

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛА-
РУСЬ**

БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

МИНСК

2004

ВВЕДЕНИЕ

Термин *экология* происходит от греческих слов *ойкос* – дом, жилище и *логос* – учение, наука. То есть, в буквальном изложении экология – это знание об обитателях «природного дома» и обо всем, что в нем происходит. Примечательно, что термин *экономика* также образован от греческого слова *ойкос* и буквально означает искусство ведения домашнего хозяйства. В идеале экономика и экология должны органично дополнять друг друга, к сожалению, в реальной жизни это можно наблюдать очень редко.

В современном понимании, *экология – это наука об отношениях организмов или групп организмов с окружающей их средой*. Отсюда логически вытекает *основная цель экологии как науки – получение наиболее полного и всестороннего представления о взаимоотношениях между живыми организмами и средой их обитания*.

Экология имеет свои специфические *объекты исследования*: с одной стороны, это *среда обитания* во всех своих проявлениях и все характеризующие ее параметры, с другой стороны, *живые организмы* – живая материя, в основном на трех уровнях ее организации: организменном (особи, индивидуумы и их группы), популяционно-видовом (популяции, таксоны рангов ниже видового и виды) и экосистемном (сообщества). *Предметом* рассмотрения для этой науки являются *взаимоотношения между живыми организмами и средой их обитания*.

Экология животных является одним из разделов экологии, выделяемым наряду с экологией растений, экологией водорослей, экологией грибов, экологией микроорганизмов. Таким образом, *экология животных – это наука об отношениях животных организмов или групп организмов с окружающей их средой*. Принципы экологии животных идентичны общеэкологическим, но они рассматриваются сквозь призму специфики зоологических объектов. Поэтому экология животных теснейшим образом интегрирована к различными разделами экологии и зоологии. Среди последних следует особо выделить морфологию и физиологию животных, этологию, зоогеографию.

Различают два основных подхода к изучению экологических объектов. Статический или феноменологический подход предполагает выполнение экологических наблюдений и описаний (например, определение структуры биологического разнообразия животных организмов). Динамический подход или каузальный подход нацелен на

выявление причинно-следственных связей (как правило, при этом используется экологический эксперимент).

Как любая другая наука, экология пользуется как специфическими методами исследований, так и заимствует методологию других отраслей знаний. Среди используемых современной экологией животных *методологических подходов и принципов* следует особо выделить три:

1. *Принцип системности* означает, что любая экологическая система рассматривается как целое, обладающее свойствами, не сводимыми к сумме свойств его компонентов. Каждый уровень экосистемы характеризуется собственными, присущими только ему свойствами, и, кроме того, обладает суммой свойств входящих в него подсистем-компонентов. Примером может служить кумулятивное действие вырабатываемых животными ядов; компенсация выпавших экземпляров в колониях кишечнополостных; синергическое антитоксическое действие слизи, продуцируемой рыбами, находящимися в ограниченном объеме воды.

2. *Статистические методы* позволяют корректным образом количественно описать экологические процессы, рассматривая их как стохастические (вероятностный характер процессов, протекающих в биологических и экологических системах, подробно рассматривался в курсе биометрии).

3. *Моделирование*. Модель – это абстрактное описание того или иного явления реального мира, позволяющее делать предсказания относительно этого явления. Простейшие модели имеют неформализованную основу – это вербальные (словесные) и графические модели. Моделями являются подробные описания (диагнозы) зоологических видов, наскальные изображения охотничьих животных, схемы биологических циклов паразитов и т.п. Более совершенные модели имеют формализованную основу – это математические модели, например, динамики численности насекомых-вредителей, позволяющие предсказывать их численность в определенный момент времени и принимать обоснованные решения по управлению ею.

Экология как наука базируется на разных отраслях биологии (физиология, биофизика, генетика и др.) и тесно связана с небиологическими естественными науками (физика, химия, геология, география, математика и др.), на терминологический аппарат и технологические возможности которых опираются экологические исследования. Экологические знания являются неотъемлемой частью информационной

базы современной медицины и ветеринарии. Экология животных тесно связана с прикладными направлениями науки – зоотехнией, охотоведением, лесоведением, защитой растений, медицинской и ветеринарной зоологией, охраной природы.

Исходя из вышеизложенного, можно сформулировать разнообразные *задачи экологии животных*, от общетеоретических до узкоприкладных:

1. исследование закономерностей взаимодействия животных организмов со средой обитания, в т.ч. в связи с антропогенным воздействием на природные системы;
2. прогнозирование изменений в природе под влиянием деятельности человека;
3. экологическая индикация при определении тех или иных компонентов и элементов среды обитания, в т.ч. биоиндикация загрязнения среды с использованием животных организмов;
4. управление процессами, протекающими в биосфере, в том числе регуляция численности популяций животных;
5. сохранение биологического разнообразия животных организмов и эталонов ненарушенных природных систем как сред их обитания;
6. создание научной основы рациональной эксплуатации биологических ресурсов, в т.ч. перехода от промысла животных к их культивированию;
7. восстановление нарушенных природных систем (в т.ч. восстановление пастбищ, продуктивности водоемов и т.п.).

Неразумные попытки преобразовать природу вопреки ее законам, имевшие место в прошлом и не прекращающиеся в настоящее время, по сути дела и породили острую *проблему экологического кризиса*. Основная задача экологии в приложении к практике – создать необходимую научную базу для успешного и с минимальными издержками ее разрешения.

Первые экологические знания были накоплены человечеством на заре его развития. Знания об окружающей среде – животных, растениях, других племенах, силах природы – были жизненно необходимы первобытному человеку, т.к. помогали выжить в весьма враждебном мире. Важнейшей вехой в развитии человечества стало освоение огня и других природных явлений, а также создание орудий, позволявших человеку преобразовывать среду своего обитания, что и положило начало возникновению человеческой цивилизации.

Наука как специфическая сфера общественного сознания начала оформляться в Античном мире. Труды *Гиппократа*, *Аристотеля*, других мыслителей того времени содержат массу сведений экологического плана. В эпоху Средневековья научная деятельность в странах Европы подвергалась запретам, накопление научного знания практически прекратилось, многое было утрачено. В это время естествознание (а значит и исследования экологической направленности) в той или иной степени развивались в странах Востока.

Многие работы натуралистов эпохи Возрождения носили явно экологический характер. Примером могут служить исследования *Антони ван Левенгука* (начало XVII века) сообществ микроорганизмов виноградного сока на разных стадиях его сбраживания. Великое Княжество Литовское в это время являлось одним из наиболее развитых государств Европы. До нас не дошли какие-либо значимые научные труды в области естествознания, но первые шаги в области появления экологического права сделаны были здесь.

В Российской империи, к которой отошла территория современной Беларуси после трех разделов Речи Посполитой, в 18–19 столетиях естествоиспытатели-натуралисты активно вели работу по описанию природы Восточной Европы и Северной Азии. Среди прочих огромный вклад в изучение животного вида внесли П.С. Паллас, К.М. Бэр, М.А. Мензбир, А.Ф. Миддендорф. Основателем собственно экологического направления в естествознании в России был профессор Московского университета К.Ф. Рулье (1814–1858), который призывал изучать живые организмы в их взаимоотношениях с окружающей средой, так как: «Ни одно органическое существо не живет само по себе; каждое вызывается к жизни и живет постольку, поскольку находится во взаимодействии с относительно внешним для него миром». Первой собственно экологической научной работой в России считается магистерская диссертация «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855) его ученика Н. А. Северцова. Однако экологические исследования вплоть до XIX века не дифференцировались среди прочих отраслей так называемых естественноисторических наук.

Собственно термин *экология* был предложен выдающимся биологом *Эрнестом Геккелем* в 1866 г. Термин *биоценоз* ввел в 1877 г. Немецкий гидробиолог *К. Мёбиус*. Оформление экологии в самостоятельную дисциплину произошло на рубеже двадцатого столетия, однако этот термин оставался малоупотребимым. Окончательно

утвердился он лишь после Второй мировой войны. Первые советские экологические работы рубрицировались по направлению *биоценология*. Автором первого отечественного учебника по экологии животных был проф. Д.Н. Кашкаров.

Массовый поворот к различным аспектам экологии, особенно природоохранным, в сознании населения произошел в развитых капиталистических странах Европы и Северной Америки в конце шестидесятых годов XX века. С этого времени широкие массы населения стали проявлять озабоченность проблемами загрязнения среды обитания, охраны природы, вопросами потребления ресурсов сырья и энергии, ростом народонаселения. Широким фронтом развернулись отныне щедро финансируемые экологические научные исследования. Стали организовываться экологические научно-исследовательские центры, кафедры экологии в ВУЗах, началась подготовка собственно специалистов-экологов. В странах социалистического лагеря этот процесс не принял лавинообразного характера. Новые научные учреждения организовывались постепенно, изредка открывались кафедры в университетах. Осознание широкими массами населения стоящих перед обществом экологических проблем произошло лишь в конце восьмидесятых годов, особенно после аварии на Чернобыльской АЭС.

На Беларуси в довоенные годы научные исследования в области экологии животных были начаты на кафедре зоологии Белорусского государственного университета в 1921 г. под руководством первого заведующего кафедрой проф. А.В. Федюшина. В 20–30-е годы большой вклад в развитие зоологической науки в республики внес академик ВАСХНИЛ и АН БССР Н.М. Кулагин. В послевоенное время прогресс в области экологической науки тесно связан с именем известного гидробиолога, член-корреспондента АН СССР Г.Г. Винберга – одного из основоположников продукционной экологии. Профессор Г.Г. Винберг многие годы заведовал кафедрой зоологии беспозвоночных БГУ, в результате его активной научно-педагогической деятельности была создана белорусская школа гидробиологов. В последующем исследования в области экологии животных в республике концентрировались в Институте зоологии Академии наук, который многие годы возглавлял академик АН СССР/РАН и АН БССР Л.М. Суценья. В 1974 г. на базе кафедры зоологии беспозвоночных БГУ была организована кафедра общей экологии, гидробиологии и охраны природы, одна из первых университетских экологических

кафедр в СССР. Экологические исследования в БГУ успешно осуществлялись на этой кафедре, а также в проблемной научно-исследовательской лаборатории экспериментальной биологии, а затем – в лаборатории гидроэкологии, возглавляемой член-корреспондентом НАН Беларуси А.П. Остапеней.

ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

С точки зрения экологической науки, *среда* – это тела и явления (объекты и процессы), с которыми организм находится в прямых или косвенных отношениях.

Под **факторами среды**, то есть **экологическими факторами** подразумеваются любые элементы среды, способные оказывать на живые организмы то или иное влияние. Например, воздействие на животных космического нейтринного излучения, пронизывающего Земной шар, никак не проявляется. Ввиду этого, его можно исключить из числа элементов среды, относящихся к числу экологических факторов, действующих на рассматриваемой планете в данное время.

В свою очередь, организм реагирует на экологический фактор специфическими приспособительными реакциями. Способность к адаптации, приспособлению – фундаментальное свойство органической жизни. Эта способность обеспечивает возможность живым организмам выжить в конкретных условиях их обитания.

Существует большое число различных классификаций **экологических факторов**. Так, факторы среды можно разделить на:

- факторы неживой природы, т.е. **абиотические**;
- факторы живой природы, т.е. **биотические**.

Под **абиотическими факторами** понимается воздействие материи (в форме вещества и/или полей) и ее основных характеристик (температура, величина ускорения свободного падения и т.п.). Среди прочих выделяются следующие группы абиотических факторов:

климатические (температура, вода/влага, свет, атмосферное давление, ветер и др.);

эдафические (механический состав, влагоемкость, воздухопроницаемость, плотность почвы);

орографические (рельеф местности, высота над уровнем моря, экспозиция склона);

химические – газовый состав воздуха и наличие химических загрязнений; состав воды – содержание растворенных веществ и взве-

сей; кислотность, осмотическое давление и состав почвенных растворов; химический состав грунта).

Климатические факторы являются одними из важнейших, определяющих условия обитания животных на суше. Данные обычных метеорологических наблюдений дают представление о **макроклимате** определенной территории. Те же показатели для отдельного биотопа позволяют нам судить о его **мезоклимате**. Соответственно, мезоклимат северного и южного склонов одного и того же холма будет различаться. Понятие **микроклимата** относится к малых размеров (площадью до десятков квадратных дециметров) участкам поверхности почвы, растительного покрова и т.п. Например, полуденная температура коры на северной и южной сторонах ствола дерева в солнечный день может различаться на десятки градусов.

Биотические факторы – это разного рода воздействия живых организмов, в том числе особей своего вида. Под **микробиогенными** факторами подразумевается деятельность бактерий, вирусов, риккетсий и других микроскопических организмов; **микогенными** – грибов; **фитогенными** – растительных организмов; **зоогенными** – деятельность животных организмов. Несколько в стороне стоит **антропический (антропогенный) фактор** как специфическая деятельность человека.

Другие системы классификации экологических факторов основаны на иных критериях. Например, можно разделить факторы на **зависящие от численности (плотности) организмов** и **не зависящие** от таковой. Так, региональный макроклимат практически не зависит от состава и плотности животного населения региона. В то же время, животные могут существенно влиять на микроклиматические условия. Например, при тотальном объедании хвои или листвы деревьев насекомыми при вспышках массового размножения в лесу изменяется ветровой режим, влажность, динамика температуры на уровне крон и у поверхности почвы. Из-за выпадения отдельных растений древостой может изреживаться, а групп – образоваться прогалины. Эти изменения неизбежно скажутся на последующих поколениях этих же насекомых, а также их конкурентах и энтомофагах.

С практической точки зрения полезна дифференцировка экологических факторов по периодичности их действия. Именно этот критерий лежит в основе классификации, предложенной проф. **А. С. Мончадским**, который предложил выделять следующие их группы:

первичные периодические – явления, связанные с вращением Земли и Луны (смена времен года, параметры солнечной радиации, приливно-отливные явления, определяемые положением Луны относительно Земли);

вторичные периодические, являющиеся следствиями действия первичных периодических (суточный ход температуры, влажности, освещенности, динамика кормовых ресурсов и т.п.);

непериодические – факторы, не имеющие правильной цикличности (стихийные явления, механический и химический состав почвы, орографические факторы как таковые, залповые выбросы вулканического вещества, а также техногенных ксенобиотиков и т.п.).

Эволюционно у живых организмов выработались приспособления к действию периодических факторов. Неблагоприятное воздействие непериодических факторов зачастую оказывается фатальным, поскольку, живые организмы не в состоянии выработать соответствующие адаптации вследствие непредсказуемости их проявления.

По пространственно-временному параметру можно выделить **стабильные и лабильные экологические факторы**. Значения первых (например, уровень гравитации, содержание азота в атмосферном воздухе) константно в течение весьма продолжительных периодов времени. Действие вторых подвержено выраженным изменениям во времени и пространстве. Изменения во времени могут быть:

- **правильно-периодическими (регулярными)** – это сезонные и суточные ритмы, приливно-отливные явления;

- **случайными (нерегулярными)** – изменения погодных условий (вплоть до катастрофических стихийных явлений, таких как бури, тайфуны, ливни, обвалы, оползни, сели и т.п.), землетрясения, залповые выбросы ксенобиотиков, падение метеоритов и т.п.;

- **векторными (направленными)** – направленное изменение климата, опустынивание, зарастание водоемов, рост концентрации углекислого газа в атмосфере, нарастание выброса в окружающую среду соединений серы и других ксенобиотиков.

Действие **отдельных факторов** следует ограничивать от действия **комплексов факторов**. Например, восточная экспозиция склона холма сама по себе (как наличие уклона) не отличается от северной или юго-западной. Однако она определяет продуваемость территории ветрами, освещение склона лучами восходящего солнца и прогрев – полуденного, а также более раннее наступление вечерних сумерек, выражающееся в снижении освещенности, дополняемом понижением

температуры и повышением относительной влажности воздуха приземного слоя. Высота над уровнем моря и глубина погружения связаны с еще более обширными комплексами факторов.

Экологические факторы могут оказывать на животных различное действие, воздействуя как:

- **ограничитель**, обуславливая возможность или невозможность существования в данных условиях (например, низкие температуры для теплолюбивых форм; недостаток кормов для птиц зимой);

- **раздражитель**, приводя к проявлению соответствующих физиологических и поведенческих адаптивных реакций (например, при высоких температурах многие млекопитающие прибегают к гипервентиляции легких, что ведет к охлаждению тела за счет испарения);

- **модификатор**, инициируя морфологические и физиолого-биохимические перестройки (пустынные и полупустынные формы обычно обладают интенсивнее склеротизированными и обладающими светоотражающими свойствами покровами тела, тогда как обитатели влажных биотопов имеют слабо склеротизированные покровы и окраску, позволяющую телу лучше аккумулировать тепло солнечных лучей, – примером могут служить мигрирующие саранчовые, обитающие в полупустынных условиях, либо плавнях рек);

- **сигнал**, информируя об изменении в параметрах других экологических факторов (например, сокращающаяся продолжительность светового времени суток информирует животных о предстоящих сезонных изменениях температур).

При этом экологический фактор может выступать в качестве:

- **условия**, которые животными не расходуются и не могут быть исчерпаны; один организм не может сделать условия недоступными или менее доступными для другого (например, температура или относительная влажность воздуха, общая соленость воды);

- **ресурса**, который потребляется животными организмами (это могут быть кормовые ресурсы, микроэлементы в химически доступной форме, растворенный в воде кислород и т.п.);

- **источника информации**, то есть сигнала (например, свет как индикатор открытого пространства инициирует у скрытоживущих насекомых реакцию поиска укрытия или затаивания).

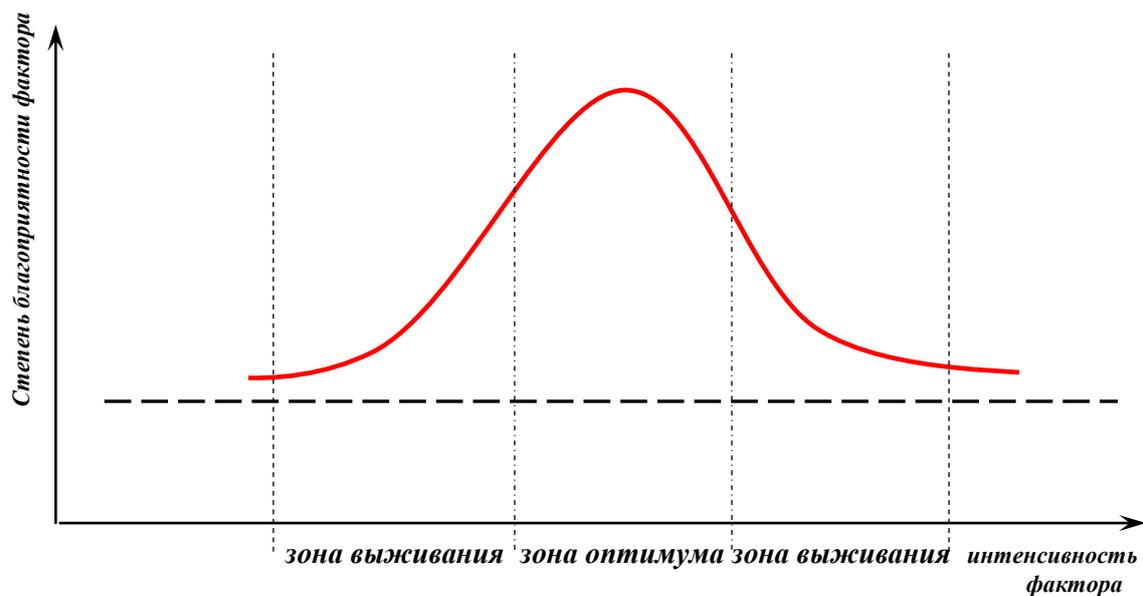
Разнообразие экологических факторов весьма велико, велика специфика и проявления, действия их на животные организмы. Установление общих закономерностей действия факторов среды также является предметом экологии.

Закон экологического оптимума может быть сформулирован следующим образом: *«Каждый переменный фактор имеет лишь определенные пределы положительного влияния на организмы. Как недостаточное, так и избыточное действие фактора отрицательно сказывается на жизнедеятельности особей»*.

Следствием из этого закона является **правило лимитирующего действия факторов**, которое гласит, что *факторы среды, значения которых наиболее далеки от оптимума, в первую очередь ограничивают возможность существования вида в данных условиях*.

Лимитирующие факторы среды определяют географический ареал видов и других таксонов животных. Ареал паразита не может выходить за пределы ареала его хозяина. Крапчатый суслик не распространяется из немногочисленных островных местообитаний в южной половине Беларуси, поскольку не приспособлен переносить низкие температуры зимой. Ласточки и стрижи прилетают позже других птиц не вследствие собственно своей исключительной теплолюбивости, а из-за сезонных изменений плотности аэропланктона. Зимующие в городах Беларуси утки-кряквы подтверждают, что основной причиной перелетности этих птиц является отсутствие достаточной кормовой базы в период ледостава.

Несколько иная формулировка – *отсутствие или невозможность процветания определяется недостатком (по качеству или по количеству) либо, наоборот, избыточным проявлением любого из факторов, уровень (интенсивность) которых близок к предельно переносимому* – известна как **закон толерантности Шелфорда**.



Каждому организму свойственен свой диапазон толерантности, переносимости воздействия различных экологических факторов. Это зона между критическими точками, за пределами которой его существование не возможно. Для оценки широты этого диапазона используется понятие **экологической валентности**. Широкой экологической валентностью, в частности, характеризуются многие из широко, иногда всесветно, распространенных животных.

Виды с широкой экологической валентностью носят название **эврибионтных**, с узкой – **стенобионтных**. Чаще имеется информация о степени экологической валентности животных по отдельно взятым экологическим факторам. Отсюда и соответствующие термины:

- **стенотермы** – животные, способные существовать в узком температурном диапазоне, **эвритермы** – в широком диапазоне.

- **эврифаги** – потребители широкого круга кормовых объектов, **стенофаги** – узкого круга объектов.

