./м<sup>2</sup>) урожай снижается на 25–30%, стебли грубеют и качество корма резко снижается. Такую массу практически нельзя скармливать животным. Весьма целесообразно весной в такой посев донника подсеять овес (60 кг/га) поперек рядов стерневыми сеялками. Это увеличивает продуктивность на 15–20% и улучшает кормовую ценность зеленой массы. Такого зеленого корма (слегка привяленного) можно скармливать 20–25 кг в день на голову крупного рогатого скота.

Для получения густого травостоя донника подсевают под покров кукурузы на зеленый корм и вико-овсяную смесь при обязательной ранней уборке смеси – в начале цветения вики. Под густым пологом покровных культур донник сильно изреживается. Поэтому его не следует подсеивать под ячмень, гречиху и другие культуры, создающие сильное затенение. Скашивать донник необходимо не ниже 8–10 см, чтобы на стебле осталось 2–3 листа, из пазух которых затем вырастают побеги. При более низком срезе донник обычно не отрастает.



|| Как изменяются свойства почв при длительном использовании многокомпонентных агрофитоценозов?

Положительное влияние многолетних трав на плодородие почвы, обогащение ее органическим веществом бесспорно. Значение систематического обогащения почвы органическими веществами состоит в:

- улучшении физических свойств;
- пополнении ресурсов питательных веществ;
- активизации жизненных процессов возделываемых культур.

Улучшение агрохимических свойств почвы происходит как при пастбищном, так и при укосном использовании многолетних трав (табл. 13.5.3). За 12 лет выращивания многолетних трав содержание органического вещества в пахотном слое почвы по всем способам использования увеличилось в среднем на 0,44% (Куделин, 1988). Из травосмесей наиболее интенсивное накопление органического вещества обеспечила люцерно-клеверо-злаковая смесь.

Аналогично способы использования многолетних трав влияли и на содержание в почве подвижных форм фосфора и калия (табл. 13.5.4).

Таблица 13.5.3

**Влияние способов использования многолетних трав на накопление органического вещества в пахотном слое почвы, % (Куделин, 1988)**

Способ использования	1969 г.	1981 г.
Пастбищный	1,96	2,44
Укосный	1,78	2,20
Комбинированный	1,84	2,24
В среднем	1,86	2,30

Таблица 13.5.4

**Влияние способов использования многолетних трав на содержание в пахотном слое почвы подвижных форм фосфора и калия, мг/100 г почвы (Куделин, 1988)**

Способ использования	Подвижный фосфор		Подвижный калий	
	1969 г.	1981 г.	1969 г.	1981 г.
Пастбищный	8,9	13,8	16,9	39,0
Укосный	10,2	13,6	18,5	31,3
Комбинированный	9,6	12,9	18,4	30,5
В среднем	9,6	13,4	18,0	33,4

Наибольшее накопление подвижных форм фосфора и калия произошло при пастбищном использовании многолетних трав. Укосный и комбинированный способы использования трав оказывали одинаковое действие на повышение подвижных форм этих элементов в почве.

После распашки многолетних трав, использовавшихся на выпас, в пахотном слое почвы оказывается больше подвижных форм фосфора и калия, а также легкогидролизуемого азота, чем после распашки тех же трав укосного использования. Более интен-

сивное накопление подвижных фосфатов и калия в почве пастбищных участков по сравнению с укосным использованием можно объяснить тем, что в почве пастбища под влиянием экскрементов, оставляемых животными, более активно протекают микробиологические процессы, мобилизующие легкорастворимые питательные вещества для растений.

Способы использования многолетних трав оказывают неодинаковое влияние на изменение кислотности почвы (табл. 13.5.5): наиболее заметно рН почвенного раствора снижался при укосном способе использования травосмесей, наименее – при пастбищном способе.

Таблица 13.5.5

**Влияние способов использования травостоев многолетних трав на кислотность почвы, рН<sub>КСl</sub> (Куделин, 1988)**

Способ использования	1969 г.	1981 г.
Пастбищный	6,19	6,08
Укосный	6,28	5,79
Комбинированный	6,30	5,93
В среднем	6,26	5,93

Таким образом, под влиянием правильно организованного выпаса скота происходит повышение содержания доступных форм элементов питания для растений, т.е. повышается эффективное плодородие почв.



|| *Как влияет видовое разнообразие на качество получаемой продукции?*

От решения проблемы качества фуражного зерна во многом зависит развитие животноводства:

- увеличение производства животноводческой продукции;
- повышение качества продукции животноводства и рентабельности этой отрасли.