Представители различных систематических групп животных существенно отличаются друг от друга как по положению оптимума, так и по экологической валентности. Иногда формулируется соответствующее **правило несовпадения диапазонов (спектров) экологической валентности разных видов**. Песцы, обитатели тундры, переносят колебания температуры в диапазоне от -55 до $+30$ °С, и их диапазон толерантности равен 85 °С. Животные умеренных широт в большинстве своем эвритермны. Напротив, обитатели пещер, теплых источников, обитатели трофических лесов и коралловых рифов, как правило, стенотермны. Например, у ракообразных *Copilia mirabilis* диапазон толерантности равен примерно 6 °С, и они могут обитать в воде теплых источников с температурой в диапазоне $23-29$ °С.

Многие виды рыб эвригалинны, то есть способны обитать в водоемах разного уровня солености – от пресных до соленых. Так, судак обычен в лиманах Азовского и Черного морей; каспийской сельдью в XIX веке в промышленных масштабах промыслили в Волге. Напротив, коралловые полипы стеногалинны, и локально опресняющие морскую воду сильные ливни могут приводить к массовому отмиранию поверхностно расположенных полипов.

Среди животных есть как эврифаги (тараканы, муравьи-кочевники, опоссумы, крысы, свиньи, павианы, а также человек), так и стенофаги (тутовый шелкопряд, трубказуб, коала, медведь-пищухоед).

Правило неоднозначности действия факторов на различные процессы у одного и того же организма можно проиллюстрировать

примером бабочек мельничной огневки, – повышение температуры ведет к интенсификации обмена веществ у этих насекомых и снижению их двигательной активности (тепловое оцепенение).

Правило вариабельности ответных реакций на действие факторов среды у разных особей одного вида проявляется в том, что диапазон толерантности, критические точки, оптимальная и пессимальная зоны не совпадают для отдельно взятых индивидуумов. Эта вариабельность определяется индивидуальными наследственно обусловленными характеристиками особей, половыми, возрастными и физиологическими различиями. Так, у общественных пчелиных срок жизни самцов ограничен несколькими месяцами, тогда как самки зачастую живут годами. Жертвами хищников, болезней, неблагоприятных погодных условий в первую очередь становятся физиологически ослабленные (низкими температурами, бескормицей и т.п.) особи. Минимальные критические температуры для покоящихся стадий развития насекомых намного ниже, чем для активных. Яйца многих тлей, открыто расположенные на хвое и побегах растений, сохраняют жизнеспособность при продолжительных зимних морозах до $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$, тогда как личинки погибают уже после нескольких часов воздействия слабоотрицательными ($-5\text{ }^{\circ}\text{C}$) температурами. Как правило, наиболее чувствительны к экстремальным значениям экологических факторов животные в период размножения. Из вышесказанного можно сделать вывод, что *экологическая валентность вида всегда шире экологической валентности особи.*

Следующее правило гласит, что **приспособленность к одному фактору среды не зависит от приспособленности к иным факторам**, либо в ином звучании – **к каждому фактору среды животные приспособляются взаимонезависимо**. Эвригалинные виды могут быть как стенотермами, так и эвритермами, стенофагами или эврифагами. Совокупность диапазонов экологических валентностей по всему набору экологических факторов составляет *экологический спектр вида.*

Экологические факторы могут взаимодействовать, но не являются полностью взаимозаменяемыми. Так, низкие температуры при сильном ветре воспринимаются как еще более низкие, а жара легче переносится при низкой относительной влажности воздуха.

Большинство животных отличаются мобильностью высоким уровнем развития сенсорно-регуляторных систем, что обеспечивает им специфические возможности в регистрации тех или иных параметров

окружающей среды и оперативном использовании имеющихся адаптационных возможностей. Имеет смысл рассмотреть специфику действия на животных некоторых из основных экологических факторов.

Электромагнитные поля, свет, звуковые волны

Различного рода поля могут оказывать существенное воздействие на животных. Электрические поля имеют большое значение для водных и мелких размеров сухопутных животных. Тем не менее, лишь немногие водные животные могут целенаправленно генерировать электрические поля и с высокой точностью регистрировать изменения напряженности их силовых линий. Специальные электрические органы есть у электрических скатов, электрических угрей, мормирообразных и некоторых других рыб, которые используют их для защиты («удар» электрического ската по своей силе превышает разряды электрошокеров, используемых службами охраны), а также парализации своих жертв. Слабой интенсивности электрические поля неизбежно возникают при приведении нервных импульсов и, тем более, сокращении мускулатуры. Именно их регистрирует своим специализированным анализатором акула-молот, способная безошибочно обнаруживать полностью зарывшихся в грунт рыб и других животных, совершающих лишь дыхательные движения или сохраняющих биение сердечной мускулатуры.

У мелких наземных животных с покровами тела, не увлажняемыми электропроводящими секретами, существенную проблему представляет накопление на их поверхности зарядов статического электричества вследствие трения о поверхность различных субстратов. Опасность может представлять электростатическое притяжение к посторонним предметам. Кроме того, электрические разряды способны нарушить нормальную работу некоторых рецепторов. Предполагается, что неподвижные щипы, и щетинки и иные хетоидные образования у жуков и других насекомых выполняют функцию своеобразных «громоотводов»

Магнитные поля используются животными для ориентации в пространстве. Так, силовые линии магнитного поля Земли служат ориентирами при навигации у многих перелетных птиц.

Электромагнитные волны в зависимости от частоты представляют собой звуковые, инфра- и ультразвуковые волны, световое, инфракрасное, ультрафиолетовое, рентгеновское и иные виды излучений.

Как правило, в окружающей среде одновременно представлен спектр колебаний различных частот.

Космическая радиация – это единственный внешний источник энергии на Земле. В энергетическом балансе планеты 99,9% составляет лучистая энергия Солнца, 0,1% приходится на другие источники энергии Земли. Поверхности планеты в среднем достигает лишь 47% прямой и рассеянной радиации, 19% поглощается атмосферой, остальное отражается в космос.

Прямая радиация содержит волны длиной 0,1–30 000 нм, причем на долю ультрафиолетового излучения приходится 1–5%, излучения в видимой части спектра – 16–45%, инфракрасного – остальное. Жесткое (т.е. коротковолновое) ультрафиолетовое и рентгеновское излучение задерживается верхними слоями атмосферы, в том числе, благодаря озоновому слою. Рассеянная радиация характеризуется максимумом в сине-фиолетовой части видимого спектра (400–480 нм), что и определяет соответствующую окраску небосвода.

Биологическое действие излучений различных частот различно. **Ультрафиолет** для наземных позвоночных животных важен с точки зрения синтеза витаминов группы D из стероидов. Однако прямое воздействие ультрафиолета может иметь массу неблагоприятных последствий, от прямого фотоповреждения до инициации канцерогенеза. Основными фотопротекторами у животных и грибов являются меланиновые пигменты. У представителей негроидной расы интенсивная меланизация кожи является постоянным адаптивным признаком, у представителей европеоидной умеренная меланизация в форме «загара» – лабильным. У многих птиц и млекопитающих провитамины входят в состав жировых выделений, предназначенных для ухода за перьевым или шерстяным покровом. Затем фотоактивированные ультрафиолетом вне живых тканей организма предшественники витаминов попадают в пищеварительный тракт при чистке перьев клювом или вылизывании шерсти и используются для синтеза витаминов группы D. В описанном случае ультрафиолетовое излучение выступает в качестве ресурса. Однако чаще всего, для животных свет – это носитель информации.

Излучение в *видимом* и *инфракрасном* участках спектра воспринимается различными животными по-разному. Насекомые, как правило, не воспринимают инфракрасные и красные лучи, но хорошо видят лучи ближней ультрафиолетовой части спектра. Большинство других животных не воспринимают органами зрения даже самых

длинных ультрафиолетовых волн. Различия в спектральной чувствительности делают невозможным прямое сравнение световосприятия разными животными. Одинаково белые в глазах человека пигменты – свинцовые и титановые белила – имеют разные спектры отражения в длинноволновом ультрафиолетовом диапазоне и уверенно различаются пчелами. Однотонно светлые передние и задние крылья самцов бабочек-лимонниц выглядят для самок по-разному, так как передние имеют отражающее ультрафиолетовые лучи обширное пятно, а задние – нет. Темнокрасные венчики цветков маков в глазах краснослепых мух сияют отраженным ультрафиолетом. Мухи-дрозофилы способны воспринимать коротковолновое ультрафиолетовое излучение, испускаемое дрожжевыми клетками при делении. Это позволяет им успешно искать в полумраке тропического леса инвазированные дрожжами плоды, являющиеся субстратом для развития личинок.

Зрением в **инфракрасном** диапазоне волн обладают ямкоголовые змеи. **Тепловое излучение** воспринимают некоторые кровососущие насекомые, например, самки обычных у нас комаров-кулицид.

Некоторые животные (главным образом, насекомые) способны воспринимать **плоскость поляризации световых волн**. Многие ночные насекомые, некоторые птицы способны ориентироваться, осуществляя навигацию по плоскости поляризации сияния закатного, либо предрассветного сектора ночного неба.

По отношению животных к освещению и интенсивности света их делят на **фотофилов** и **фотофобов**. Фотофильны певчие воробьиные птицы, дневные булавоусые бабочки. Фотофобны строго ночные формы – большинство сов, ночные чешуекрылые, норные и почвенные животные (например, кроты), пещерные животные. Некоторые животные **эврифотны** – многие кулики, куны, клопы-гладыши, ряд чешуекрылых насекомых (совки-гаммы, некоторые бражники, пяденицы-веснянки) активны как днем, так и ночью. **Цветовое зрение**, вопреки распространенному мнению, распространено в животном мире не столь широко. Ночные формы, как правило, цветовым зрением не обладают, так как освещенность по ночам слишком мала для качественного цветовосприятия. Обитание в условиях низкой освещенности или полной темноты ведет к утрате зрения с редукцией соответствующих органов, либо к гипертрофированному их развитию, зачастую с приобретением люминофоров.

Не все животные обладают **объемным зрением**. Бинокулярное зрение является объемным в случае, если обозреваемые сектора зре-

ния перекрываются. В объеме воспринимают окружающий мир и фасеточные глаза насекомых. Разные животные обладают различной способностью различать неподвижные предметы, отделять их от фона. Большинство амфибий и рептилий с неподвижными, либо мало-подвижными глазными яблоками реагирует только на движущиеся предметы. Птицы, у которых сектора зрения глаз почти не перекрываются (например, куры), попеременно осматривают объект, покачивая головой. У насекомых фасеточные глаза неподвижны, и сидящее насекомое вынуждено треморировать, дрожать всем телом. Обыкновенный богомол (*Mantis religiosa*) трясет лишь головой, гусеницы поднимают передний конец тела и покачиваются. Ракообразные с глазами на подвижных стебельках обычно обладают весьма совершенным объемным зрением.

Глаза животных приспособлены к функционированию в определенной среде и малоэффективны в других условиях. Чтобы снять это ограничение, у рыб-четыреглазков и жуков-вертячек глаза поделены пополам, верхние половинки адаптированы к работе в воздушной среде, нижние – водной.

Для наземных животных свет в первую очередь является условием среды их обитания. Животные должны учитывать этот фактор в своей окраске, адаптируя ее соответствующим образом или же перемещаясь на участки с подходящими условиями освещения. В последнем случае животные адаптивным образом распределяются в пространстве. В конечном итоге световой режим выступает в качестве одного из параметров, определяющих распределение животных по местообитаниям. Мобильные животные могут перемещаться между участками среды с разными условиями освещения. Кроме того, изменение позы тела и состояния покровов (увлажнение секретами желез, взъерошивание перьевого покрова и т.п.) позволяют адаптироваться к изменяющимся условиям освещения (в первую очередь инсоляции) без смены местообитания.

Ресурсом для животных может являться пространство с тем или иным уровнем освещенности. Так, антофильные насекомые способны летать под пологом леса и посещать цветки растущих здесь растений только при достаточно высоком уровне освещенности. Поэтому пчелы и дневные бабочки встречаются только на полянах, прогалинах, просеках и лесных дорогах, но до распускания листвы на деревьях способны без ограничений посещать лиственные леса в поисках раннецветущих растений. Аналогичным образом, условия осве-

щенности в светлых широколиственных лесах позволяют многим пчелиным фуражировать под кронами деревьев. Обладающие высокоэффективным нейропозициональным зрением двукрылые насекомые свободны от подобных ограничений и имеют возможность заселять даже темнохвойные таежные леса. Для гелиофильных (т.е. солнцелюбивых) животных (некоторые мухи, ящерицы и змеи) ресурсом является прогреваемая солнечными лучами поверхность, за которую они порой конкурируют. Освещенное или неосвещенное пространство может быть ресурсом для животных, обитающих в освещаемой зоне водоемов. Например, освещенное пространство необходимо некоторым хищным насекомым (личинкам стрекоз и некоторых жуков) для успешной охоты на своих жертв, для которых неосвещенное пространство (как убежище) в свою очередь становится ресурсом. Разумеется, свет и освещенное пространство будут являться ресурсом для животных (некоторые голожаберные и двустворчатые моллюски, бескишечные турбеллярии и пр.), имеющих в качестве симбионтов зоохлорелл и зооксантелл.

Подводя итоги, следует заключить, что свет в той или иной степени выполняет функции:

- **условия обитания:** животные должны учитывать его в окраске, ориентации на местности и т.д.;
- **ресурса** (например, для синтеза витамина D);
- **сигнального фактора:** соотношение продолжительности светлого и темного времени суток (фотофазы и скотофазы) информирует животных о предстоящем наступлении сезонных изменений условий обитания.

Звуковые волны играют значительную роль в жизни водных и наземных животных, выступая в первую очередь в качестве носителя информации. В морях инфразвуковые волны являются предвестниками надвигающихся штормов, своевременная их регистрация позволяет медузам отплыть на безопасное (имея ввиду повреждение прибором) расстояние, а сифонофорам – стравить газ из пневматофора и опуститься под воду. Ультразвуковое излучение используется для ориентации в пространстве и определения местоположения добычи водными (дельфины) и воздушными (летучие мыши, некоторые стрижеобразные) хищниками. Многие ночные бабочки способны улавливать ультразвуковые сигналы охотящихся летучих мышей, что позволяет им изменить траекторию полета или осуществить контролируемое падение на поверхность почвы. Обычно животные воспри-

нимают широкий диапазон звуковых волн, и жизненно важной задачей является разграничение актуальной информации (коммуникационные сигналы особей своего вида и конкурентов, сигналы тревоги, издаваемые при перемещении хищников звуки и т.п.) от информационного шума, являющегося условием обитания. Некоторые животные не выносят высокого уровня шума и покидают местообитания, например, после поселения в непосредственной близости колонии ткачиков или начала регулярной эксплуатации аэродрома.

Таким образом, звуковые волны имеют для животных значение в качестве условия их обитания и источника информации.

Температура

Известно, что жизнь – это способ существования белковых тел. Условные «границы жизни» – это температурный диапазон, в рамках которого возможно существование и нормальное функционирование белков. Максимальная критическая температура определяется биохимическими параметрами белков, которые видоспецифичны, а также несколько различаются у отдельных индивидуумов. Имеющие белковую природу ферменты в большинстве своем оптимально функционируют в диапазоне температур 10–35 °С. В этом интервале, как правило, имеет место четкая зависимость скорости метаболических процессов от температуры. Количественным показателем, характеризующим этот процесс, является так называемый **температурный коэффициент Q_{10}** , который указывает, во сколько раз возрастает скорость ферментативной реакции при увеличении температуры на 10 °С. При температурах ниже границ оптимального диапазона биохимические реакции замирают, выше – происходит тепловая денатурация белков.

Животные используют разные стратегии адаптации к температурному фактору. В частности, ими реализуются два основных способа теплообмена с окружающей средой:

- **гомойотермные** организмы (к которым традиционно относят млекопитающих и птиц) при изменении температуры окружающей среды поддерживают температуру тела на стабильном уровне;
- у **пойкилотермных** организмов температура тела изменяется вслед за изменением температуры окружающей среды и близка к последней.

Если температура окружающей среды весьма стабильна (например, в подземных пещерах), холоднокровных животных придется фор-

мально причислить к гомойотермным. Некоторые теплокровные (колибри, стрижи, ласточки, сурки, сони, рукокрылые и др.), впадающие в неблагоприятных условиях в спячку, могут значительно снижать температуру тела и получили название **гетеротермных**.

В последнее время экологи чаще делят животных на **эндотермных**, регулирующих температуру тела за счет собственной теплопродукции, и **эктотермных**, использующих внешние источники тепла. Такое деление все же имеет некоторые изъяны и не может считаться абсолютным. С одной стороны, в принципе эктотермные животные – шмели, пчелы, бumblebees, стрекозы, некоторые другие беспозвоночные, многие рыбы (например, тунцы) и некоторые пресмыкающиеся – способны некоторое время поддерживать высокую температуру за счет продуцируемого организмом эндогенного тепла. Было бы неправильным утверждать, что эндотермы весьма прогрессивны, а эктотермы – примитивны. Просто они используют разные стратегии адаптации к температурному фактору. Эндотермам на терморегуляцию приходится затрачивать весьма значительные энергетические ресурсы, – это дорогая плата за независимость от температуры окружающей среды. Больше выгод она сулит в условиях умеренно-холодного климата с длительными периодами относительно низкой температуры. Если эндотермы, выражаясь условно, придерживаются активной позиции, эктотермы пассивны. Можно сказать, что за низкую плату (относительно небольшие энергозатраты), они получают незначительные преимущества, оставаясь «пленниками случайных обстоятельств». Эндотермные животные очень зависят от пищевых ресурсов. Там, где ресурсов мало, выжить им трудно. Например, в пустыне Намиб, отличающейся крайне суровыми природными условиями, обитают единичные виды животных, а эндотермы представлены одним видом питающихся пресмыкающимися орлов.

Верхняя критическая термальная точка зависит от уровня термостабильности белков и способности организма регулировать температуру тела. При этом различают три основных терморегуляторных механизма, реализуемых в комплексе, либо по отдельности.

Биохимический механизм, предусматривающий продукцию организмом эндогенного тепла из запасных веществ (например, бурого жира), свойствен главным образом эндотермным животным. Метаболизм у них при понижении температуры не замедляется, а интенсифицируется. Частично тепловая энергия вырабатывается скелетными мышцами при треморном дрожании (дрожь от холода), частично –

различными клетками организма в состоянии так называемого терморегуляционного тонуса.

Теплопродукция является функцией объема (чем больше объем – тем больше теплопродукция), а теплоотдача – функцией площади поверхности (чем больше поверхность – тем больше теплоотдача). Эта закономерность находит отражение в двух эмпирических правилах. **Правило Бергмана** констатирует, что у теплокровных животных, обитающих в холодном климате, размеры тела в целом крупнее, чем у близких видов, обитающих в условиях более теплого климата. Бурый медведь крупнее гималайского, гималайский крупнее индийского губача, а губач – малайского медведя. Согласно **правилу Аллена**, у теплокровных животных, обитающих в холодном климате, выступающие части тела (уши, хвост, конечности, которые увеличивают общую площадь поверхности тела) короче, чем у близких видов, обитающих в условиях более теплого климата. Хрестоматийным примером является ряд песец→обыкновенная лиса→корсак→фенек: если у песца короткие подвернутые уши практически не выступают из шерстяного покрова, то у фенека по размерам сравнимы со всей головой.

Физиологический механизм предполагает распределение и перераспределение жировых запасов, соответствующую пигментацию, изменение состояния перьевого, волосяного, чешуйчатого либо воскового покровов, кутикулы, перераспределение кровотоков, регуляцию испарения влаги через покровы тела и слизистые и т.п. Обитающие в холодных водах китообразные и ластоногие располагают толстым слоем подкожного жира. Многие обитающие в умеренной климатической зоне млекопитающие на зиму приобретают более плотный шерстяной покров с подпушком, а весной он линяет и теряет прежние теплоизоляционные свойства. В условиях жаркого климата подкожные жировые отложения препятствуют теплоотдаче, что может иметь следствием опасный перегрев тела. У адаптированных к таким условиям курдючных пород овец жировые отложения накапливаются в массивном хвосте (так называемый «жирный хвост»).

Этологический механизм предполагает перемену поз (перелетная саранча холодными утрами подставляет лучам солнца широкий бок тела, а в жаркий полдень – узкую спинку); активный поиск благоприятных микроклиматических условий (пустынные змеи и ящерицы забираются на ветви кустарников, чтобы не контактировать с раскаленной поверхностью грунта; насекомые ночуют в венчиках цветков,

которые дольше сохраняют тепло); строительство и использование убежищ и укрытий, в том числе нор; использование водоемов (буйволы полуденные часы проводят в водоемах), коллективные формы поведения (овцы в метель сбиваются в «черепахи», температура внутри которых может достигать +30 °С); в знойные дни верблюды могут организовывать аналогичные образования для защиты молодняка от перегрева, так как внутри них температура удерживается на уровне +35 °С при температуре поверхности освещаемой солнцем шерсти до +70 °С). В пустынных зонах термиты достигают водоносного слоя и смачивают водой стены термитника изнутри.

Эктотермные животные в большей степени зависимы от температуры окружающей среды, чем эндотермные. При переходе через критические точки диапазона выживаемости эти животные впадают в холодное либо тепловое оцепенение, в зависимости от обстоятельств оно может быть обратимым и необратимым (летальным). Обитатели тропических морей, как правило, stenотермны и, как это ни парадоксально, менее термоустойчивы, чем многие наземные и пресноводные животные. Критическими для большинства морских беспозвоночных являются температуры в диапазоне 30–32 °С, для пресноводных беспозвоночных – 41–44 °С, для сухопутных беспозвоночных – 45–50 °С. Если произошла необратимая денатурация белков, тепловое поражение будет летальным.

Слишком низкие температуры также неблагоприятны для многих животных. У теплолюбивых форм при длительном воздействии температур ниже +10 °С может наблюдаться холодное повреждение липидных компонентов мембран. Еще более опасно образование в клетках и межклеточном пространстве кристаллов льда. Чтобы этого не произошло, у холодостойких животных накапливаются антифризы (главным образом, глицерин) и повышается концентрация растворенных в полостных жидкостях и цитоплазме низкомолекулярных соединений (глюкоза, трегалоза, другие углеводы, аминокислоты). Покоящиеся стадии некоторых животных (цисты нематод, простейших, коловратки) могут после осторожного обезвоживания переносить температуры, близкие к абсолютному нулю.

Существуют специфическая экологическая животных-криофилов, активная жизнедеятельность которых протекает при температурах около нуля. Они располагают криопротекторами в биологических жидкостях и специализированными ферментными системами, эффективно работающими в таких условиях. В большинстве своем это

арктические и антарктические рыбы и ракообразные. В фауне Беларуси криофилы представлены летающими при низкоположительных и слабоотрицательных температурах в тихую погоду во время зимних оттепелей зимними комариками (*Trichoceridae*) и родственными скорпионницам ледничниками (*Boreidae*), обнаруживаемыми во время оттепелей на микропроталинах, поросших мхами стволах деревьев и валунах.

Интенсивность жизнедеятельности, осуществление всех жизненных процессов, в том числе роста и развития, у эктотермных животных практически однозначно определяется температурными условиями. Существует некоторая пороговая температура, ниже которой эти процессы можно считать полностью заторможенными. Чем более температура превышает пороговую, тем интенсивнее идет развитие и тем быстрее будет реализован, пройден жизненный цикл особи. Если эндотерму для прохождения определенного этапа своего развития требуется определенный промежуток времени, то эктотерму – комбинация времени и температуры, называемая **физиологическим временем** или **суммой эффективных температур**. Исходя из этого, продолжительность периода развития может быть рассчитана по формуле $t = K / \sum(T - T_n)$, где: K – сумма эффективных температур (физиологическое время в градусо × сутках), T – фактическая температура (°C), T_n – пороговая температура (°C), а t – время (сут.). Зная эти показатели, можно рассчитать сроки прохождения основных этапов развития животного в конкретных температурных условиях. Например, для икры форели пороговая температура развития равна нулю, а сумма эффективных температур – 140 град. × сут. Нетрудно рассчитать, что при +2 °C икра будет развиваться 205 дней, при +5 °C – 82 дня, а при +10 °C – лишь 41 сутки. Значения T_n и K видоспецифичны, но могут колебаться в некоторых пределах от популяции к популяции и различаются для разных стадий развития, например, у насекомых.

Подводя итоги, можно констатировать, что термальный фактор действует как:

- условие, которое животным необходимо учитывать в своей жизнедеятельности, выбирая оптимальное местообитание и пр.
- ресурс (примером может служить набор необходимой суммы эффективных температур для прохождения определенных стадий развития у эктотермных животных; достижение нужной температуры тела для переваривания добычи у змей);

- сигнал о приближающемся изменении условий обитания (осеннее похолодание инициирует прекращение питания насекомыми и физиологическую подготовку к предстоящей зимовке).

Вода и влажность

Жизнь возникла в воде, и все биохимические обменные процессы в организме совершаются в жидкой фазе. Для водных животных вода – условие, получить ее не составляет проблемы. В простейшем случае окружающая и внутренняя среды организма изотоничны. Пресноводные и малосоленоводные животные сталкиваются с проблемой пассивного поступления внутрь организма воды ввиду градиента осмотического давления. У разных животных эта проблема может решаться тремя путями:

- **коррекцией (подстройкой) осмотического давления** за счет уменьшения внутреннего осмотического давления, в том числе переводом растворимых соединений в мало- и нерастворимые (глюкоза и трегалоза превращаются в гликоген, а триглицеролы – в гликоген и липиды), причем возможности подобной коррекции ограничены;

- **изоляцией внутренней среды организма** за счет малой водопроницаемости покровов (примером могут служить взрослые жуки-плавунцы и водолюбы, а из ластоногих – пресноводная нерпа);

- **активного транспорта (выведения)** пассивно поступающей воды за счет работы сократительных вакуолей у простейших, анальных желез у личинок комаров и т.д.

С обратной проблемой сталкиваются обитатели гипергалинных сред – минеральных источников, соленых лиманов и заливов (таких как Кара-Богаз-Гол на Каспии), соленых озер, соленых болот (марши) и т.п. Им приходится либо прибегать к изоляции внутренней среды за счет снижения проницаемости покровов тела, либо активно выводить поступающие ионы и закачивать воду.

Соленоводные животные обычно обладают широкой степенью экологической валентности по фактору солености. У личинок мух-береговушек *Ephydra cinerea*, живущих в соляной рапе с концентрацией 18% (по NaCl), осмотическое давление гемолимфы изотонично 3% раствору NaCl. При содержании в дистиллированной воде оно снижается и становится изотоничным 2% раствору NaCl.

Для почвенных и, особенно, наземных животных вода чаще является ресурсом, а относительная влажность воздуха или почвы – условием. Влаголюбивые формы носят название **гигрофилов**, сухолюби-

вые – **ксерофилов**, промежуточные положение занимают **мезофилы**. Не все обитатели сухих биотопов являются истинными ксерофилами (таковы москиты, комары-галлицы, мокрицы, наземные улитки).

Почвенные и наземные животные могут получать воду:

- непосредственно, – втягивая и лакая воду, слизывая капли и добывая ее самыми разнообразными способами: так, самцы рябков на берегу водоема смачивают грудные перья, а птенцы затем отжимают их клювиками; слоны разламывают стволы баобабов, чтобы добраться до находящейся внутри жидкости; пьющие животные зависят от водопоев, – верблюды, лошади, многие антилопы вынуждены совершать для их посещения значительные переходы;

- **с влажной пищей** – многие растительноядные жуки-листоеды и долгоносики не пьют, получая необходимую влагу при потреблении сочных тканей растений;

- **поглощая покровами тела влагу** из окружающего воздуха, почвы или иных материалов (обитающие в муке и крупах личинки жуков-хрущаков, многие почвенные членистоногие);

- **метаболически**, за счет окисления резервных либо потребленных в виде пищи органических веществ, как непитающиеся имаго ручейников, поденок, некоторых бабочек (тонкопряды, мешочницы); многие грызуны, питающиеся семенами, утилизируют влагу коллоидов, а также нарабатывают метаболическую воду; в эксперименте несколько поколений жуков-кожеедов успешно развилось на абсолютно сухой фильтровальной бумаге, загрязненной белками и жирами.

Расходуется вода животными организмами по двум статьям:

- испарение (покровами и слизистыми);
- выведение с экскретами (мочой и каловыми массами).

Животные могут переносить кратковременное обезвоживание, однако потеря воды приводит к гибели скорее, чем голодание. Выносливость к обезвоживанию, как правило, выше у животных, постоянно подвергающихся тепловым перегрузкам. Например, критическими для жизни являются потери воды в количестве до 17 % массы тела у собак и 27 % у верблюдов.

Регуляция водного баланса осуществляется путем реализации различных механизмов.

Этологические механизмы включают:

- выбор соответствующих местообитаний (дрозофилы летают под пологом деревьев, многие животные пустынных зон концентрируются в оазисах и речных долинах);

- выбор времени активности (слизни и садовые улитки активны ночью и утром, когда еще не высохла роса и высока относительная влажность воздуха; дождь позволяет распространить период активности на дневное время суток);

- уход в почву (обитающие в пустынях и полупустынях москиты на самом деле влаголюбивы; их личинки развиваются в растительных остатках в норах грызунов и других укромных местах. Днем имаго прячутся в норах, погребах, пещерах, а летают по ночам; тушканчики прячутся на день в норы, затыкая вход; некоторые муравьи и термиты даже используют для этих целей свои сильнохитинизированные головные капсулы);

- поиск водоемов (антилопы, табуны лошадей кочуют от водопоя к водопою).

Морфологические механизмы предполагают:

- приобретение эпикутикулы или рогового слоя (эпикутикула насекомых богата восками и гидрофобна, то есть обладает водоотталкивающими свойствами; аналогичные свойства характерны для роговых образований рептилий);

- герметизацию (переднежаберные моллюски – лужанки, битинии и многие морские формы – закрывают вход в раковину крышечками, легочные моллюски – заливают вход слизью, образующей по высыхании пробку; слизни, двоякодышащие рыбы, некоторые другие животные одеваются слизистым чехлом-коконом с включением частиц ила, песка и глины; насекомые могут регулировать просвет дыхалец; у пустынных жуков-чернотелок дыхальца трахейной системы, через которые в основном и идет потеря воды у насекомых, открываются не наружу, а в специальную вентилируемую камеру под надкрыльями).

Физиологические механизмы предусматривают:

- наработку метаболической воды (она осуществляется в основном из углеводов, так как жиры требуют для окисления слишком много кислорода, – чтобы обеспечить его поступление, необходимо интенсифицировать дыхание, что ведет к опережающему росту влагопотерь);

- снижение водопотерь от испарения (например, за счет снижение двигательной активности и герметизации трахейной системы у насекомых);

- совершенствование азотистого обмена (у рыб и многих других водных животных конечным продуктом азотистого обмена явля-

ется аммиак, гусениц чешуекрылых – аллантаин и аллантаиновая кислота, млекопитающих и некоторых насекомых – мочевины, пауков – гуанин, большинства насекомых, птиц и рептилий – мочевиновая кислота; указанные соединения перечислены в последовательности снижения растворимости в воде, – мочевиновая кислота настолько малорастворима, что может выводиться из организма в виде содержащей мелкие кристаллы пастообразной массы);

- снижение потерь воды с основными экскретами.

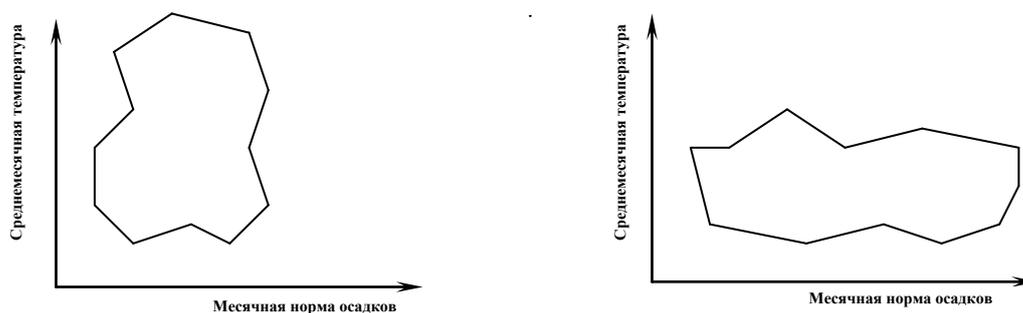
У высших насекомых снижение водопотерь обеспечивается мальпигиевыми сосудами, которые впадают в кишечник и функционируют экономичнее лабиальных желез примитивных наземных членистоногих. Эффективность изъятия воды еще выше у форм, имеющих криптонефридиальные мальпигиевые сосуды. Механический «отжим» экскрементов у насекомых осуществляют 6 опухолевидных образований в прямой кишке, называемых ректальными железами. Соответствующие механизмы изъятия влаги из каловых масс имеются и у других обитателей аридных зон. Так если у коров на 100 г сухого вещества помета в среднем приходится 566 г воды, тогда как у верблюдов, питающихся сочными кормами в 5,5 раз, а сухими – в 9 раз меньше.

Возможна и пассивная адаптация, – образование соответствующих переживающих стадий: покоящихся яиц, спор (споровики), цист (коллатки, простейшие), гипопусов (клещи). Двоякодышащие рыбы проводят сухой сезон в состоянии анабиоза. У икромечущих карпозубых икра может месяцами храниться в грунте полностью пересохшего водоема. Высыхание является необходимым для нормального развития в последующем яиц комаров-кулицид рода *Aedes*, самки которых осуществляют яйцекладку у уреза воды мелких луж.

Гомойотермные животные «платят» за стабильность температуры тела повышенным расходом воды через испарение. Верблюды с температурой тела 34–35 °С идут на риск ее повышения вплоть до критического для здоровья порога (40,1 °С) в целях экономии влаги. Пойкилотермные и мелкие гомойотермные животные не могут позволить себе больших водопотерь и стараются избегать перегрева.

Влияние влажности воздуха зачастую трудно отделить от влияния температуры, поскольку повышение температуры сопровождается повышением скорости испарения. В условиях высокой влажности (вследствие огромной относительной теплоемкости воды), сглаживаются пиковые значения температур. Температура в значительной степени может изменить тенденции распределения (накопления или

испарения) выпадающих осадков и характер воздействия влажности на животных. Например, арктическая Хатанга расположена в болотистой местности, а Ашхабад окружен пустынями. При этом в Хатанге за год в среднем выпадает 230 мм осадков при среднегодовой температуре $-13,5^{\circ}\text{C}$, а в Ашхабаде – 231 мм при температуре $+15,7^{\circ}\text{C}$. Для оценки влияния на животных сочетаний температуры и влажности (обводненности) используется **метод климограмм**, предусматривающий построение по среднемесячным значениям средних температур и сумм осадков так называемых климограмм Болла и Хука.



Вытянутость климограммы вверх указывает на жаркое и сухое лето, вниз – суровые зимы, вправо – на наличие влажного, влево – наличие сухого сезона. Построив климограмму для года с максимальной численностью особей интересующего нас вида животных, можно получить представление об оптимальных для него соотношениях влажности и температуры. Анализируя климограммы для разных регионов, можно сделать заключение об их потенциальной пригодности для обитания того или иного вида животных.

Соотношение температуры и влажности имеет существенное значение при выборе животными местообитаний. Если на юге ареала они заселяют влажные и прохладные биотопы, то на севере скорее всего будут предпочитать сухие и хорошо прогреваемые. Животные активно стремятся к сохранению своего «экологического стандарта». Профессором Г. Я. Бей-Биенко данная закономерность была названа **правилом смены стаций**. Например, в Среднем Поволжье перелетная саранча заселяет хорошо прогреваемые участки с сухими песчаными почвами, тогда как в Прикаспии обитает в плавнях дельты Волги. В условиях Беларуси оптимальными для развития личинок майских жуков являются сухие песчаные почвы светлых молодых сосняков, тогда как на Украине они предпочитают влажные почвы тенистых широколиственных лесов.

СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Традиционно выделяют четыре основные среды обитания животных организмов: водная, почвенная, наземно-воздушная и живые организмы как среда обитания. Рассмотрим основные особенности условий обитания животных в этих средах.

Водная среда обитания

Для водной среды обитания характерны следующие черты:

- большая плотность;
- значительные перепады давления;
- относительно малое содержание кислорода;
- сильное поглощение световых волн;
- перепады солености;
- наличие горизонтальных, а иногда и вертикальных перемещений водных масс;
- наличие взвесей, определяющих мутность.

Значительная плотность позволяет опираться на воду. В зависимости от способа передвижения животных из подразделяют на соответствующие экологические группы. **Нейстон** составляют животные, перемещающиеся по пленке поверхностного натяжения (примером могут служить известные всем клопы-водомерки и жуки-вертячки). Граница водной и воздушной сред служит ареной жизни представителей **плейстона** (сифонофоры). Специализированные обитатели дна водоемов составляют **бентос** (водные круглые и кольчатые, взрослые иглокожие, большинство моллюсков и ракообразных, скаты, камбалы, бычки и многие другие рыбы). В толще воды активно передвигаются животные, относимые к **нектону** (дельфины, пелагические рыбы, кальмары, жуки-плавунцы, – большинство из них обладает обтекаемой формой тела и эффективными приспособлениями для плавания). **Планктон** составляют животные, пассивным образом планирующие (флотирующие) в толще воды и переносимые водными массами (многие жгутоконосцы и коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные, личинки многих водных беспозвоночных). Удерживать тело на плаву планктонным животным, помимо двигательной активности, помогают специальные образования, увеличивающие площадь опорной поверхности (антенны у ветвистоусых и веслоногих ракообразных, шипы и выросты парциря у коловраток и панцирных жукотиконосцев, зонтик у медуз). Наличие газовых вакуо-

лей и камер, жировых включений (пневматофоры сифонофор, жировые включения цитоплазмы ночесветок, пенная цитоплазма радиолярий и т.п.), а также редукция скелета позволяют уменьшить удельный вес тела и увеличить плавучесть.

При погружении на каждые 10 м давление возрастает примерно на одну атмосферу. Многие гидробионты **эврибатны**. В эксперименте жуки-плавунцы выдерживали давление до 600 атмосфер, соответствующее глубине погружения 6 км. Эврибатные формы могут иметь специальные приспособления для компенсации резких перепадов давления при быстром погружении и всплытии, такие как плавательный пузырь у рыб, спермацетовая «подушка» в черепной коробке кашалота и т.п. **Стенобатные** животные не имеют подобных адаптационных приспособлений, что предопределяет их обитание на определенных диапазонах глубин. К числу глубоководных стенобатных форм принадлежат, например, погонофоры.

Кислород является в водной среде ресурсом, поскольку его максимальное содержание здесь по крайней мере в 21 раз ниже, чем в воздухе стандартного состава. С повышением температуры и солености концентрация растворенного кислорода снижается. В воду кислород поступает из атмосферы (его растворению способствует взбалтывание – штормовое волнение, наличие перекатов, водопадов и т.п.) или нарабатывается автотрофами (водорослями). Из-за ограниченной прозрачности воды фотосинтетически активная радиация проникает в воду на глубину 50–200 м, где проходит граница эуфотической зоны. В пресных водоемах она намного тоньше. За ее пределами содержание кислорода обычно в 5–7 раз ниже. Таким образом, с ростом глубины содержание кислорода в воде неуклонно снижается как вследствие уменьшения его поступления, так и интенсивного расхода. Вблизи дна кислорода зачастую столь мало, что условия обитания животных близки к анаэробным.

Водные животные по-разному решают проблему ограниченности ресурсов кислорода. Основные варианты могут быть следующими:

1. Животные эффективно извлекают растворенный кислород, осуществляя газообмен всей поверхностью тела (покровы при этом должны быть тонкими, а отношение объема к площади не слишком большим), либо используя жабры, которые могут быть кожными (иглокожие), кишечными (личинки стрекоз, голотурии), трахейными (многие водные личинки насекомых), конечностными (ракообразные) и ктенидиальными (моллюски). Циркуляция воды позволяет

увеличить эффективность газообмена. Для этого многие сидячие и малоподвижные животные создают вокруг себя водоток (усоногие раки, полихеты и др.).

2. Животные потребляют атмосферный кислород:

- поступающий по воздуховодам (личинки жуков-радужниц встраивают дыхальце в воздухоносные сосуды, прокалывая стебли амфибиотических растений; личинки мух-журчалок, называемые крысками, выставляют на поверхность конец длинной и гибкой дыхательной трубки; жесткой дыхательной трубкой располагают водяные скорпионы);

- набираемый ими при всплытии (водные млекопитающие, лабиринтовые рыбы, легочные моллюски и т.д.);

3. Животные используют так называемую **физическую жабру**. Она представляет собой прикрепленный к телу пузырек воздуха. Вследствие низкой растворимости, кислород постоянно поступает в пузырек из окружающей воды. Углекислый газ, напротив, за счет хорошей растворимости из него удаляется. В результате имеет место естественная регенерация воздуха в пузырьке. Конец брюшка у водных жуков и клопов снабжен удерживающими воздух гидрофобными волосками, здесь же открываются дыхальца трахейной системы. Эффективность физических жабр невысока, и многие крупные насекомые вынуждены регулярно осуществлять всплытие, чтобы обновить пузырек.

4. Животные запасают кислород:

- воздуха (подводные колокола паука-серебрянки);
- в связанном виде, в составе дыхательных пигментов.

Так, у личинок комаров-звонцов (красный мотыль) запасы гемоглобина могут составлять до 45% массы тела, что позволяет продолжать активную жизнедеятельность на дне замерзших на зиму водоемов.

5. Животные при недостатке кислорода переходят в неактивное состояние – состояние аноксибиоза (один из вариантов анабиоза).

6. Животные переходят на анаэробные варианты обмена веществ (простейшие, например факультативно патогенные жгутиконосцы-трихомонады).

Некоторые животные обладают как воздушным, так и водным дыханием (двоякодышащие рыбы, некоторые сифонофоры, бокоплавы, легочные моллюски и др.).

Отдельные обитатели водоемов способны без каких-либо отрицательных последствий выдерживать значительные колебания содер-

жания кислорода в воде (трубочник, лужанки, золотистый и серебряный караси, вьюны, лини, личинки слепней и др.) – это так называемые эвриоксибионты. Напротив, стенооксибионты (многие лососевые, гольяны, личинки мошек и ряда поденок, перловицы, усонogie раки и др.) нуждаются в большом количестве растворенного кислорода и не способны переносить его недостаток. В противном случае происходят заморы. Помимо недостатка кислорода, заморы могут быть обусловлены резким подъемом температуры (примером может служить приход теплого течения к побережью Эквадора и Перу), ледоставом и повышенной концентрацией нарабатываемого при дыхании живых организмов углекислого газа.

Низкая светопроводящая способность воды затрудняет не только фотосинтез, но и коммуникацию животных. В Аму-Дарье и Сыр-Дарье, Хуанхе, Ганге прозрачность воды временами приближается к нулевому уровню. В таких условиях зрение оказывается малоэффективным источником информации. Обитающие в мутных водах Ганга дельфины *Platanista gangetica* утратили зрение за бесполезностью и ориентируются в пространстве с помощью ультразвукового сонара. Звуковые волны распространяются в водной среде с меньшим затуханием, чем в воздушной. В качестве источника информации они используются водными животными чаще и эффективнее, чем световые. Как правило, очень хорошо развиты у водных животных органы химического чувства. Именно по химическому составу воды проходные лососи узнают реку, в которой отродились из икры.

Обитатели пересыхающих водоемов вынуждены приспособливаться к кратковременности (эфемерности) их существования. Специфические условия жизни обусловили выработку двух основных стратегических направлений адаптации:

1) сокращение жизненного цикла, – смена поколений в этом случае идет быстро, продолжительность жизни особей мала (щитни, жаброноги, ветвистоусые ракообразные, коловратки);

2) способность переносить высыхание:

- в состоянии гипобиоза (турбеллярии, нематоды, пьавки, брюхоногие моллюски, щитни, двоякодышащие рыбы);

- в стадии цист (простейшие, нематоды);

- на стадии яиц (ветвистоусые рачки, икромечущие карпозубые рыбы);

- на иных переживающих стадиях (геммулы губок-бадяг, статобласты мшанок).