Зернофураж, получаемый с посевов ячменя и овса, как правило, оказывается не сбалансированным по белку и аминокислотному составу:

- ▶▶ на 1 кормовую единицу (к.е.) ячменя приходится 70–73 г переваримого белка (протеина);
- ▶▶ на 1 к.е. ячменя приходится 3,3 г лизина.

Дефицит протеина (около 60%) приходится на концентрированные корма (ячмень, овес), что приводит к:

- ■ перерасходу кормов;

■ ■удорожанию животноводческой продукции.

Решить эту проблему можно двумя путями:

- рациональным применением минеральных удобрений;
- возделыванием смешанных посевов зернофуражных и зернобобовых культур.

Первый путь дорогой, а в условиях дефицита удобрений – маловероятен. Второй путь обеспечивает получение устойчивых урожаев возделываемых культур и повышение качества растениеводческой продукции (зерно, солома).

Наибольший урожай формировали смешанные посевы ячменя с горохом (42,2 ц/га), несколько меньший – ячменя с яровой викой (39,8 ц/га), что на 1,2–3,5 ц/га выше по сравнению с одновидовым посевом ячменя (табл. 13.5.6).

Таблица 13.5.6

**Продуктивность и качество зернофуражных смесей (Рогов и др., 1990)**

Культура, смесь	Продуктивность, ц/га	Обеспеченность кормовой единицы переваримым белком, г
Ячмень	38,7	73,4
Ячмень + горох 15%	42,2	88,6
Ячмень + вика 15%	39,8	117,6
Овес	32,4	84,6
Овес + горох 15%	36,3	99,7
Овес + вика 15%	39,8	121,1

Продуктивность смешанных посевов овса с бобовыми культурами была на 3,9–7,4 ц/га выше по сравнению с одновидовым посевом овса (Рогов и др., 1990). Наибольшей продуктивностью отличались смешанные посевы овса с яровой викой (39,8 ц/га).

Высокая продуктивность смешанных посевов с небольшим насыщением бобовым компонентом была получена благодаря увеличению кустистости злаковых культур и повышению озерненности бобовых. Так, продуктивная кустистость овса в смесях с 15%-й нормой высева бобового компонента составляла 1,4–1,5 стеблей на растение, ячменя – 1,9–2,1, в то время как в одновидовых посевах она равнялась соответственно 1,3 и 1,8 стеблей на растение. При посеве такой смеси озерненность гороха достигала 30–36, вики – 74–80 зерен на одно растение, что оказалось выше в 1,5–2 раза по сравнению с их чистыми посевами.

Благодаря значительному содержанию зерна бобового компонента в урожае смешанных посевов кормовая единица зерносмеси обеспечена переваримым протеином при посеве овса с горохом (99,7 г) и выше нормы при посеве ячменя и овса с яровой викой. Улучшение обеспеченности зернофуража протеином произошло не только за счет бобовой культуры, но и за счет повышения содержания протеина в зерне злаковой культуры под воздействием бобового компонента:

►►на 0,5% под влиянием гороха,



▶▶на 1,2–2,1% под действием вики.

Смешанные посевы злаковых культур с зернобобовыми не только улучшают качество корма по содержанию сырого белка, но и обеспечивают сбалансированность его по лизину. Если содержание незаменимых аминокислот в зерне ячменя и овса одновидовых посевов составляло 46,9 и 52,7 г/кг, то в смеси с горохом и яровой викой оно колебалось от 66,7 до 80,0 г/кг. Содержание лизина в зерне ячменя составляло 4,1, овса – 5,7 г, в смеси злаковых культур с горохом и викой оно достигало 6,5–10,3 г, т.е. в 1,5–2,0 раза было выше (при зоотехнической норме 5–5,2 г на 1 к.е.).