Почвенная среда обитания

Почва представляет собой рыхлый тонкий поверхностный слой суши, непосредственно контактирующий с атмосферой. Он плотно заселен живыми организмами и одновременно является результатом их жизнедеятельности. На этом основании академик В.И. Вернадский отнес почву к **биокосным телам**.

В противоположность твердым горным породам, почва представляет собой не однофазную, а трехфазную полидисперсную систему, объединяющую в своем составе твердые частицы, жидкость и находящиеся в полостях газы. Вода, влага присутствует в пяти состояниях:

- 1) парообразная – водяной пар в почвенном воздухе;
- 2) гравитационная – падающие капли, текущие по скважинам грунта струи;
- 3) капиллярная – вода, поднимающаяся вверх по мелким скважинам-капиллярам;
- 4) пленочная – водная пленка на поверхности частиц грунта;
- 5) гигроскопическая – вода, связанная с почвенными коллоидами и другими веществами,

Содержание воды в почве может варьировать в широких пределах. Если все полости и скважины заполнены гравитационной водой, условия обитания животных оказываются близкими к таковым в водной среде. В воздушносухой почве остается лишь гигроскопическая и, возможно, парообразная влага, а условия обитания напоминают наземно-воздушную среду.

С глубиной концентрация кислорода в почвенном воздухе снижается, а углекислого газа, как правило, растет. Приток кислорода осуществляется за счет диффузии. В малопористых и мелкодисперсных грунтах (глины, лессовая почва) он сильно затруднен. Интенсивное разложение органики ведет также к повышению концентрации H_2S , NH_3 , CH_4 и других газов, которые ухудшают условия существования.

Температурные условия здесь весьма стабильны. Изменчив лишь температурный режим поверхности почвы, с глубиной он выравнивается. На глубине более метра температура близка к среднегодовой и почти не испытывает суточных и сезонных колебаний.

Условия обитания в почве животных организмов в значительной степени зависят от их размеров.

Представители **микробиоты** – простейшие, коловратки, мелкие нематоды – фактически остаются водными животными и населяют

поры и полости, заполненные гравитационной и капиллярной водой. Для этих животных почва может быть представляет собой системы микроводоемов. Зачастую с равным успехом они могут заселять и обычные водоемы (как инфузории *Colpoda*), либо представлены там более крупными по размерам (порой, в 5–10 раз) близкими формами (как некоторые амебы).

Для представителей **мезофауны** – почвенных клещей, первичнобескрылых (ногохвостки, двуххвостки), крупных нематод, многоножек – почва является системой пещер. Самостоятельная прокладка ходов для них не характерна. Гравитационная и пленочная влага опасны для этих животных, так как они могут утонуть либо задохнуться, будучи окутанными пленкой поверхностного натяжения. Очень часто имеются приспособления для преодоления прилипания: водоотталкивающие покровы тела, восковое опыление, прыгательные или же многочисленные конечности. Насыщенный водяными парами воздух скважин позволяет осуществлять газообмен всей поверхностью покровов. При иссушении почвы животные мигрируют вглубь, то есть против градиента концентрации кислорода. Затопление они могут переживать в пузырьках воздуха, выполняющих функцию физической жабры.

Представители **макрофауны** имеют размеры тела более крупные размеры (2–20 мм) и вынуждены прибегать к прокладке ходов. Многоножки и черви-энхитреиды протискиваются в скважины и расталкивают почвенные частицы. Дождевые черви и личинки комаров-долгоножек работают гидравлическим методом, – перераспределяют целомическую жидкость либо гемолимфу. Личинки других насекомых используют для прокладки ходов челюсти, головную капсулу как таковую, либо конечности. Если позади животных остается открытый ход, по нему происходит испарение влаги, а самого хозяина легко может настигнуть хищник. Поэтому большинство личинок насекомых засыпают за собой ход, постоянно находясь в камере примерно одинакового объема.

Еще более крупные животные – представители **мегафауны** – как правило сооружают системы тоннелей. Это кроты Евразии, слепыши, слепушонки, цокоры, африканские златокроты и австралийские сумчатые кроты, гигантские земляные кольчатые черви сем. *Megascolecidae* и крупные насекомые (например, медведка). Чтобы обеспечить поступление кислорода, они оставляют за собой ход открытым. Так, слепыши отслеживают целостность галерей с помощью запаха.

Помимо постоянных обитателей почвы, то есть педобионтов, роющую деятельность в грунте осуществляют представители экологической группы **норников**. Кормятся они на поверхности почвы, но значительную часть времени проводят в норах, где отдыхают, зимуют, размножаются, спасаются от хищников и неблагоприятных факторов. К числу таких животных принадлежат сверчки, норные пауки, многие грызуны (сурки, суслики, песчанки и др.), кролики, барсуки.

По многим параметрам почва по сути дела является переходной средой обитания, соединяющей черты водной и наземно-воздушной. С водной средой почвенную среду обитания объединяют:

- стабильный температурный режим;
- ограниченность ресурсов кислорода;
- возможность передвижения в трех измерениях;
- вариабельность химического состава почвенных растворов;
- то обстоятельство, что вода представляет собой скорее условие, чем ресурс.

С наземно-воздушной почвенную среду обитания объединяют:

- резкие колебания температуры на границе сред;
- ограниченные водные ресурсы поверхностного слоя;
- то обстоятельство, что в верхних горизонтах кислород скорее является условием, а не ресурсом.

Огромный вклад в обоснование эволюционной роли почвы при освоении животными организмами суши внесла советская школа почвенных зоологов во главе с академиком М. С. Гиляровым.

Наземно-воздушная среда обитания

Эта среда обитания животных организмов отличается наибольшим разнообразием экологических факторов. Освоить ее смогли лишь немногие, а именно моллюски, членистоногие и хордовые.

Кислород, ввиду постоянно высокого содержания в атмосфере, является здесь условием, а не ресурсом. Лишь в горах, вследствие низкого парциального давления кислорода, могут возникать проблемы со снабжением им организма. Для позвоночных верхней границей адаптационных возможностей считается высота 4600 м над уровнем моря.

Низкая плотность воздуха обуславливает его малую подъемную силу и незначительную опорность. Животные суши должны обладать совершенной опорно-двигательной системой на основе либо внешнего (большинство членистоногих), либо внутреннего (хордовые) ме-

ханического скелета, или же полостного (гусеницы и ложногусеницы), либо клеточно-межклеточного (брюхоногие моллюски) гидроскелета. Это же обстоятельство налагает ограничения на максимальные размеры тела у позвоночных животных. В разные геохронологические эпохи скорость вращения нашей планеты вокруг своей оси, а значит и уровень силы тяжести, не оставались неизменным. С точки зрения биомеханики существование многих крупных динозавров в настоящее время было бы невозможным, так как их костные ткани не в состоянии выдержать современный вес их тела.

Способностью к полету обладает примерно $\frac{3}{4}$ наземных животных – это насекомые, птицы, млекопитающие (летучие мыши), а также отдельные рептилии и амфибии (виртуозно планирующие древесные дракончики и некоторые квакши). Однако ни одно животное не проводит всю свою жизнь в воздухе.

Наличие вертикальных (конвекционные токи) и горизонтальных (ветер) потоков воздушных масс позволяет многим животным пассивно, без затрат энергии и работы мускулатуры перемещаться по воздуху. **Аэропланктон** в умеренных широтах присутствует только в теплое время года, в тропиках такой сезонности нет. Составляющие его мелкие двукрылые, перепончатокрылые и тли регистрируются на высотах до 4–5 км, иногда и более. Явление переноса животных воздушными потоками носит название **анемохории**. Этому подвержены цисты простейших и нематод, мелкие насекомые и паукообразные. Массовые миграции на паутинках особенно характерны для пауков. Гусеницы бабочек-волнянок имеют специальные волоски с воздушными капсулами – пневматофоры, которые способствуют парению в воздухе. У ряда видов отродившиеся из яиц гусеницы устремляются к вершинам побегов растений, где у них больше шансов быть подхваченными воздушными потоками. Более того, они не приступают к питанию, пока не совершат полет минимальной продолжительности.

Температурные условия на суше контрастны – от постоянно отрицательных, до чрезвычайно высоких положительных (+70 °С и более) на поверхности песка, освещаемого прямыми лучами полуденного солнца в низких широтах. Во влажных биотопах температура достаточно стабильна, в сухих суточный ход температур может быть на порядок выше. Например, в пустыне Сахара дневной зной не предотвращает заморозки по ночам.

Для наземно-воздушной среды характерен дефицит влаги. В этом случае влаголюбивые животные вынуждены переходить к ночному

образу жизни, либо использовать кратковременные периоды повышенной влажности (слизни).

Твердые поверхности служат наземным животным опорой, либо субстратом для прикрепления. Важнейшим эдафическим фактором является характер грунта. Для эффективного передвижения по рыхлому грунту служат специальные приспособления, – различного типа копыта у копытных, мозоли у верблюдов, роговые шипы у ящериц и «лыжи» из щетинок у песчаных ос. В каменистом грунте норы приходится рыть с трудом, поэтому они здесь обычно бывают постоянными. Снежный покров, с одной стороны, смягчает морозы (куропатки спят под снегом, ласки и мышевидные грызуны зимой осуществляют всю свою жизнедеятельность), с другой стороны затрудняет добычу корма.

Живые организмы как среда обитания

Использование живых организмов в качестве среды обитания – широко распространенное в животном мире явление. Вероятно, нет ни одного вида многоклеточных организмов, полностью свободного от паразитов. Внутриклеточных паразитов имеют даже амебы. Чем выше уровень организации и больше степень морфо-гистологической дифференциации, тем более вариабельны потенциальные местообитания для паразитов, и тем более разнообразны эндо- и эктопаразиты. Более древние группы животных имеют больше шансов «обзавестись» паразитами, чем эволюционно молодые, хотя есть и исключения (существующие миллионы лет мечехвосты, щитни). Аналогичным образом, среди них, как правило, больше паразитических форм. Напротив, в составе эволюционно молодого типа хордовых паразиты единичны.

Считается, что возникновение паразитических форм является следствием давления «пресса жизни», то есть воздействия хищников и конкурентов в условиях ограниченности ресурсов, включая пригодное для обитания пространство. Паразитический образ жизни имеет ряд преимуществ, а именно:

- практически неограниченные кормовые ресурсы;
- защищенность от непосредственного неблагоприятного воздействия факторов внешней среды (эти факторы оказывают лишь косвенное воздействие, причем знак его может даже поменяться на противоположный, – неблагоприятные условия ослабляют иммунные барьеры хозяина, чем облегчают паразиту их преодоление);

- относительная стабильность условий существования паразитов.

Исходя из этого, паразит в целом заинтересован в сохранении жизни своего хозяина. Исключения составляют так называемые **паразитоиды**, развитие которых закономерно приводит к гибели хозяина. Абсолютное большинство в этой группе паразитов составляют паразитические насекомые.

Следствиями паразитического образа жизни могут являться упрощение организации и процессов жизнедеятельности паразитических форм, в том числе редукция информационных (органы чувств у эндопаразитов) и регуляторных (нервная система у саккулины) систем.

С паразитическим образом жизни связан и ряд затруднений. Среди них:

- необходимость преодоления иммунных барьеров хозяина и существования в экстремальных условиях (кутикула нематод и тегумент трематод обеспечивает им защиту от действия пищеварительных ферментов хозяина; паразитические перепончатокрылые зачастую откладывают яйца в ганглии, где они недоступны для иммунной системы хозяев; вторичные вредители древесины не способны преодолеть защитные барьеры здоровых деревьев и заселяют только ослабленные первичными вредителями растения);

- ограниченность жизненного пространства (при поселении в одном хозяине двух особей цепней-солитеров он имеет большие шансы погибнуть вследствие истощения и токсикации метаболитами паразита);

- сложность снабжения кислородом; данная проблема решается за счет:

- дыхания всей поверхностью тела (полостные, легочные и кровяные паразиты);
- потребления кислороддепонирующих материалов хозяина (например, эритроцитов крови);
- подсоединения к дыхательной системе хозяина (например, встраивание своих дыхалец в трахейную систему насекомого);
- перехода на анаэробные варианты обмена веществ, – они энергетически менее выгодны, но паразиты редко лимитированы пищевыми ресурсами (постоянно в анаэробных

условиях живут гregarины, взрослые стадии многих плоских червей и нематод);

- трудности с расселением и заражением новых особей хозяев.

Для преодоления последнего затруднения паразиты выработали соответствующие приспособления. Одним из них является продуцирование огромного числа потомков. В данном случае ставка делается на так называемый «закон больших чисел». И действительно, чем больше инвазионного начала (яиц, цист, спор, личинок и т.п.) будет произведено, тем выше статистическая вероятность случайного заражения особей хозяина. Так, взрослая самка человеческой аскариды ежедневно продуцирует 250 000 яиц. При средней продолжительности репродуктивного периода 20 суток одна самка за свою жизнь способна произвести 50 000 000 яиц. Взрослая гермафродитная особь бычьего солитера отделяет до 28 зрелых члеников-проглоттид, содержащих порядка 5 миллионов яиц. При продолжительности жизни более 10 лет общее число продуцируемых ею яиц достигает астрономических величин.

В целях увеличения числа потомков, паразитические животные могут переходить к иным способам размножения. **Полиэмбриония** характерна для некоторых паразитических перепончатокрылых насекомых. В этом случае из одной зиготы или яйца развивается более одного эмбриона. Так, у *Platygaster hiemalis*, паразита гессенской мухи – второстепенного в условиях Беларуси вредителя злаков, в каждом оплодотворенном яйце формируется 2 эмбриона. У осы-хальциды *Lithomastix*, паразита крупных гусениц, яйцо первоначально дробится на 200–250 клеток. После этого происходит обособление конгломератов из 25–30 клеток каждый. В сформировавшихся вторичных зародышевых зачатках продолжается деление клеток. Когда их число достигает 200–250, опять происходит разделение на конгломераты. Затем все повторяется, в конечном итоге из одного яйца развивается 2000 и более личинок паразитоида, что позволяет утилизировать биомассу хозяина без остатка). **Педогенез** (размножение неимагинальных стадий) свойствен паразитирующим в плодовых телах грибов личинкам комаров-галлиц. Плодовые тела представляют собой трудно обнаруживаемый (учитывая мелкие размеры и несовершенный полет этих насекомых) и эфемерный (кратковременно существующий) ресурс, который желательно использовать в максимальной степени. Отрождение личинками старшего возраста молодых личинок ускоряет смену генераций и позволяет существенно нарастить

репродуктивный потенциал вида. К моменту разрушения плодового тела галлицы переходят к стандартному варианту полового размножения. Еще одним вариантом является переход к **партеногенезу**, то есть развитию неоплодотворенных яиц. Данный способ размножения характерен для спороцист и редий трематод, многих перепончатокрылых (наездники, хальциды, орехотворки, особобразные, пчелиные) и равнокрылых (тли, белокрылки, червецы и щитовки) насекомых.

У ряда таксонов паразитических животных произошла выработка сложных биологических циклов, в которых задействованы различные способы размножения, в том числе:

- гетерогония – чередование истинного полового и партеногенетического размножения (споровики, тли, орехотворки);
- метагенез – чередование полового и бесполого поколений (паразитические кишечнополостные);

Зачастую имеет место **дифференциация функций между стадиями развития** и появление специализированных расселительных или инвазионных стадий. Например, имаго мух-тахин и наездников осуществляют функции расселения и размножения, а личинки – трофическую. У трематод личинки спороцист (мирацидии) и марит (церкарии) выполняют функции расселения и заражения промежуточных хозяев, адолескарии – функцию заражения основных хозяев, взрослые трематоды (мариты) – трофическую и репродуктивную функции.

Еще одним приспособлением, увеличивающим эффективность инвазирования хозяев, является **использование переносчиков** (галловые клещи прикрепляются к волоскам на теле летающих насекомых, личинки нематод – микрофиллярии – распространяются москитами) и **промежуточных хозяев** (вероятность заглатывания мальком зараженного плероцеркоидом циклопа выше, чем микроскопических размеров яйца широкого лентеца; инвазированные личинками ремнецов рыбы утрачивают быстроту движений и подолгу остаются у поверхности воды, что существенно увеличивает вероятность их добычи птицами, являющимися основными хозяевами этих плоских червей).

Паразиты могут демонстрировать высокий уровень **синхронизации биологического цикла с циклом хозяина**. Например, половое размножение опалин происходит в пищеварительном тракте головастиков, по мере приближения времени их превращения в лягушат оно сменяется бесполом. Самка блохи *Spilopsyllus cuniculi* приступает к яйцекладке, только потребления крови беременной крольчихи. Это

позволяет приурочить сроки отрождения имаго нового поколения ко времени оставления крольчатами материнской норы.

Постоянные эктопаразиты имеют приспособления к обитанию на границе двух сред – организма хозяина и среды его обитания. Направлены они в первую очередь на удержание эктопаразита на поверхности тела хозяина. Это разнообразные крючки, присоски, зацепки, коготки и другие механизмы прикрепления. **Временные эктопаразиты** поддерживают связь с хозяином (хозяевами) эпизодически и должны иметь приспособления к существованию в соответствующей среде обитания и эффективному поиску хозяина.

Наличие большого числа специфических адаптаций делает паразитов зависимыми от узкого круга хозяев и лишает этих животных возможности оперативно адаптироваться к изменчивым условиям среды обитания. Это обстоятельство определяет высокий уровень колебаний во времени популяционной численности многих паразитов.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Термин *популяция* (от латинского *populus* – население) стал применяться в сочинениях по естествознанию с конца XVIII века, но до середины XX столетия имел весьма широкое значение, обозначая любую группу особей. Исследования динамики численности живых организмов потребовали уточнения этого понятия. Под популяцией стали подразумевать естественную, пространственно единую группу особей одного вида, которая на действие различных внешних факторов реагирует как единое целое.

Такая популяция может иметь самые разнообразные размеры и занимать как одно, так и многие местообитания. Чтобы как-то дифференцировать группировки, сильно отличающиеся по своим характеристикам, их стали делить на микро- и макропопуляции, ландшафтные популяции, биотопические, локальные, географические и прочие, что в конечном итоге запутывает ситуацию.

В 70-е годы XX века, благодаря успехам генетики, окончательно сформировался и стал широко признанным подход, который получил название синтетического. Большое значение придавалось соблюдению внутри группировки системы случайного скрещивания (панмиксии). Однако для животных, не имеющих полового размножения, это условие не может быть выполнено, а внутрипопуляционная интеграция достигается в основном за счет экологических связей между особями.

В настоящее время стандартным является следующий подход: *под популяцией подразумевается самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, населяющих определенное пространство и образующих самостоятельную генетическую систему.*

Основные характеристики популяций

Каждая популяция обладает двумя группами свойств:

- **биологическими свойствами**, присущими как популяции, так и составляющим ее особям; биологические свойства характеризуют жизненный цикл популяции, – популяция, так же как и отдельный индивидуум, растет, дифференцируется и самовоспроизводится;

- **групповыми свойствами**, присущими ей как группе особей в целом; групповые свойства – рождаемость, смертность, возрастная структура – характеризуют популяцию как систему, в приложении к отдельно взятым особям они бессмысленны.

Основными групповыми особенностями, характеристиками популяции являются:

- **численность** – общее количество особей, населяющих занимаемое популяцией пространство (зачастую трудно провести четкую границу популяции и учесть мигрирующих особей; проще это сделать с островами и иными естественно ограниченными объектами, такими как, например, одиноко стоящий стог сена);

- **плотность** – это численность популяции, отнесенная к некоторой единице пространства; фактически это среднее число особей, приходящееся на единицу объема либо площади занимаемого популяцией пространства. Плотность нередко выражают биомассой, приходящейся на единицу пространства. Различают:

- **среднюю плотность** – численность, отнесенную на единицу всего имеющегося пространства;

- **экологическую плотность** – численность на единицу фактически занимаемого обитаемого пространства (площадь островков в водоеме следует исключить при расчете экологической плотности клопов-водомеров, перемещающихся по водной поверхности).

- **рождаемость** – прирост численности популяции за счет размножения:

- **максимальная рождаемость** (физиологический максимум)– теоретический максимум прироста численности популяции при отсутствии всякого лимитирующего воз-

действия внешних экологических факторов, для конкретной популяции он постоянен;

- реализованная, или экологическая рождаемость характеризует текущее состояние демографии популяции; экологи оперируют такими параметрами как:
 - **общая рождаемость** – число новых особей в популяции, появившихся за единицу времени;
 - **относительная рождаемость** – общая рождаемость в пересчете на одну особь.
- **смертность** – число особей, погибших за определенный период. Аналогичным образом выделяется:
 - **минимальная смертность**, которая определяется физиологическими причинами, а именно естественной гибелью от старости, для конкретной популяции это постоянная величина;
 - **реализованная, или экологическая смертность** (всегда превышает теоретический минимум):
 - **общая смертность** – число особей, погибших за единицу времени;
 - **относительная смертность** – общая смертность в пересчете на одну особь.
- **выживаемость** – величина обратная смертности ($v=1-m$);
- **прирост популяции** – разница между рождаемостью и смертностью, он может быть положительным и отрицательным;
- **темп роста** – средний прирост за единицу времени.

Три последних показателя являются производными и могут быть рассчитаны на основе предыдущих. Комплексом важнейших характеристик популяции является ее структура – возрастная, пространственная, половая, трофо-экологическая, фенологическая, этологическая, генетическая, фенетическая и т.д. Структура популяции адаптивна, это приспособление к параметрам окружающей среды.

Прежде, чем рассматривать структуру популяции, следует обратить внимание на **популяционную структуру вида**. Практически каждый вид – это целая система популяций. Как правило, представители разных популяций способны скрещиваться друг с другом. Мультиплексная структура вида обусловлена:

- расчлененностью пригодной среды обитания (так, островное распространение ели европейской на крайнем юге Белорусского По-

лесья обуславливает фрагментированность распространения здесь ее специализированных фитофагов);

- возможностью или невозможностью преодоления преград (пример тому – локальные популяции у плохо летающих форм насекомых на более чем двух тысячах островов в Эгейском море);

- ограниченной подвижностью особей (у малоподвижных животных – например, наземных брюхоногих моллюсков – как правило, много популяций).

Часто очень существенны поведенческие особенности. Так, высокая степень оседлости бурого медведя – главная причина разграничения многочисленных популяций в регионах с еще относительно высокой плотностью медвежьего населения. И наоборот, высокая мобильность особей не всегда ведет к стиранию граней между популяциями и их укрупнению. Например, колибри – прекрасные летуны, но их популяции зачастую очень локальны (ограничены территорией порядка квадратного километра).

Разные виды животных различаются по составу дифференцируемых на всей территории его распространения популяций. Известны:

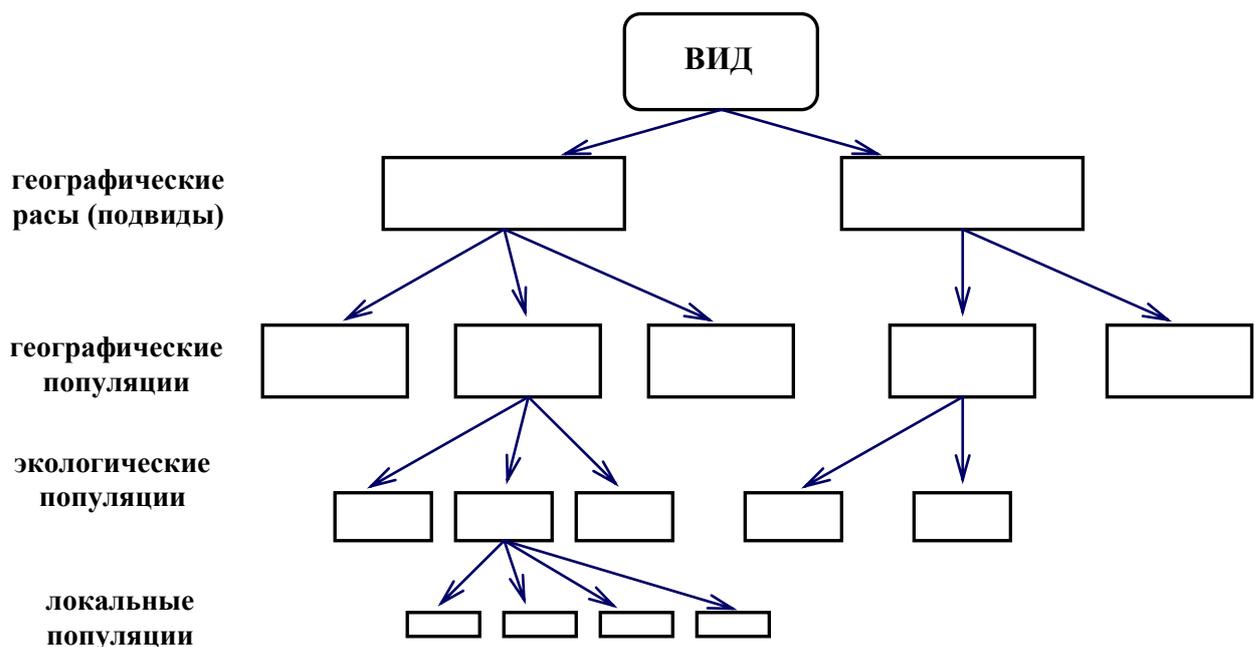
- известны виды, представленные единственной локальной популяцией (примером служат виды насекомых, распространенные на территории единственной горной долины);

- виды, объединяющие множество мелких, относительно хорошо обособленных популяций (линь, золотистый карась и другие обитатели изолированных стоящих водоемов, обитатели оазисов в пустынях);

- виды с плохо разграниченными популяциями и сплошным распространением на огромных территориях либо акваториях (семи-точечная коровка, бабочка-репейница, некоторые бражники, ряд куликов).

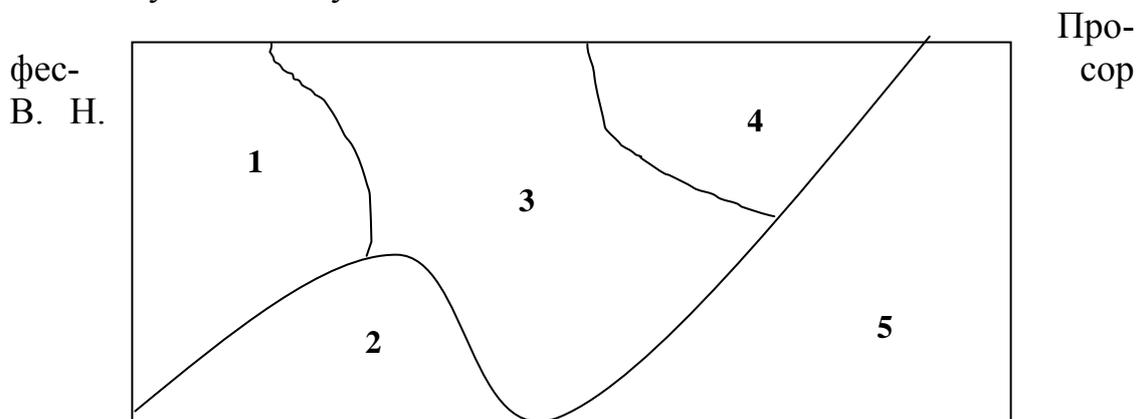
Зачастую возникает необходимость в дифференциации и классификации внутривидовых группировок особей. Разные исследователи в свое время предлагали свои варианты разграничения популяций:

Профессор Н. П. Наумов, базируясь на результатах исследований популяций млекопитающих, рассматривал вид как систему популяций различных рангов (по принципу вертикальной иерархии):



Чем ниже ранг популяции, тем более интенсивен обмен особями между популяциями этого уровня и тем менее выражены отличительные особенности.

Академик С. С. Шварц использовал принцип горизонтального разделения. Вид в этом случае выступал как система пространственно соседствующих популяций:



Беклемишев использовал группу критериев:

- По способу размножения были выделены 3 типа популяций:
 - **клональные** – у животных, обладающих исключительно бесполом способом размножения (большинство видов голых амёб);

- **клонально-панмиктические** – у животных, для которых характерно чередование в биологическом цикле поколений с партеногенетическим и собственно половым размножением (тли, некоторые комары-галлицы, пилильщики, другие беспозвоночные);
- **панмиктические**, свойственны раздельнополым животным, у которых имеет место исключительно половое размножение.
- По способности к самовоспроизведению:
 - **временные** (примером могут служить популяции оранжевой белокрылки, зеленой персиковой и черной хлопковой тлей, которые в условиях Беларуси могут переживать зимний период исключительно в условиях закрытого грунта);
 - **постоянные** (у аборигенных видов региональной фауны).
- По размерам отдельной популяции:
 - **микрорпопуляции** (у водных нелетающих беспозвоночных в мелких изолированных водоемах);
 - **локальные популяции**, занимающие ограниченную территорию или акваторию;
 - **суперпопуляции** (у космополитных, то есть всесветно распространенных животных).

Численность популяций подвержена значительным колебаниям во времени. Диапазон колебаний популяционной численности у разных групп животных различен. Так, у мелких насекомых максимальные уровни популяционной численности могут отличаться в 10^7 раз, у сельдей и крупных бабочек – в 10^3 раз, мышевидных грызунов – в 500 раз, кроликов – в 100 раз, антилоп и мелких хищных млекопитающих – в 10 раз, причем речь идет о колебаниях численности взрослых, способных к размножению, особей. Для того, чтобы популяция не вымерла полностью во время очередной депрессии, ее численность (у видов с дифференциацией полов и их соотношением 1:1) должна быть по крайней мере вдвое выше диапазона колебаний численности.

Вслед за колебаниями численности может изменяться и заселяемая площадь (пространство). Например, пустынные песчанки в период депрессии заселяют менее 3% ранее занимаемой территории.

Явление поддержания численности популяции на определенном стационарном уровне носит название **гомеостаза**. Далеко не все ви-

ды имеют механизмы ограничения численности. Иногда ограничителем служит недостаток пространства или другого ресурса; нередко численность лавинообразно нарастает вплоть до исчерпания ресурса (падальные мухи; кожееды, некоторые амбарные вредители). Механизмы осуществления гомеостаза в популяциях можно условно разделить на жесткие и мягкие. В первом случае численность снижается в результате гибели особей, во втором – снижения рождаемости либо выселения; промежуточный вариант – резорбция эмбрионов и выкидыши.

При перенаселенности и недостатке пищевых ресурсов к каннибализму прибегают не только хищники, но даже мышевидные грызуны. У некоторых птиц (дрофы, гриф-ягнятник) самый сильный птенец убивает или выбрасывает из гнезда остальных, аналогичным образом зачастую поступают детеныши женского пола у гиен. Только что отродившиеся личинки у некоторых паразитических перепончатокрылых-наездников обладают мощными челюстями, которыми они уничтожают яйца и только что отродившихся личинок конкурентов. У одних видов личинки сохраняют такие жвалы в течение всего периода развития, у других они исчезают после первой линьки. Самки многих паразитических ос, откладывающих яйца на поверхность тела хозяина, проверяют, нет ли здесь уже отложенных яиц, которые они убирают, пользуясь жвалами. Другие паразитоиды отвергают уже зараженных особей хозяев.

Мягкие формы ограничения численности более многообразны. Это снижение рождаемости как прямое следствие недостатка ресурсов: плохо питавшиеся самки многих насекомых откладывают меньшее число яиц, среди которых могут быть неоплодотворенные либо не жизнеспособные. У некоторых наездников-браконид при низкой степени зараженности хозяев в потомстве преобладают самки, при высокой – самцы. У саранчи-шистоцерки при высокой скученности личинки развиваются в имаго гregarной фазы, при низкой – солитарной. У многих млекопитающих и птиц особи, не располагающие индивидуальными территориальными участками, исключаются из процесса размножения. Неблагоприятные климатические условия могут вести к снижению продукции половых продуктов и гибели эмбрионов.

У млекопитающих имеется сложная нейро-гуморальная система регуляции рождаемости. Отсутствие самцов может иметь следствием сбой нормального физиологического полового цикла у самок. У ку-

ных повышается агрессивность по отношению к другим самкам и неполовозрелым особям. У кунных, грызунов в условиях стресса из-за перенаселенности у самок наблюдаются резорбция эмбрионов, нарушения овуляции, абортирование зародышей, нарушается реализация инстинктов заботы о потомстве. Животные в состоянии постоянного стресса обладают пониженной жизнеспособностью – выносливостью по отношению к неблагоприятным условиям среды.

Необходимо учитывать, что общие колебания численности популяции являются результирующей четырех параллельно осуществляющихся процессов:

- 1) рождения новых особей (рождаемость);
- 2) гибели особей (смертность);
- 3) вселения (эмиграции) из других популяций;
- 4) выселения (иммиграции) за пределы занимаемого популяцией пространства.

Если межпопуляционные миграционные явления (эмиграция и иммиграция) сведены к нулю, говорят о 100% изоляции такой популяции. В противном случае имеет место та или иная степень связи между популяциями. Вследствие способности особей разных популяций одного вида скрещиваться между собой, будет иметь место обмен генетической информацией между данными популяциями. Теоретически наилучшим количественным показателем связи между популяциями является интенсивность потока генов между ними. На практике, даже работая со специальными модельными популяциями в условиях эксперимента, чрезвычайно трудно установить его величину. Поэтому приходится пользоваться гораздо менее корректной характеристикой связи между популяциями – интенсивностью потока мигрантов между ними. Так, у зайца-беляка место рождения покидает около 1 % особей, у большой синицы – около 70 % .

Миграции могут быть случайными – например, животное уносится далеко от своего местообитания при стихийных явлениях (во время половодья, шторма, бури, смерчем, сильным ветром), случайно переносится с частями растений, грунтом, какими-то предметами и т.п. В то же время у многих животных в популяциях имеются особи, склонные к миграциям вследствие каких-то индивидуальных качеств. Доля таких особей у разных животных может быть различной. Причем дело не только в мобильности особей, – и у видов, которым свойственны закономерные (например, сезонные) миграции, обмен особями между популяциями может быть минимальным. Например,

выполненные в 70-е годы XX столетия наблюдения за популяциями морских котиков, размножающихся на Прибыловых о-вах Алеутской гряды, о. Беринга (Командоры) и о. Тюлений (южное побережье Сахалина), показали, что доля переселенцев ежегодно не превышает 1,5 %, несмотря на общность мест их зимовок (зимой они откочевывают к побережью Японии на о-ва Южно-Курильской гряды). Наблюдения за миграционной активностью уток-шилохвостов выявили, что освоением новых мест гнездований занимаются лишь единичные особи, невзирая на массовую концентрацию особей различных популяций на местах зимовок в Южной Европе и Азии, Северной Америке. И наоборот, у массово мигрирующих двудомных видов тлей (например, злаковых) практически невозможно выделить отдельные популяции из-за активного разлета особей при переселительных и расселительных миграциях. Такой интенсивный обмен сильно размывает границы генетических систем, соответствующих отдельным популяциям. Препятствием для осуществления обмена генетической информацией, потока генов между отдельными группировками служат различные изоляционные механизмы. Считается, что максимальный уровень обмена особями, при котором не нарушается самостоятельность популяционных генетических систем, составляет величину порядка 5 % .

Динамика численности популяций

Теоретически при отсутствии ограничительного воздействия внешних факторов, любая популяция способна к неограниченному росту. Ее жизнеспособность будет определяться лишь биологическими особенностями вида, в частности возможным количеством потомков одной особи (или пары особей у раздельнополых животных), произведенных за единицу времени. Данный показатель получил название биотического потенциала, понятие о котором ввел в 1928 году Р. Чэпмен.

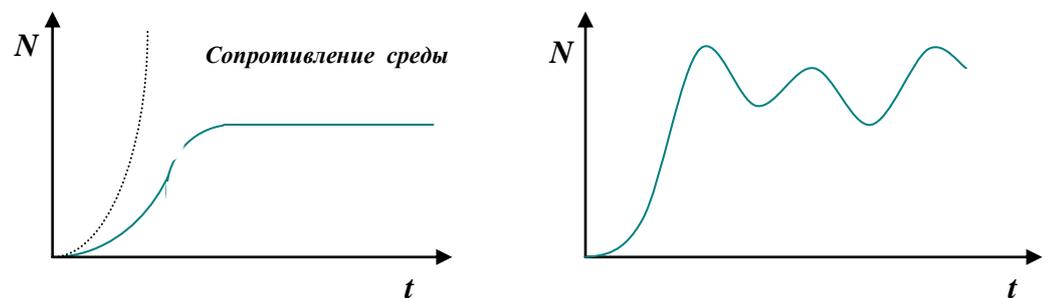
$$r = \frac{N_1 - N_0}{N_0 t} = \frac{\Delta N}{N_0 t},$$

где ΔN – это максимально возможный прирост популяции, то есть прирост при полном отсутствии лимитирующего воздействия внешних факторов.

Величина биотического потенциала существенно варьирует от вида к виду. Так, самка козули способна произвести за жизнь лишь 10–15 козлят, самка медоносной пчелы – отложить 50 000 яиц, самка луны-

рыбы – выметать до 3 млрд. икринок. При этом биотический потенциал указанных видов должен быть еще выше, так как часть икры, яиц и эмбрионов погибает еще до появления на свет. При полном отсутствии смертности численность популяции должна расти в геометрической прогрессии (то есть по экспоненте). В реальности смертность потомков всегда имеет место, а относительно свободный рост рано или поздно, по истощению популяцией какого-либо ресурса (пищи, пространства), либо при действии сезонного фактора, прекращается. На графике динамика численности популяции в этом случае будет описываться J-образной кривой, зачастую также имеет место триггерный эффект.

В большинстве случаев динамика роста численности популяции имеет иной характер, на графике описывая сигмоидную (σ -образную) кривую. Характерная форма кривой обусловлена постепенным, по мере нарастания плотности популяции, усилением действия неблагоприятных факторов (сопротивления среды). Если интенсивность действия сдерживающих факторов прямо пропорциональна плотности, рост популяции описывается логистическим уравнением. То есть при J-образной кривой динамики численности говорят об экспоненциальном, при σ -образном – логистическом росте популяции.



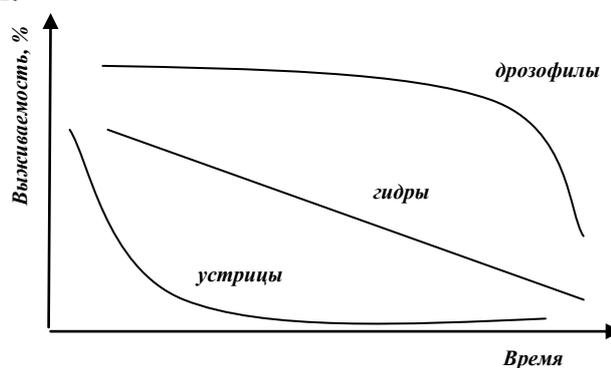
Зачастую уровень сопротивления среды не постоянен, что отражается на динамике численности, – могут наблюдаться сезонные, сезонные и погодичные колебания численности относительно среднесезонных и среднегодовых значений.

В реальных условиях существования животных на планете биологический потенциал никогда не реализуется полностью. Реализованный потенциал для той или иной популяции равен разнице между рождаемостью и смертностью:

$$r = b - m$$

Общие изменения численности популяции определяются результирующей четырех процессов, – пополнения за счет репродукции

(рождаемость), потерь ввиду гибели особей (смертность), эмиграции и иммиграции. Чтобы количественно отразить интенсивность этих процессов в конкретной популяции, для нее составляют так называемые **демографические таблицы**. Так, для представления пополнения за счет репродукции (рождаемость) составляют **таблицы плодовитости**. Для отражения потерь ввиду гибели особей (смертность), составляют так называемые **таблицы выживаемости**. Под выживаемостью подразумевается доля животных, доживших до перехода в очередную возрастную класс, – она не может превышать единицы. На основе таких таблиц строят графики выживаемости, которые бывают весьма показательны:



Таблицы плодовитости и выживаемости – два основных типа демографических таблиц, являющихся базовыми для демографического анализа. Впервые их стали применять еще где-то в XVII веке в страховом деле. При наличии миграционных процессов сводные демографические таблицы должны содержать данные, характеризующие их интенсивность.

Соотношение плодовитости и смертности у разных видов животных варьирует колоссально. Одни животные делают ставку на высокую плодовитость, и почти не имеют приспособлений, направленных на обеспечение высокой выживаемости особей. Это так называемые *r*-стратеги (паразитические черви, многие насекомые, рыбы, мышевидные грызуны). Другие животные при низкой плодовитости характеризуются высокой выживаемостью особей вплоть до достижения пострепродукционного периода. Это так называемые *K*-стратеги (верблюды, кашалоты, крупные копытные, дельфины, дневные хищные птицы). Снижение смертности достигается в этом случае заботой о потомстве, стайным или стадным образом жизни и т. д. Характер динамики численности животных альтернативными адаптационными стратегиями существенно различается. *K*-стратеги отличаются ста-

бильным типом динамики численности, так как целый комплекс эффективных регуляторных механизмов удерживает уровень численности их популяций в узких стабильных рамках. Динамика численности r -стратегов обычно весьма нестабильна.

Факторы внешней среды, оказывающие то или иное воздействие на численность популяции, можно разделить на две категории:

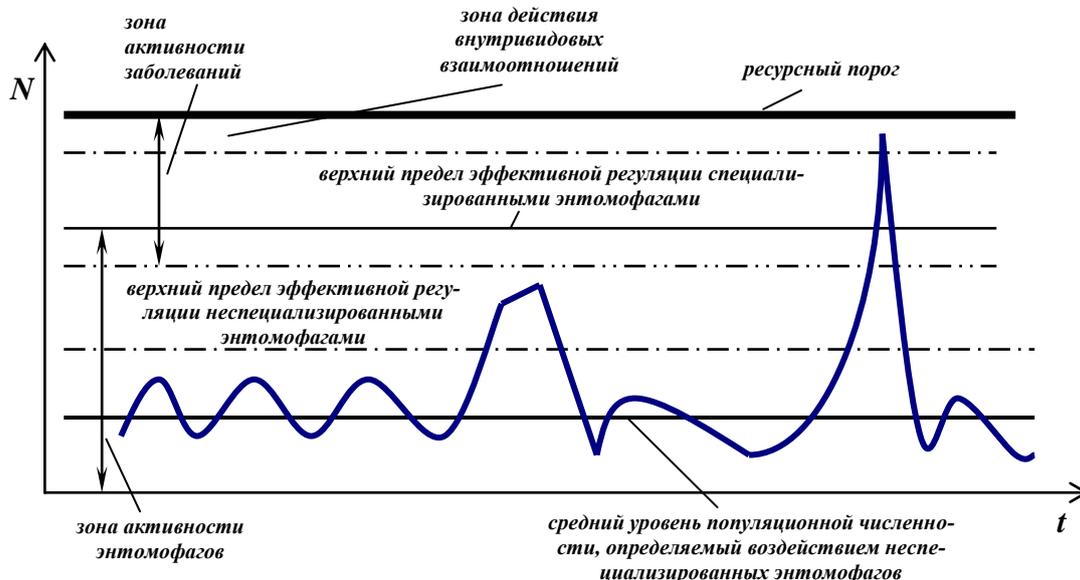
- **модифицирующие**, действие которых не зависит от численности (плотности) популяции, и интенсивность которых не изменяется от этого; действие этих факторов может снизить популяционную численность до нуля (так, в XIX столетии вследствие гибели во время суровой зимы из фауны Исландии исчезли лягушки);

- **регулирующие**, интенсивность воздействия которых зависит от численности (плотности) популяции. Это абиотические факторы ресурсного плана, а также биотические факторы.