## А•Я

## СЛОВАРЬ

**Автохтоны** – растительные и животные организмы, образовавшиеся в процессе эволюции в данной местности или исстари в ней обитавшие и живущие в настоящее время.

**Алофит** – растение из числа местных видов, легко поселяющееся на пашнях и других местообитаниях, создаваемых человеком и становящееся здесь сорняком.

**Биотоп (экоотоп, среда местообитания)** – однородный по условиям жизни для определенных видов растений или животных, или же для формирования определенного биоценоза участок.

**Биоцид** – преднамеренное уничтожение всего живого на значительных территориях.

**Доминант** – вид, количественно преобладающий в данном сообществе в сравнении с близкими формами или входящими в один ярус экологической пирамиды или ярус растительности.

**Популяция** – совокупность особей одного вида, обладающих общим генофондом и занимающих определенную территорию (белки в лесу, окуни в пруду).

**Продуктивность первичная** – биомасса, производимая популяцией или сообществом на единице площади за единицу времени. Включает также энергию и биогенные летучие вещества.

**Продуктивность вторичная** – биомасса, энергия и летучие биогенные вещества, производимые консументами на единицу площади за единицу времени.

**Синергизм** – свойство сложных систем, возникающее при неравновесных процессах, когда результат взаимодействия не является простой суммой частных действий, а порождает качественно новые результаты, зависящие от всей совокупности взаимодействий.

**Филоценогенез** – эндогенное развитие территориальной совокупности экосистем в результате возникновения и формирования новых видов и гибели существующих.

**Эдификатор** – преобладающие в биоценозах виды растений с сильно выраженной средообразующей способностью.

**Экологическая ниша** – совокупность связей организма с биотическими и абиотическими факторами среды его обитания.

**Экоцид** – преднамеренное уничтожение среды обитания, приводящее к биоциду.

**Эпифиты** – растения, поселяющиеся на других растениях, но не паразитирующие на них (мхи).

## КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

- 1** Что такое сообщество и какие законы функционирования характерны для него?
- 2** Что лежит в основе структурной классификации растительных сообществ?
- 3** В чем суть экологической сукцессии и чем она отличается от флуктуации?
- 4** Что такое биоразнообразие и какие три уровня его существуют?
- 5** Что определяет структурную организацию сообщества?
- 6** Какую роль в экосистеме играет экологическая ниша?
- 7** Какую роль играют продуценты, консументы и редуценты в функционировании экосистем?
- 8** Какую роль играют пищевые цепи в круговороте веществ и энергии?
- 9** Чем объясняется многообразие форм взаимоотношений видов в биоценозах?
- 10** В чем биологический смысл устойчивого развития сообщества и сохранения его биоразнообразия?
- 11** Каким диапазоном устойчивости к абиотическим факторам характеризуются различные виды сообщества?
- 12** Какую роль в жизни сообщества играют лимитирующие факторы?
- 13** Как изменяется устойчивость организмов на индивидуальном и популяционном уровне?
- 14** Как связаны биоразнообразие и устойчивость сообщества?
- 15** Какие функции выполняют биосферные заповедники?
- 16** Как видовое разнообразие влияет на устойчивость культурных пастбищ?
- 17** Как видовое разнообразие влияет на устойчивость и продуктивность сенокосных угодий?
- 18** На чем основано управление сукцессиями травосмесей?
- 19** Какую ценотическую роль играют покровные культуры?
- 20** Как изменяются свойства почв при длительном использовании многокомпонентных агрофитоценозов?
- 21** Как влияет видовое разнообразие на качество получаемой продукции?

---

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	3
13.1. БИОРАЗНООБРАЗИЕ: ТИПЫ, ПРИНЦИПЫ, ПРАВИЛА, УРАВНЕНИЯ.....	4
13.2. ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ВИДОВ В ЭКОСИСТЕМАХ.....	13
13.3. БИОРАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ СООБЩЕСТВА .....	20
13.4. РОЛЬ ЗАПОВЕДНИКОВ В ПОВЫШЕНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ .....	30
13.5. УПРАВЛЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЕМ АГРОЭКОСИСТЕМ: УСПЕХИ И ПРОБЛЕМЫ .....	36
СЛОВАРЬ.....	48
КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ.....	49