Быстрота, оперативность отклика на воздействие регулирующих факторов может быть различной. **Инерционные механизмы** действуют с задержкой, интенсивность их воздействия зависит главным образом от уровня численности (плотности) популяции в предшествующий период (у коротко живущих форм – во время жизни предшествующих поколений). **Безинерционные механизмы** работают без временной задержки, интенсивность их воздействия определяется только текущей численностью (плотностью) популяции. Например, так называемая функциональная реакция неспециализированных хищников – типичный безинерционный механизм. Действительно, чем выше численность одного из видов жертв, тем чаще попадают они промышляющим хищникам, и тем большее число особей те изымают. В период массового размножения мышевидных грызунов соколиные дневные хищные птицы, обычно питающиеся мелкими птицами, переключаются на этот вид жертв, поскольку их добыча не требует почти никаких усилий. Количественная реакция, связанная с увеличением численности самих хищников за счет миграции и особенно размножения, всегда запаздывает. Численность специализированных хищников всегда однозначно зависит от численности жертв; обратное регуляторное действие этого фактора носит инерционный характер, тем более, что более крупные хищники размножаются медленнее. Внутрипопуляционные взаимодействия также различаются по инерционности действия. Каннибализм, повышенная смертность, миграции дают непосредственный эффект уже при жизни текущего

поколения. Напротив, изменение соотношения полов и возрастного состава скажутся на численности уже последующих поколений.

Изучавший роль регулирующих факторов в определении динамики численности насекомых-вредителей профессор В. Г. Викторов предложил концепцию автоматического многофакторного регулирования динамики численности популяций насекомых:



Данная схема предполагает существование многозвенной буферной системы регуляции за счет биологических факторов среды, степень влияния которых зависит от плотности популяции.

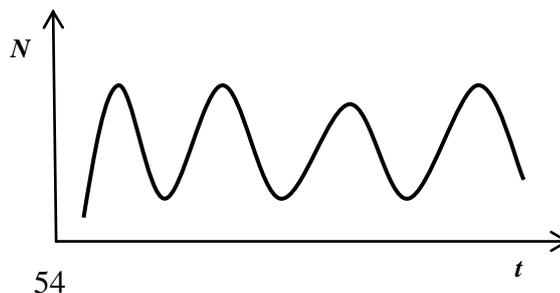
Среди особенностей такой регуляции выделяются две:

- 1) вследствие преобладания инерционных механизмов, она работает с запаздыванием;
- 2) регуляция обладает односторонним действием, — активно ограничивает рост популяций, тогда как подъем численности возможен лишь как пассивное следствие снижения лимитирующего пресса.

Вероятно в действительности система детерминации численности популяции еще более сложна.

Возможны два типичных варианта хода демографических процессов в случае нестабильного типа динамики численности:

- если регуляторная система эффективно удерживает численность на относительно низком уровне, вследствие инерционности ее работы



наблюдаются осцилляции численности – имеет место **флуктуирующий тип популяционной динамики**;

- если регуляция срабатывает на высоких уровнях, нередко уже под действием абиотических ресурсных факторов – **взрывной (эксплозивный) тип популяционной динамики**, для которого характерны **вспышки массового размножения**:



В силу своих биологических особенностей вид может быть способен, либо не способен давать вспышки массового размножения, но решается все на уровне отдельной популяции. Например, в еловых лесах Карпат регулярно наблюдаются вспышки массового размножения античной волнянки. Для белорусских популяций этого шелкопряда они не характерны.

Еще одним вариантом популяционной динамики является **сезонный тип динамики численности**. В этом случае наблюдается быстрое, зачастую многократное нарастание численности в течение благоприятного сезона (например, летнего сезона в умеренных и высоких широтах, влажного сезона в тропиках) и обвальное ее падение по его окончании. Так, обычные в наших условиях комары рода *Culex* стремительно наращивают численность в мае – июне, а после высыхания существовавших с весны мелких временных водоемов она снижается. Аналогичная ситуация имеет место и для мелких ветвистоусых рачков, развивающихся в этих же водоемах.

У животных могут наблюдаться и многолетние циклы динамики численности. Одиннадцатилетние циклы у промысловых видов рыб и насекомых-вредителей (например, перелетной саранчи) связывают с аналогичным циклом солнечной активности. У певчих цикад рода *Magicicada* личинки развиваются в почве в течение 7, 11 и даже 13 лет, причем в отдельные годы имаго вообще не отрождаются.

Экологическая структура популяций

Экологическая структура популяций предполагает группирование особей и группировок особей по экологическим особенностям (половозрастным, генетическим, пространственного размещения и др.). Животные разного пола и разного возраста зачастую четко различаются по особенностям экологии. Поэтому возрастная и половая структуры популяции являются элементами экологической структуры. Среди прочих можно выделить четыре аспекта экологической структурированности популяций.

1. По особенностям питания. В частности, различными спектрами кормовых объектов обладают:

- возрастные группы; животные разных возрастных групп зачастую обладают совершенно различными спектрами кормовых объектов (мальки хищных рыб сначала могут питаться инфузориями и растительными жгутиконосцами, потом переходят на зоопланктон, мелких насекомых и лишь по достижению определенных размеров начинают конкурировать с взрослыми представителями своего вида; у оводов личинки паразитируют в коже, дыхательных путях или желудке копытных, тогда как имаго вообще не питаются);

- особи разного пола (у кровососущих комаров самцы – нектарофаги, самки – гематофаги; у некоторых глубоководных рыб карликовые самцы кормятся объедками добычи самки, то есть являются их нахлебниками; самцы червей-эхиурид *Bonellia* паразитируют половых путях самок);

- особи в разное время года (дрозды в июле кормятся главным образом черникой; в период хода лососей на нерест бурые медведи на Камчатке становятся ихтиофагами);

- особи, принадлежащие к разным поколениям (у двудомных видов тлей в начале сезона несколько поколений развивается на древесных растениях, после чего происходит миграция на травянистые; для завершения цикла осенью тли возвращаются на деревья и кустарники);

- особи, принадлежащие к разным расы по хозяину (у листоеда *Lochmaea caprea* в популяциях одновременно присутствуют представители двух рас; особи березовой расы могут питаться на березах и ивах, особи ивовой – только ивах).

2. По особенностям размножения:

- группы особей, различающихся по типу размножения (в условиях юга Беларуси в популяциях вишневого слизистого пилильщика

для части особей характерно собственно половое размножение, части – партеногенез);

- группы особей, различающихся по месту размножения (у лягушек особи одних группировок размножаются во временных водоемах, других – в постоянных);

- группы особей, различающихся по «семейному положению» (у морских львов, котиков и многих других лежбищных ластоногих популяции состоят из самцов с гаремами и групп самцов-холостяков;

- группы особей, различающихся по кратности размножения (в популяциях у камчатской кумжи *Salvelinus leucomaenis* и некоторых других проходных лососей небольшой процент мелких самцов способен к повторному размножению, это дает основания для выделения группировок особей с однократным размножением и с многократным размножением);

- группы особей, различающихся по числу генераций (в условиях Беларуси часть особей семиточечной и некоторых других жуков-короедов в середине лета впадает в летнюю диапаузу, тогда как остальные продолжают размножение).

3. По особенностям двигательной активности. В популяциях одновременно могут присутствовать:

- короткокрылые и длиннокрылые особи (у многих прямокрылых, ухверток и тараканов тараканов);

- крылатые и бескрылые особи (у тлей развитие из личинок крылатых или бескрылых особей зависит от физиологического состояния растений-хозяев, обводненности их тканей, климатических условий, посещения колоний муравьями);

- мигрирующие и оседлые особи (у гаг, обитающих в окрестностях шотландского города Абердин, 2/3 особей – мигранты, 1/3 особей – оседлы, причем пары у оседлых гаг образуются до еще прилета мигрантов);

4. По особенностям фенологии, в частности:

- по времени нереста (у некоторых лососевых есть яровые и озимые расы, представители которых идут на нерест весной или осенью, соответственно);

- по времени прилета или выхода с зимовки (у шмелей от спячки сначала пробуждаются мелкие особи, потом – крупные).

Вариантами экологической структуры популяций являются **половая, возрастная, пространственная и этологическая структуры.**

Их особенности у животных организмов имеет смысл рассмотреть подробнее.

Половая структура популяций

Половая структура – это численное соотношение в популяции особей разного пола. Если виду не свойственно разделение полов, о половой структуре говорить не приходится, но необходимо иметь в виду структуру скрещиваний.

Половое размножение предполагает явление разделения полов, которое может иметь разную степень выраженности. У ряда формирующих изогаметы жгутиконосцев, половой процесс есть, но разделение полов условно, так как невозможно разграничить две группы взаимно комплиментарных гамет. В случае гетерогамии и оогамии дифференциация полов на уровне гамет является очевидной. У многоклеточных это может сопровождаться, либо не сопровождаться дифференциацией индивидуумов по половому признаку.

У большинства животных отдельно взятая особь может производить гаметы лишь одного типа, а значит имеет место **гонохоризм**. При этом кроме первичных половых признаков (наличие органов, непосредственно связанных с продукцией гамет) могут проявляться и вторичные.

Гермафродитизм – явление, широко распространенное в животном мире. Гермафродитные особи производят гаметы обоих типов. Если разные половые продукты продуцируются одновременно – имеет место **истинный гермафродитизм**. При этом большинство видов животных обладает механизмами, предотвращающими самооплодотворение, либо уменьшающими его вероятность. Например, у легочных моллюсков половые партнеры функционально идентичны. Для трематод более характерна ситуация, когда половые партнеры попеременно выполняют функции самца и самки. Широкое распространение получил также **последовательный гермафродитизм**, когда гермафродитные особи в течение отдельных временных промежутков продуцируют половые продукты одного типа. Если при этом происходят коренные морфолого-анатомические перестройки организма, то говорят о **субституционном (заместительном) гермафродитизме**. Например, обычный в Черном море морской юнкер (*Coris julis*) в молодом возрасте при длине тела до 8 см имеет развитый яичник. Напротив, все крупные (длиной тела более 15 см) особи являются самцами. Смена пола осуществляется на протяжении жизни одно-

кратно, сопровождаясь деградацией яичников и прогрессивным развитием семенников. Если индивидуумы способны без морфолого-анатомических перестроек попеременно производить гаметы разного типа, то имеет место **временной (хронологический) гермафродитизм** (свойствен некоторым полихетам и другим беспозвоночным).

Детерминация пола у раздельнополых животных осуществляется двумя способами:

- генотипически – пол предопределяется геномом, то есть наследственностью;
- фенотипически – пол предопределяется условиями среды.

У животных известны два механизма генотипической детерминации пола. **Хромосомальный механизм** хорошо известен, так как свойствен дрозofiлам и человеку. У человека и многих млекопитающих женский пол гомогаметен, мужской – гетерогаметен. При нормальном мейозе оба типа мужских гамет образуются с одинаковой частотой, так что в отсутствие селективности при слиянии половых клеток соотношение полов у эмбрионов должно быть равно 1:1.

Дипло-гаплоидный механизм известен у 5 групп насекомых (щетинокхвостоки-чешуйницы, муравьи, особразные, пчелиные, хальциды), а также у некоторых клещей и коловраток. Половые хромосомы у них отсутствуют. Из оплодотворенных яиц развиваются диплоидные самки, из неоплодотворенных – гаплоидные самцы.

При фенотипическом определении пола направление половой дифференциации определяется не генотипом, а каким-либо фактором внешней среды. Классический пример – червь *Bonellia viridis*. Развивающиеся из оплодотворенных яйцеклеток личинки этой эхиуриды индифферентны в половом отношении. Оседая на грунт, они развиваются в самок. Личинки, севшие на воронкообразный собирательный хоботок самки, превращаются в крошечных самцов, обитающих в ее половых путях.

Соотношение полов у зигот получило название *первичного соотношения полов*. При стандартных вариантах детерминации пола и отсутствии селективности в оплодотворяющей способности гамет с разными гетеросомами оно близко к 1:1. *Соотношение полов по окончании эмбрионального развития* получило название *вторичного*. Оно может существенно отличаться от первичного вследствие различной жизнеспособности эмбрионов разного пола, воздействия различных внешних факторов, вплоть до селективного действия паразитов. Так, один из возбудителей заболеваний из числа спирохет пора-

жает только женские эмбрионы дрозофилы. Именно в период эмбриогенеза может происходить фенотипическая детерминация пола, либо его инверсия (передетерминация). У некоторых амфибий пол предопределяется температурными условиями развития икры. У живородящих карпозубых рыб пол может быть инвертирован (изменен на противоположный) под действием гормонов, поступающих из материнского организма.

Соотношение полов половозрелых особей – третичное соотношение полов – может значительно отличаться от первичного и вторичного вследствие различий уровня смертности особей разного пола, а также инверсии пола в онтогенезе. Например, у рыб-чистильщиков в случае гибели самца старшая по иерархии самка гарема меняет свой пол на противоположный.

Половая структура популяции является элементом ее экологической структуры и носит адаптивный характер. У ряда животных отмечаются различия в соотношении полов у потомства в популяциях с разным демографическим статусом. Так, у многих млекопитающих при низкой популяционной плотности соотношение полов у новорожденных отклоняется в пользу самок, что способствует повышению уровня абсолютной рождаемости. У некоторых ос-хальцид при заражении одного хозяина несколькими яйцами из них развиваются самцы, одним яйцом – самка.

Возрастная структура популяций

Любой живой организм существует в пространстве и во времени. Временной фактор играет огромную роль в жизни животных. С возрастом живые существа меняются, изменяются их биологические особенности и требования к среде обитания. Те или иные изменения претерпевает и сама среда обитания. На разных этапах индивидуального развития может осуществляться смена среды обитания, общего уровня интенсивности процессов жизнедеятельности (переход от активного состояния к покою и наоборот), изменение способности и способов передвижения, смена кормовых объектов и даже типа питания. Иногда возрастные изменения, свойственные особям одного вида, оказываются выраженными куда резче, чем межвидовые (бабочки разных видов схожи между собой в большей степени, нежели бабочки и гусеницы одного вида). Наличие существенных возрастных различий может опосредоваться дифференциацией функций по возрастам. Питание и накопление биомассы чаще осуществляются на личи-

ночных стадиях, функции расселения и размножения остаются обычно за взрослыми особями.

Возрастная структура популяций имеет приспособительный характер. Возрастные различия увеличивают возможности освоения дополнительного жизненного пространства, использования дополнительных ресурсов (малая рыба питается планктоном, средняя – мелкими организмами, крупная – рыбой) и страхуют от неблагоприятного воздействия малопредсказуемых резких изменений среды обитания. Определяют возрастную структуру популяции видоспецифичные и индивидуальные биологические особенности животных, модифицирует воздействие экологических факторов.

Внутри популяции как правило имеется некоторое количество группировок, выделяющихся по хронологическому, временному критерию – это поколения, приплоды и возрастные группы.

Поколение (генерация) – это непосредственное потомство особей, родившихся на протяжении репродуктивного периода. Продолжительность поколения у эндотермных животных равна репродуктивному возрасту животных для данной популяции.

Приплод (эквивалент у растений – посев) – одновременно родившиеся потомки определенной группы особей. При многократном размножении одна группа особей может иметь несколько приплодов.

Помет это приплод одной самки у живородящих животных.

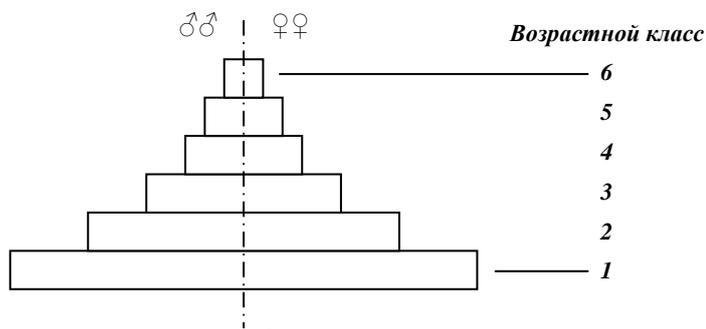
Возрастная группа – группа особей одинакового возраста, астрономического или физиологического.

Обычно под возрастными группами на практике подразумевают **возрастные когорты** – группы особей, родившихся в течение одного непродолжительного промежутка времени. У долгоживущих животных для удобства оперирования данными могут быть выделены более крупные группировки – **возрастные классы** (например, объединяющие сеголеток, двухлеток, трехлеток и т.д., либо особей в возрасте до 5 лет, от 6 до 10, от 11 до 15 лет и т.д.).

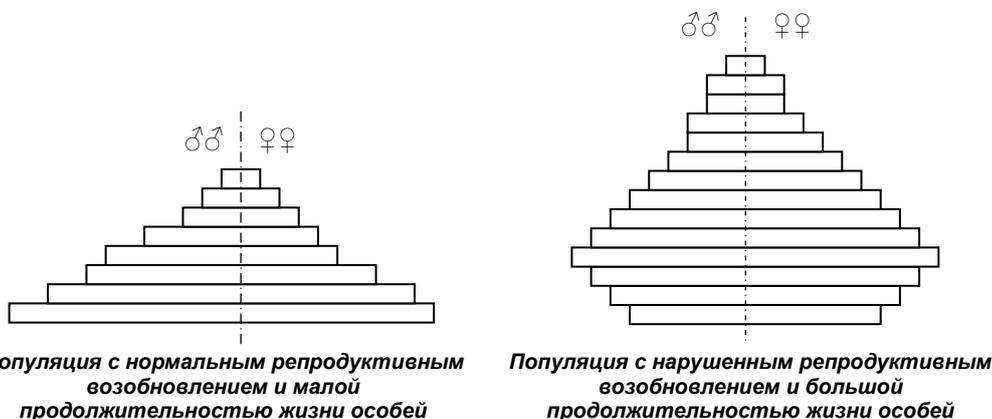
Возрастная структура популяции может быть выражена через:

- 1) соотношение групп особей разного абсолютного возраста («возрастные пирамиды»);
- 2) соотношение разных поколений, приплодов и возрастных групп;
- 3) соотношение предрепродукционного, репродукционного и пострепродукционного периодов;
- 4) характеристики роста и различия особей.

Если исключить короткоживущие виды с однократным размножением, обычно в популяциях доля более молодых особей всегда больше, чем последующего (старшего) возрастного класса. Дифференцированную по возрастам смертность особей в популяции отражают **возрастные пирамиды**, прекрасно характеризую тенденции динамики численности. Свое название они получили вследствие пирамидальной формы классических горизонтальных столбчатых диаграмм, отражающих относительный вклад особей разных возрастных классов в популяциях. В случае раздельнополых животных вертикальная ось может служить разделителем половых групп внутри возрастного класса:



Возрастные пирамиды с дифференциацией данных по полам позволяют одновременно отразить и возрастную, и половую структуру популяции. Они часто используются при анализе демографических тенденций.



В зависимости от видовой специфики возможные различные варианты возрастной структуры популяций. Во-первых, все особи могут принадлежать к одной генерации. Такая ситуация имеет место у относительно короткоживущих и однократно размножающихся животных. Особи при этом имеют примерно одинаковый возраст, то есть принадлежат к одной возрастной когорте и практически одновременно проходят очередные этапы биологического цикла. Более того, по-

коление может состоять из одного приплода. Примером могут служить многие насекомые, в частности большинство наших прямокрылых (саранчовые и кузнечики). Зимуют у них яйца, отложенные самкой в почву осенью предыдущего года. Весной из них отрождаются личинки первого возраста, которые растут и затем линяют, и так до появления взрослых насекомых в конце лета. Несмотря на различия в микроклиматических условиях, линьки в разных местообитаниях происходят довольно дружно, за неделю – две. Последняя линька окончательно выравнивает возрастную структуру, устраняя возникший по внешним причинам разброс. Отложившие яйца имаго неспособны пережить зиму и с наступлением холодов погибают. Аналогичная структура популяций свойственна многим чешуекрылым, жукам, клопам, стрекозам, имеющим одно поколение в году и размножающимся однократно. Период размножения и сроки продолжения отдельных этапов индивидуального развития у таких видов, как правило, имеют сезонную приуроченность (вовсе необязательно, чтобы зимовали непременно яйца). Численность подобных популяций обычно крайне неустойчива – критические для данной возрастной категории параметры среды оказываются критическими для всей популяции, что может повлечь ее вымирание.

Виды, у которых различные генерации сосуществуют во времени можно разделить на две категории:

- с однократным размножением особей;
- с многократным размножением особей.

В природе редко бывают правила без исключений: у некоторых видов либо популяций часть особей размножается однократно, часть – многократно. Например, у байкальской большой голомянки (*Comephorus baicalensis*) после первого икрометания гибнет большинство самок, у малой (*Comephorus dybowski*) – лишь небольшой процент ослабленных особей; у некоторых проходных лососевых мелкие самцы после участия в размножении не погибают, а скатываются в море для нагула.

Типичными представителями животных с однократным размножением особей являются проходные лососевые, хрущи, шелкоуны и многие другие насекомые. У майских хрущей вскоре после спаривания и откладки яиц в мае – июне жуки погибают, то есть данное поколение полностью вымирает. Отрождающиеся личинки будут развиваться 4 года. Параллельно в одной генерации сосуществуют 4 генерации («колена»), и каждая последующая появилась годом позже

предыдущей. Поколение опять же состоит из особей одного приплода. Возрастные группы здесь разделены четким интервалом. Они могут существенно различаться по численности (например, вследствие крайне неблагоприятных погодных условий в период лета особей родительского поколения). В случае полного вымирания одного из поколений (например, вследствие массированного применения инсектицидов против имаго), пробел в последовательности поколений через какое-то время будет устранен за счет особей, закончивших личиночное развитие досрочно либо затянувших его сверх стандартного срока. В эксперименте при особо благоприятных условиях хрущи способны завершить развитие за год – полтора, в Южной Европе обычна трехлетняя продолжительность генераций, у нас – 4–5-летняя (в зависимости от конкретных условий существования), а в эксперименте личиночная стадия может затягиваться до 9–12 лет. У *Magicalicada*, почвообитающие личинки которых развиваются 8, 13, 17 лет, зачастую регистрируются полное выпадение некоторых колен. На побережье Северной Америки массовое появление имаго одной из певчих цикад наблюдается раз в 17 лет, так как в популяциях присутствует лишь одно из 17 возможных колен.

Более сложная картина складывается у короткоживущих видов, когда за год успевает смениться несколько генераций. В простейшем случае за год успевает развиться фиксированное число поколений. Вид при этом будет носить название **облигатно поливольтинного**. Например, пестрокрыльница (*Araschia levana*) у нас облигатно бивольтинна. Весной летают бабочки с черно-желтовато-оранжевым рисунком, летом – с черно-белым рисунком. Гусеницы отрождаются на крапиве в июне или осенью, зимуют только куколки. То обстоятельство, что зимовать способны исключительно куколки, выравнивает возрастную структуру популяции.

Следующая ступень усложнения наблюдается при наличии возможности развития дополнительных поколений. Например, клеверная совка (*Discestra trifolii*) на юге Беларуси факультативно тривольтинна, то есть ежегодно развивается как минимум 2 поколения, а в особенно благоприятные по температурным условиям годы – и дополнительное третье. Как правило, в размножении в дополнительные сроки принимают участие далеко не все особи. Это страхует популяцию от неожиданных изменений условий существования, предупреждая ее вымирание. У семиточечной коровки всегда некоторая доля особей первой генерации впадает в летнюю диапаузу (эстивацию).

Остальные продолжают размножаться, пока это им позволяют климатические условия и пищевые ресурсы. Поскольку перенести зиму способны только жуки, эти диапаузирующие особи составляют некоторый резерв, страхующий популяцию на случай, если продолжающие размножаться насекомые будут застигнуты осенними холодами на иной стадии развития. В описанных примерах зимовать могут только насекомые, находящиеся лишь на одной определенной стадии развития. В результате устранения особей, находящихся на иных стадиях развития, возрастная структура популяции выравнивается и упрощается. В следующий сезон в размножении примут участие особи последних двух поколений одновременно.

Наконец, некоторые насекомые могут успешно зимовать на разных стадиях развития. В частности, у совки-гаммы (*Autographa gamma*) зимуют гусеницы старших возрастов и куколки. В южной половине Беларуси совка-гамма факультативно тривольтинна. В результате в теплое время года могут одновременно встречаться особи всех стадий развития, принадлежащие к разным поколениям.

У некоторых насекомых (например, у крупных жуков-коровок, некоторых бабочек-нимфалид) в популяциях в том или ином числе могут присутствовать неоднократно (дважды и даже трижды) зимовавшие особи, которые принимают, либо не принимают участие в размножении (самцы чаще принимают, самки – нет).

У большинства землероек-бурозубок (*Sorex*) перезимовавшие взрослые особи дают 2–3 приплода и вымирают. Осенью популяция состоит из неполовозрелых сеголеток. Поколение в этом случае состоит из особей разных приплодов.

У мышевидных грызунов размножение в зимний период обычно прекращается. Весною их популяции состоят из взрослых особей прошлого года рождения. За сезон самки успевают дать до 5–7 помётов (в зависимости от вида и конкретных условий обитания). Первые сеголетки достигают половозрелости ко времени появления детенышей третьего–четвертого приплодов. К осени в размножении принимают участие, зачастую скрещиваясь между собой, особи двух и более поколений. Таким образом, осенний приплод составляют особи одной возрастной группы, но как минимум двух поколений. В зиму уходят разновозрастные сеголетки, так как старшие вымирают.

Еще более сложна возрастная структура популяций у долгоживущих и многократно размножающихся животных. У благородного оленя популяции включают особей более 10 возрастных когорт (мак-

симальная продолжительность жизни у этого вида – 16 лет). Самки начинают телиться на четвертом году жизни, а несколько последних лет жизни остаются яловыми. Родительские пары могут составлять особи различных возрастных групп и поколений. Индийские слоны достигают половой зрелости к 8–12 годам, а живут до 60–70 лет. В среднем самки рожают по одному слоненку раз в 4 года. В стадах разновозрастные взрослые составляют приблизительно 4/5, молодежь – 1/5 от общего числа особей. Возрастная структура и уровень численности таких животных, как правило, весьма стабильны.

Соотношение пререпродуктивного, репродуктивного и пострепродуктивного периодов у разных животных может быть самым разным. Определяется оно как биологическими особенностями, так и условиями жизни. Непропорционально огромен **пререпродуктивный период** у поденок, личинки которых затрачивают на свое развитие годы, линяя десятки раз. **Репродукционный период**, напротив, составляет порой лишь десятки, а то и несколько часов. У крестоцветных белянок пререпродуктивный период составляет 80–90% от общей продолжительности жизни, а **пострепродуктивный** – отсутствует. Самки бабочек-волнянок часто погибают прямо над кладкой. Относительно короткий, около 3–5 % общей продолжительности жизни (а в действительности немалый, поскольку живут они по несколько лет) пострепродуктивный имеется у синантропных тараканов. Продолжительным пострепродуктивным периодом располагает перелетная саранча (пререпродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный периоды составляют 50 %, 20 %, 30 % от общей продолжительности жизни), многие нимфалиды (30 %, 45 %, 25 %), крысы-пасюки (30 %, 25 %, 45 %). Отдельные экземпляры бабочек-репейниц, перезимовав и отложив яйца весной, доживают до глубокой осени и даже успешно зимуют второй раз. Относительно продолжителен репродуктивный период у прыткой ящерицы (15 %, 75 %, 10 %) и многих амфибий.

Как общая продолжительность жизни, так и соотношение рассматриваемых периодов может сильно различаться от популяции к популяции. Максимальный возраст сельди балтийских и беломорских популяций составляет 10–12 лет, в исландской – 25 лет. Средняя продолжительность жизни самцов зеленой жабы в условиях Голландии составляет 3 года, в Швейцарии – 7 лет, максимальная – 4 года и 10 лет, соответственно. В прибалтийских регионах Швеции более 50 % самок лося достигает половой зрелости уже на первом году

жизни, во внутренних равнинных областях – около 8%, в горных районах – лишь 1–2 %.

Индивидуальное развитие многих животных можно разделить на то или иное число этапов. У млекопитающих это:

- период эмбрионального развития;
- ювенильный период;
- имматурный (собственно репродуктивный) период;
- сенильный (пострепродуктивный) период.

Соотношение численности особей, находящихся на соответствующих этапах индивидуального развития, является одним из аспектов возрастной структуры популяций млекопитающих.

Еще больше возрастных группировок может сосуществовать в популяциях животных, имеющих личиночные и куколочную стадии. У насекомых с полным превращением можно выделить следующие периоды:

- эмбрионального развития;
- постэмбрионального развития, в том числе:
 - период развития личинки;
 - период развития куколки;
- взрослой жизни:
 - имагинальный пререпродуктивный период;
 - репродуктивный период;
 - пострепродуктивный период.

У поденок ситуация усложняется существованием двух имагинальных стадий – неполовозрелой **субимаго** и половозрелой **имаго**. У ряда насекомых (жуки-нарывники, сетчатокрылые-мантиды, веерокрылые) имеет место **гиперморфоз**, когда личиночные стадии различаются по морфологии и образу жизни.

Возрастная структура может значительно усложняться, если имеет место **факультативная неотения** (саламандры, амбистомы) либо **педогенез** (личинки галлиц).

К эндотермным животным, индивидуальное развитие которых в малой степени определяется климатическими условиями, приложимо понятие **репродуктивного возраста** – это возрастной отрезок (в астрономическом времени), когда индивидуумы принимают участие в размножении.

Анализ возрастной структуры позволяет оценить состояние популяции и делать некоторые прогнозы на будущее. Длительно размножающуюся часть популяции принято называть **запасом**. От его

размера зависят возможности восстановления численности. *Та часть молодых особей, которая, достигая половой зрелости, увеличивает запас, – называется ежегодным (годовым) пополнением популяции.* У видов с единовременным существованием единственной генерации запас фактически отсутствует, а размножение осуществляется исключительно пополнением. Сложная возрастная структура обеспечивает наличие существенного запаса и регулярного пополнения. При природопользовании из популяций со стабильным большим ежегодным пополнением можно изъять значительное количество особей без серьезной угрозы подрыва ее численности. Чем сложнее структура популяции, больше стандартная величина запаса и меньше величина пополнения, – тем меньше особей можно изъять без риска. Например, у горбуши, нерестящейся на втором году жизни, можно отлавливать 50–60 % идущих на нерест особей. Кета имеет более сложную возрастную структуру популяции, более продолжительный период созревания, и вылов более 30 % нерестящихся особей может существенно подорвать популяцию.

Пространственная структура популяций

Как следует из определения популяции, она занимает некоторое пространство. *Пространственная структура популяции отражает распределение в нем составляющих популяцию особей и групп особей.*

Особи могут размещаться:

- случайно;
- равномерно (регулярно);
- агрегированно, т.е. группами (неравномерно и неслучайно).

В свою очередь, группы могут размещаться:

- случайно;
- агрегированно.

Неравномерность распределения особей объясняется вариабельностью характеристик среды.

Случайное распределение встречается редко, когда среда крайне монотонна (равномерна), конкуренция между особями не актуальна, а групповые формы поведения не выражены. Так, регистрировалось случайное распределение неколонизальных тлей *Eucseraphis pinctipennis* на листьях березы, моллюсков *Mulinia lateralis* и взрослых *Gemma getta* на илистых отмелях. Случайно распределение на выровненных участках степи бродячих охотников – пауков-волков

Lucosa. В отсутствие хищников данный тип распределения особей демонстрируют на дне небольших водоемов личинок поденок.

Равномерное распределение встречается у животных очень редко, в основном у малоподвижных и сидячих форм на выровненных по условиям участках. Оно соответствует размещению растений при квадратно-гнездовом способе посадки саженцев и рассады сельскохозяйственных и иных культур. Некоторые водные животные для предупреждения локальной перенаселенности регулируют расстояния между особями с помощью химической коммуникации. Например, личинки асцидий и морских желудей выбирают места прикрепления так, что зачастую индивидуумы оказываются равноудаленными от сородичей.

подавляющее большинство животных демонстрируют **агрегированное пространственное распределение**, то есть группируются тем или иным образом. Размеры и другие параметры существующих пространственных группировок могут быть различными. В каждом конкретном случае тип распределения в занимаемом пространстве оказывается приспособительным, позволяющим по возможности оптимально использовать ресурсы.

Агрегирование может происходить:

1) вследствие локальных различий в местообитаниях (концентрация влаголюбивых беспозвоночных на северной, а солнцелюбивых – южной стороне ствола дерева одиночно стоящего дерева);

2) под влиянием суточных и сезонных изменений условий внешней среды (образование стай у перелетных птиц весной и осенью и их рассеяние в период размножения; концентрация геолиофильных мух на освещенных солнцем поверхностях днем и рассеяние к ночи);

3) в связи с процессами размножения (ласточки-береговушки в период размножения образуют колониальные поселения; бакланы и некоторые другие водоплавающие птицы образуют колонии, в иное время года агрегации не очевидны; у ряда насекомых – комаров, хрущей, пустынных тараканов, поденок и др. – наблюдаются брачные скопления – рои; многие карпообразные и многие другие рыбы нерестятся стайно);

4) в результате социального поведения, то есть специфического поведения в отношении особей своего вида, и социальных связей (образование стай, стад, смешанных социальных групп).

С одной стороны, агрегация может усиливать конкуренцию между особями за ресурсы и пространство, но зачастую это компенсируется

повышением жизнеспособности группы, имеющей большие возможности для своей защиты, обнаружения пищи, преобразования микро-местообитания и модификации микроклимата. У разных видов животных и в различных условиях степень агрегации и уровень плотности, при которых обеспечено процветание популяции, различны. В большинстве случаев имеется оптимальный диапазон, за пределами которого данные факторы оказывают уже отрицательное влияние. Данная закономерность известна как **принцип Олли**. Например, при слишком низкой численности особей пчелиная семья испытывает недостаток в работниках, оказывается невозможным поддерживать в гнезде (улье) нужную температуру. Слишком высокая численность ведет к трудностям в коммуникации, приходится тратить энергию на вентиляцию жилища, в гнезде явно не хватает места, скученность ведет к повышению агрессивности особей, пчелы все больше пребывают в состоянии повышенной возбужденности.

По типу использования пространства все подвижные животные делятся на 2 группы – оседлых и кочевых.

Оседлые животные используют на протяжении всей своей жизни довольно ограниченный, локальный участок пространства. Его величина может варьировать в зависимости от:

- пола (у семейной группы тигров самец контролирует территорию порядка 50 000 га, тогда как самки – лишь 10 000 га);
- возраста (у старых особей выдр территориальный участок зачастую обширнее, чем у молодых)
- конкретных условий обитания животных (например, средний радиус охотничьего участка у лесной куницы на Кольском Севере – 2,5 км, Российском Нечерноземье – 1,4 км, Черноземье – 1,1 км, Северном Кавказе – 0,56 км).

Установление показателей, количественно характеризующих индивидуальные участки, на практике довольно затруднительно. Иногда вычисляют среднее расстояние между наиболее удаленными закартированными точками регистрации животных, помеченных тем или иным способом. Однако корректнее использовать среднее расстояние распространения, представляющее собой среднее расстояние между местом рождения и местами регистрации животного. С эволюционно-генетической точки зрения важно оценить расстояние, на которое, условно говоря, распространяются гаметы. Поэтому был введен показатель **радиуса репродуктивной активности**, под которым понимается расстояние между местом рождения и местом размножения

95 % особей данного поколения. Так, для мелкой бабочки-шашечницы и живородящей ящерицы он составляет всего 135–140 м, зяблика – 2 км, березовой пяденицы и самцов глухаря – 5–6 км, тетерева – 27 км, лисицы – 100 км, волка – 190 км, соболя и болотного луня – 200 км, песца – 250 км, черного коршуна и пустельги – 1000 км, лысухи – 1670 км. Что касается человека, в прошлом в сельских районах в Западной Европе он составлял 10–15 км.

Оседлость дает животным очевидные преимущества хорошего знакомства с местностью, что позволяет эффективнее использовать убежища, кормовые ресурсы, создавать запасы, систему коммуникаций и т.д. Экспериментально было доказано, что местные мыши гораздо успешнее спасались в амбаре от совы, чем только что подсаженные. У многих животных проявляется феномен **хоминга** (чувства дома). При опасности, при попадании в незнакомую ситуацию, на чужую территорию они стремятся вернуться на свой участок, укрыться в своем жилище. Именно на этом основана работа голубиной почты.

Как правило, территориальный участок можно разделить на несколько функциональных частей. Обычно можно выделить участок пребывания, где располагается жилище (гнездо, нора, домик и т.п.), логово, охотничьи угодья, и остальную территорию, представляющую собой, так сказать, «экономическую зону». Например, у пауков-охотников, патрулирующих по поверхности почвы, индивидуальные участки оказались намного крупнее разумного оптимума, и вся контролируемая индивидуумом территория облавливалась лишь во времена крайней бескормицы. Наличием запасных территорий пауки страхуют себя от последствий оседлой жизни, которые заключаются в возможности локального исчерпания ресурсов на занимаемом участке.

У разных животных могут охраняться или контролироваться иным образом различные участки территории и расположенные на ней объекты. Например, у птиц может охраняться:

- весь участок, где происходит кормление, спаривание и выведение птенцов (мухоловки);
- участок, где происходит спаривание и выведение птенцов, но не кормление (скворцы, некоторые зерноядные воробьиные);
- только участок, где происходит спаривание (рябчики, дрофа-джек);
- только гнездо (колониальные виды птиц);

- участки, непосредственно не связанные с размножением (у дневных хищных птиц – господствующие над окрестностями возвышения).

У некоторых животных территориальные участки закрепляются за особями или парами только на период размножения (большинство птиц), у других – на всю жизнь (крупные хищные млекопитающие).

У мышей обычно есть несколько часто посещаемых участков, соединенных между собой постоянными переходами. Зверьки покидают их редко. Однако в репродуктивный период половозрелые самцы посещают гораздо более обширные сопредельные территории в радиусе до 1 км и более. Белки кроме основного гайна имеют и запасные для переживания непогоды, избегания хищников и т.п., а также специальные кладовые.

В целом у оседлых видов можно выделить 4 типа пространственной структуры популяций, обусловленные неоднородностью среды:

1) **диффузный тип** имеет место при выровненной среде обитания (тушканчики в пустыне, малые суслики в степях, фоновые виды жуков-жужелиц на посевах зерновых культур);

2) **мозаичный тип** (обитатели кочек на верховых болотах);

3) **пульсирующий тип** свойственен видам с резкими колебаниями численности, когда диффузное распределение сменяется мозаичным, а мозаичное – диффузным (влаголюбивые ногохвостки и панцирные клещи после дождей заселяют всю подстилку под пологом светлого леса, а в засушливый период концентрируются в подстилке с северной стороны стволов крупных деревьев);

4) **циклический, или переложный** предполагает попеременное использование территории в течение года (копытные и обский лемминг зиму проводят на возвышенных участках, а летом перемещаются пониже).

Сезонные миграции приводят к тому, что попеременно используются разные, нередко крайне удаленные участки территории либо акватории. Например, табуны зебр в Серенгети кочуют на расстояния 400–600 км в сухой сезон и 300–400 км – во влажный. Многие перелетные птицы весьма консервативны, проводя лето и зиму в строго определенных местах. В этом случае имеет место функциональная дифференциация территории, когда на одной части происходит размножение, в другой – нагуливание. У многих мигрирующих птиц репродуктивный и трофический ареалы могут даже не соприкасаться. У проходных лососевых репродуктивный ареал включает речные аква-

тории, трофический – морские. Осложняет подобное разграничение ситуация, когда спаривание происходит еще на территории исходно трофического ареала (некоторые летучие мыши, белые гуси спариваются на зимовках).

Виды с циклическим типом пространственной структуры по сути дела являются переходными от оседлых к кочевым. Кочевой образ жизни позволяет меньше зависеть от кормовых ресурсов, но более опасен, поскольку повышает вероятность гибели от хищников. Группами (стаями, стадами) кочевать оказывается безопаснее, обычно животные так и поступают (исключение с оставляют практически не имеющие естественных врагов крупные акулы). Индивидуальные территориальные участки при этом отсутствуют. Важную роль приобретает коммуникация между особями, ориентация на соседей. Кочевой образ жизни ведут зебры, многие антилопы, атлантические сельди, клесты и многие другие животные.

Этологическая структура популяций

Этологическая (поведенческая) структура популяции определяется тем, какой образ жизни свойственен виду – одиночный или групповой. *Этологическая структура предполагает структурирование, группирование особей и их групп по особенностям поведения и включает систему взаимоотношений между особями.*

При **одиночном образе жизни** животные в популяции обособлены и практически независимы друг от друга. Крайняя степень проявления этой тенденции наблюдается у видов с бесполом размножением, никогда не образующих колоний. Практически отсутствуют связи между отдельными особями у сидячих водных животных с наружным оплодотворением (актинии). Ведущие одиночный образ жизни животные могут образовывать временные скопления, например, зимовочные (бабочки-крапивницы на потолке и стенах чердаков, рыбы в донных ямах), либо нерестовые (косяки рыб, скопления полихет).

При групповом образе жизни группировки образуются вследствие формирования относительно устойчивых связей между особями. Выделяются две тенденции формирования и укрепления таких связей:

1) **Усиление связей между особями альтернативного пола**, обеспечиваемое брачным поведением, приводит к формированию объединений половых партнеров: брачных пар (большинство воробьиных птиц), гаремов (лежбищные ластоногие, кашалоты, мартышки-гусары и др.), общинных полукolonий (южноамериканские ку-

кушки-личинкоеды *Crotophaga ani*, которые строят общие гнезда и насиживают в них яйца попеременно).

2) Усиление связей между особями разных поколений ведет к формированию семейных группировок, которые могут быть:

- отцовского типа (лабиринтовые рыбы, колюшки, морские коньки, африканские страусы, многие куньи);
- материнского типа (речные раки, пауки, общественные перепончатокрылые, многоножки);
- смешанного типа (рыбы-скалярии, многие птенцовые птицы).

Другим направлением группирования особей является формирование колоний, стай и стад.

Колонии – это групповые поселения оседлых животных. В колонии за счет химической коммуникации может достигаться синхронизация сроков размножения животных (усоногие раки), колонии служат для коллективной защиты от врагов и обмена информацией (колониальные птицы). Колонии могут создаваться из родственных либо неродственных особей. У сурков и пищух при высокой популяционной плотности формируются колонии семейного типа, при низкой – смешанного, объединяющие как родственных, так и неродственных особей.

Стаи – временные объединения мобильных животных, проявляющие биологически полезную организованность действий. Стаи служат для облегчения защиты от врагов, добычи пищи и миграции. По способу внутригрупповой координации различают два варианта стай:

- стаи с лидерами (многие птицы и млекопитающие);
- стаи, в которых особи эквипотенциальны (акулы при стайной добыче пищи, косяки рыб во время нерестовых миграций).

В стаи животные объединяются для выполнения определенных функций, основная из которых – защита от врагов: множество индивидуальных сенсорно-перцептивных систем обеспечивают лучший контроль за окружающим пространством, коллективная сигнализация более эффективна, впечатляющие размеры скопления и его движения могут дезинформировать врага, а хаотичные движения особей оказывают дезориентирующее действие при выборе хищником жертв. Например, многие рыбы образуют эквипотенциальные стаи с ориентацией на соседей и подражанием им. В свою очередь хищники (некоторые акулы, дельфины, волки) могут объединяться в стаи для групповой охоты.

Стада – более или менее постоянные объединения особей, в которых осуществляются все или большинство их жизненных функций. Стаду свойственны признаки сложно организованного сообщества:

- сложная система коммуникации;
- разделение функций между особями;
- когезия (стремление к пространственному агрегированию особей);
- постоянство состава;
- явление отторжения чужаков.

Основу социального поведения животных в одновидовых сообществах составляют взаимоотношения доминирования/подчинения, основанные на индивидуальных различиях между особями. Эти взаимоотношения могут быть организованными иерархически, либо иным образом. У рыб иногда наблюдаются кольцевые схемы соподчинения: первая особь доминирует над второй, вторая – над третьей, а третья – над первой. Линейная иерархическая схема предполагает последовательное соподчинение особей, – такая структура характерна для брачных пар куриных с выводком птенцов. Более распространены разветвленные иерархические схемы доминирования, когда внутри сообщества существуют более-менее постоянные группировки особей, имеющие собственную систему социальных связей, встроенную в общую иерархическую систему. Биологический смысл существования иерархических структур доминирования в сообществах состоит в обеспечении согласованности поведения, выгодной всем или большинству особей одновидового сообщества.

В русскоязычной экологической литературе принято различать лидеров и вожаков-доминантов. Временным (ситуационным) лидером может быть птица, первой увидевшая хищника и с криком тревоги поднявшаяся на крыло, либо малек, свернувший в сторону и увлекший за собой других особей рыбьей стайки. Постоянными лидерами у слонов и северных оленей обычно являются старые самки, нередко на пострепродуктивном периоде жизни. Благодаря лидерству, их опытом могут воспользоваться все члены группировки. При этом лидер не получает прямых преимуществ от своего положения. Вожак-доминант, напротив, имеет явные преимущества при распределении ресурсов или участии в репродукции и активно поддерживает иерархическую структуру группировки.

Выше рассмотрены лишь основные аспекты этологической структуры популяций. У животных существуют самые разнообразные по

своей структуре внутривидовые группировки, в основе формирования которых лежит социальное поведение, – от коротко- временно существующих брачных пар и семейных групп до сложно структурированных, иерархически организованных групп или диффузных сообществ.

ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ

Все обитающие на Земле живые организмы находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и абиотическими компонентами среды обитания. Комплексы совместно обитающих организмов интегрированы между собой и неживой средой потоками вещества и энергии, образуя открытые системы – экосистемы. Абстрагированная от внешних связей экосистема носит название **биогеоценоза**. Его биотическая компонента – биоценоз – зачастую имеет сложную структуру, которая обеспечена биоценозическими связями, включая различные межвидовые взаимодействия.

Структура биоценозов

Биоценозами (от греческих *биос* – жизнь и *ценоз* – общий) называются группировки совместно обитающих (сожительствовающих) и взаимосвязанных организмов. Иногда с теми или иными целями из биоценозов вычленивают искусственные группировки организмов – зооценозы (все животные данного сообщества), паразитоценозы (все паразиты), энтомоценозы (все насекомые), орнитоценозы (все птицы данного сообщества) и т.д.

Вся совокупность воздействий на живой организм со стороны других организмов биоценоза рассматривается как действие биотических факторов среды. Непосредственное живое окружение организма составляет его **биоценозическую среду**.

Размеры биоценозов могут быть различными, внутри системы можно выделять более мелкие системы, пусть и с достаточно расплывчатыми границами. В результате выстраивается иерархия сообществ живых организмов, – от глобальных (биоценоз тропических лесов планеты) до локальных биоценозов отдельной лужицы, лишайниковой подушки на конкретном валуне или источенного мицетофагами плодового тела шляпочного гриба.

Биоценозы всегда характеризуются той или иной степенью внутренней структурированности, которая неизбежно затрагивает их животную компоненту.

Таксономическая структура биоценоза подразумевает прежде всего видовой состав живых организмов и их количественное участие в сообществе. Видовое разнообразие (видовое богатство) во многом зависит от возраста биоценоза. Наиболее старые экосистемы Земли – влажные тропические леса и коралловые рифы. Наиболее бедны видами животных агробиоценозы.

На основе данных о таксономической структуре естественного биоценоза можно сделать некоторые выводы об условиях существования живых организмов на основании **правила соотношения числа видов и числа особей**: *в благоприятных условиях высоко число видов, но каждый из них представлен относительно небольшим числом особей; в неблагоприятных условиях это соотношение меняется на обратное.* Графическое отображение этого соотношения носит название **кривой Раункиера**.

Экологическая структура фиксирует представительство в биоценозе животных разных жизненных форм и разных функциональных групп, занимающих различные **экониши**. *Экониша – это положение вида, которое он занимает в биоценозе, весь комплекс его биоценологических связей и требований к среде обитания.* Виды, занимающие аналогичное, либо близкое положение, называются **экологическими аналогами**, либо **эквивалентами**. Полных экологических аналогов не бывает, часто экологические аналоги выделяются по одному или немногим факторам, например, по параметрам питания (например, паутинные клещи и цикадки подсемейства *Typhlocybinae* одинаковым образом опустошают содержимое клеток эпидермиса растений; экологическими аналогами являются настоящие кроты Евразии и сумчатые кроты Австралии).

Пространственно-временная структурированность биоценоза имеет много аспектов:

- вертикальная (стратификационная) структурированность проявляется в ярусности растительного покрова и размещения там животных, вертикальной зональности водного пространства, профильности почвы;
- горизонтальная (зональная) структурированность выражается в горизонтальной разобщенности организмов и их группировок и проявляется, например, в высотной поясности в горах; в дифферен-

циации литоральной и собственно береговой зон водоема и соответствующем распределении населяющих их животных; неравномерном размещении на территории верховых болот обитателей кочек и т.п.

Другими аспектами пространственно-временной структурированности биоценозов являются:

- периодичность активности, которая проявляется в наличии ночного и дневного спектров активных форм (ласточки кормятся насекомыми – днем, козодои – в сумерках, летучие мыши – ночью).
- структура пищевых сетей;
- репродуктивные ассоциации: клоны животных, размножающихся бесполом путем, родительские пары и семейные группы;
- социальные структуры: колонии, стаи, стада и другие объединения особей;
- система биотических связей между популяциями.

Биотические связи и межвидовые популяционные взаимодействия

Между компонентами биоценоза существует множество прямых и косвенных связей, определяющих его структуру и направление потоков вещества и энергии. Профессор В. Н. Беклемишев предложил дифференцировать четыре основных типа биоценологических связей, определяющих положение вида в биоценозе.

Трофические связи предполагают питание животных одного вида живыми или мертвыми особями другого. Если один вид животных оказывает влияние на доступность кормовых ресурсов для другого вида, между ними существует косвенная трофическая связь (например, пасущийся скот концентрирует вокруг себя кровососущих насекомых, что облегчает их добычу некоторыми птицами).

Топические связи предполагают создание одним видом условий для обитания другого вида организмов (кожа китообразных служит субстратом для поселения морскими желудями; норы мышевидных грызунов заселяют шмели, колонии кораллов служат местом обитания множества животных).

Фабрические связи существуют между животными, использующими продукты жизнедеятельности другого вида (раки-отшельники, использующие для поселения раковины брюхоногих моллюсков; птицы, строящие гнезда из шерсти или пуха других животных; личинки ручейников, включающие в стенки домика раковины моллюсков).

Форические связи выражаются в участии одного вида животных в распространении особей другого вида организмов. Явление переноса животными спор, пыльцы, семян и плодов растений носит название **зоохории**. Покоящиеся яйца (эфиппии) дафний цепляются за перьевой покров, а икра земноводных прилипает к конечностям водоплавающих птиц, в результате чего они могут быть перенесены в другой водоем. Транспортировку на теле мелких животных называют **форезией**. Особенно распространено это явление среди различных групп клещей (уропод, гамазовых и тироглифоидных). Их можно обнаружить на нижней поверхности тела и конечностях большинство экзопляров жуков-навозников и могильщиков. Подобное приспособление позволяет этим мелким членистоногим использовать удаленные ресурсы и заселять новые местообитания.

Нередко биотические связи имеют комплексный характер, а анализ позволяет вычленить из них отдельные составляющие. Например, обитающие в шерстяном покрове млекопитающих блохи связаны с хозяевами трофическими и топическими связями, а точащие ходы в перье птиц клещи – трофическими и фабрическими. Потребители экскрементов ленивцев, которые поселяются прямо в прямой кишке этих медлительных животных, связаны с ними фабрическими, топическими и форическими связями одновременно.

При совместном существовании животные разных видов могут оказывать друг на друга различные воздействия. Влияние может быть как положительным, так и отрицательным, как обоюдным, так и односторонним. С учетом характера взаимоотношений выделяют различные формы взаимодействия между видами.

Конкуренция – единственная форма межвидовых отношений, отрицательно сказывающаяся на обеих взаимодействующих сторонах. Возникает она при сосуществовании видов со сходными требованиями к условиям среды, использующих одни и те же ресурсы. Присутствие другого вида сокращает ресурсную базу, поэтому за имеющиеся ресурсы приходится соперничать.

Конкуренция – отрицательные межпопуляционные взаимодействия, возникающие вследствие ограниченности ресурса(ов). Выражается в снижении выживаемости, плодовитости и скорости популяционного роста в результате использования ресурса или непосредственного взаимодействия с особями другого вида. Межвидовую конкуренцию можно разделить на два основные формы. При активной форме конкуренции (**интерференция**) животные непосредствен-

но (механически или химически) препятствуют нормальной жизнедеятельности особей конкурирующего вида. Такое соперничество может принимать жесткие формы, например, физическое истребление особей другого вида. Например, более крупные и энергичные американские норки нападают на не столь агрессивных и более слабых европейских норок и прогоняют их со своих территориальных участков, а иногда и загрызают их. Иногда имеют место так называемые **аллелохимические взаимодействия**, когда для подавления других видов используются химические вещества. Некоторые губки и асцидии выделяют вещества, которые губительно действуют на оседающих личинок других видов. При пассивной форме конкуренции (**эксплуатация**) особи взаимодействуют косвенно, через ресурс (уменьшение количества или снижение качества). Пассивная конкуренция не предполагает физического устранения соперника, он постепенно вытесняется вследствие меньшей эффективности в соревновании за наиболее интенсивную и полную эксплуатацию ресурсов. Например, в условиях Беларуси ранней весной барсуки питаются почти исключительно падалью. Енотовидные собаки просыпаются гораздо раньше барсуков и к моменту их выхода из нор утилизируют практически все имеющиеся ресурсы падали, а затем переходят на другие корма. Барсуки лишаются кормовых ресурсов в критичный для выживания период, и это отрицательно сказывается на их выживаемости.

В основе подобных взаимодействий лежит **принцип конкурентного исключения**, сформулированный академиком Г. В. Гаузе: *два вида, имеющие сходные требования к условиям существования, не могут совместно сосуществовать в течение длительного времени*. Разные виды не могут быть абсолютно идентичными по своим требованиям к окружающей среде и по потребностям в ресурсах. Вид, у которого обнаруживается хоть малейшее преимущество перед другим в конкретных условиях обитания, рано или поздно одержит первенство. В разных условиях результаты конкурентных взаимоотношений могут быть различными. Так, при совместном содержании обыкновенного (*Tribolium castaneum*) и малого (*Tribolium confusum*) мучных хрущаков при низких температурах и относительной влажности преимущество (вследствие большей скорости размножения) имеет малый, при высоких температурах и влажности – обыкновенный хрущак. При промежуточных условиях исход зависит от случайных факторов – наличия вялотекущих заболеваний, генетической структуры

исходных популяций и т.п. Постоянные перемены условий обитания определяют постоянное изменение баланса в конкурентной борьбе. Этим объясняется так называемый **планктонный парадокс**, – нестабильность условий предопределяет возможность совместного сосуществования многих схожих форм планктонных организмов.

Избежать финала, предопределенного правилом Гаузе, можно путем разделения экологических ниш. В природе нередко близкие виды успешно сосуществуют длительное время, не испытывая видимых неудобств от этого. Такое становится возможным вследствие сложившихся различий в потребностях, либо раздельного использования ресурсов благодаря трофической, топической и хронологической дифференциации. Так, обитающие совместно большой и длинноклювый бакланы различаются по составу пищи, – первый питается придонными животными (камбала, креветки), второй ловит рыбу в поверхностном слое воды. Нередко имеет место хронологическая дифференциация, – одни виды пустынных муравьев-охотников фуражируют ночью, другие – днем. Три американских вида наездников рода *Megarhyssa* различаются длиной яйцеклада самок (4 см, 8 см и 11,5 см, соответственно) и откладывают яйца в личинок рогахвостов, находящихся в древесине на разной глубине. Однако межвидовые различия не могут автоматически подтвердить разделение ниш, а межвидовую конкуренцию нельзя изучить путем прямого описания межвидовых различий.

При асимметричных отрицательных взаимодействиях, таких как хищничество, паразитизм, аменсализм, только одна из популяций испытывает отрицательное воздействие.

Аменсализм – это такая форма биотических отношений, при которой одна популяция имеет отрицательные последствия взаимодействия, тогда как другая не испытывает ни положительных, ни отрицательных последствий. Миксина, находясь в ограниченном объеме воды, выделяет столько слизи, что другие рыбы погибают. Территориальный участок сунса покидают не только хищники-конкуренты, но и индифферентные животные.

В основе отношений «хищник–жертва», «паразит-хозяин» лежат трофические взаимодействия, имеющие для одной стороны положительные, для другой – отрицательные последствия.

Паразитами называют животных, питающихся за счет живых хозяев и одновременно использующих их для постоянного, либо временного обитания. Паразиты обычно гораздо мельче хозяев.

Хищниками обычно называют животных, питающихся другими животными, которых они ловят, умерщвляют и потребляют за более-менее короткий промежуток времени. От типичного хищника мало отличает фитофаг, поедающий растения целиком (гусеницы подгрызающих совок, выедающие всходы; козы, выщипывающие дерновинки злаков вместе с узлами кущения). Как правило, хищники крупнее своих жертв, но есть и исключения (пираньи и крупные млекопитающие, хищные инфузории *Didinium* и парамеции). По способу питания различают активное хищничество (акулы), собирательство (кулики), пастьбу (kozy), фильтраторство (усатые киты).

Промежуточный между паразитизмом и хищничеством вариант носит название **мерофагии**. При этом от жертвы за короткий промежуток времени без особой угрозы для ее жизни отторгается часть биомассы. Мерофагами являются кровососы, которые после потребления порции крови покидают жертву, а также копытные и листогрызущие насекомые, которые объедают растения, не уничтожая их целиком. Как ни парадоксально, мерофаги могут оказывать стимулирующее воздействие как на отдельные экземпляры прокормителей, так и популяцию этих организмов вообще. Например, изъятие до 10 % листовой поверхности растений картофеля приводит к повышению их урожайности. Умеренное разрежение всходов ячменя подгрызающими вредителями компенсируется повышенной продуктивностью оставшихся растений.

Комменсализм – форма взаимоотношений между двумя видами организмов, когда один вид пользуется деятельностью другого, предоставляющего ему пищу, либо жилище. Если особи одного вида используют в пищу остатки пищи животных другого вида, – это **нахлебничество**. Таковы взаимоотношения акул и рыб-прилипал, шакалов и более крупных хищников. Нередко животные служат другим убежищем. Мелкие рыбы могут прятаться в щупальцах медуз, актиний, в водном мешке голотурий, в парагастральной полости губок и т.д. Считается, что комменсализм был промежуточным этапом в переходе многих животных к паразитизму.

При **положительных мутуалистических взаимодействиях** пользу от них получают обе стороны. Возможными вариантами являются:

- **протокооперация**, когда виды способны к самостоятельному существованию (многие крабы и актинии получают взаимную пользу от сожительства, но вполне могут обойтись друг без друга);

- **облигатный мутуализм**, когда виды утрачивают способность к самостоятельному существованию.

Классический пример облигатного мутуализма – симбиотические отношения между жгутиконосцами отряда *Hypermastigina* и термитами. Жгутиконосцы нарабатывают целлюлолитические ферменты, расщепляющие клетчатку. Термиты, как и большинство животных, не имеют таких ферментов и не способны самостоятельно переваривать целлюлозу древесины. Насекомые, подвергнутые стерилизации пищеварительного тракта химическими препаратами, активно поедают древесину, однако демонстрируют явные симптомы голодания и вскоре погибают. В свою очередь жгутиконосцы потеряли способность к свободному образу жизни. Таким образом, эти симбионты полностью зависимы друг от друга.

Нейтрализм – форма биотических отношений, когда сосуществующие виды не оказывают друг на друга ни положительного, ни отрицательного воздействия. Зачастую при внешней индифферентности, связь осуществляется через сообщество. Например, обитающие в кронах деревьев листогрызущие гусеницы и напочвенные слизни на первый взгляд никак между собой не связаны. Однако потребление листвы приводит к осветлению крон и облегчает циркуляцию воздуха, что ведет к снижению влажности поверхности почвы и ухудшению условий обитания влаголюбивых слизней. Ослабление деревьев способствует их заселению короедами и рогохвостами, что впоследствии приведет к еще большему осветлению крон и дальнейшему ухудшению условий жизни слизней. Эти примеры показывают, что определение характера межвидовых взаимоотношений требует тщательного исследования ситуации.

Функциональная структура экологических систем и положение в ней животных организмов

Биоценоз (биокомпонента экосистемы) связан с неорганической средой (геокомпонента экосистемы) потоками вещества и энергии. Из неживого окружения живые организмы получают информацию. В большинстве экосистем присутствуют три функционально различные группы живых организмов – продуценты, консументы и редуценты. Роль консументов в природных экосистемах выполняют главным образом животные. Они ускоряют и диверсифицируют потоки вещества и энергии, но их наличие не является обязательным. Безконсументные системы, как правило, состоят из микроорганизмов.

Экосистемы являются открытыми системами и обмениваются веществом и энергией с другими экосистемами Земли. Биосфера Земли также является открытой системой, поскольку получает энергию и вещество (в незначительных масштабах) из космоса и отдает космосу энергию и вещество (его «сдувает» с поверхности атмосферы солнечный ветер).

В некоторых типах экосистем вынос вещества за их пределы превышает внутренний круговорот, так что их стабильность поддерживается большей частью поступлением вещества извне. Это ручьи, верховья рек, продуваемые горные склоны. В других случаях преобладает внутренний круговорот, а приток вещества незначителен, хоть и непременно имеет место (леса, луга, непроточные озера).

Экосистемная организация жизни является одним из необходимых условий ее существования. Запасы биогенов на планете в целом и любом ее участке (территории или акватории) не безграничны. Например, в экваториальных тропических лесах 60–70 % биогенов сконцентрировано в биомассе. Эта доля была бы еще большей, если бы не деятельность консументов, которые «перерабатывают» живую органику в мертвую, которую редуценты тут же превращают в усваиваемые продуцентами формы биогенов. Таким образом, консументы обеспечивают постоянный приток усваиваемых биогенов, придавая последним характер неисчерпаемого во времени ресурса, и ускоряют круговорот вещества. Поддерживать такой круговорот способны только функционально различные группы организмов.

Функционально-экологическая дифференциация живых организмов и цикловая организация потока вещества в экосистемах – фундаментальное свойство жизни на Земле. Наряду с круговоротом вещества, через экосистему течет поток энергии. Последовательный ряд организмов, через который происходит перенос энергии при питании одних организмов другими, называется **пищевой цепью**. Выделяют два основных типа пищевых цепей:

- **пастбищные цепи (цепи выедания или потребления)** начинаются с живых автотрофов-продуцентов (первый трофический уровень), затем идут консументы первого порядка, питающиеся продуцентами (второй трофический уровень); консументы второго порядка, питающиеся консументами первого порядка (третий трофический уровень) и т.д.;

- **детритные цепи (цепи разложения)** начинаются с мертвой органики (детрита), которую потребляют животные или микро-

организмы, которыми в свою очередь питаются другие животные – консументы разных порядков.

Пищевые цепи в реальности не изолированы одна от другой, а многократно соединяются и разветвляются, образуют **пищевые сети**.

Организмы, получающие энергию Солнца через одинаковое число ступеней-переходов, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню. Популяция конкретного вида животных может занимать один или несколько трофических уровней. Например, человек одновременно является консументом первого и второго порядков, а поток энергии распределяется между вторым и третьим трофическим уровнями пропорционально соотношению растительной и животной пищи в рационе.

Поглощенная организмом пища усваивается (ассимилируется) не полностью, неувоенная часть выводится во внешнюю среду в виде экскретов и может вовлекаться в иные пищевые цепи. Уровень усвоения пищи зависит от ее характера и эффективности работы пищеварительной системы животного, варьируя от 12–20 % у сапрофагов до 75–80 % у плотоядных хищников и гематофагов. Полученные вещество и энергия направляются на прирост (продукцию) биомассы, расходуются в результате осуществления всех видов активности или выводятся из организма в форме экскретов. Итоговый уровень эффективности использования пищи отражает коэффициент продукции. Он выше у растущих особей или малоактивных животных и ниже у взрослых особей или высокоактивных форм.

При каждом акте передачи вещества (поедании пищи), соответствующему переходу на следующий трофический уровень, большая часть (75–95 %) запасенной энергии теряется. Следующему потребителю может поступить лишь та энергия, которая заключена в органическом веществе поедаемого организма. Таким образом, при каждом переходе к следующему трофическому уровню запасенная потенциальная энергия уменьшается примерно на порядок и стремительно иссякает при продвижении по пищевой цепи. Поэтому трофические цепи редко объединяют более 6–7 трофических уровней, обычно насчитывая лишь 4–5 звеньев.

Знание закономерностей, определяющих энергетическую эффективность экосистем, позволяет разрабатывать правильную стратегию и оптимальную тактику использования природных ресурсов и культивирования животных организмов для получения биомассы без угрозы разрушения среды обитания.

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
ПРЕДИСЛОВИЕ	1
ВВЕДЕНИЕ	2
ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ	7
Электромагнитные поля, свет, звуковые волны	14
Температура	19
Вода и влажность	24
СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ	29
Водная среда обитания	29
Почвенная среда обитания	33
Наземно-воздушная среда обитания	35
Живые организмы как среда обитания	37
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ	41
Основные характеристики популяций	42
Динамика численности популяций	49
Экологическая структура популяций	55
Половая структура популяций	57
Возрастная структура популяций	59
Пространственная структура популяций	67
Этологическая структура популяций	72
ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ	75
Структура биоценозов	75
Биотические связи и межвидовые популяционные взаимодействия	77
Функциональная структура экологических систем и положение в ней животных организмов	82