

Раздел 2. Общие закономерности действия факторов среды на организмы

План

1. Общее описание сред обитания организмов.
2. Приспособление организмов к условиям среды.
Подразделение экологических факторов.

1. Общее описание сред обитания организмов.

Различают такие понятия, как среда и условия существования организмов.

Среда — это часть природы, окружающая живые организмы и оказывающая на них прямое или косвенное воздействие. Из среды организмы получают все необходимое для жизни и в нее же выделяют продукты обмена веществ. Среда каждого организма складывается из множества элементов неорганической и органической природы и элементов, приносимых человеком и его производственной деятельностью. При этом одни элементы могут быть частично или полностью безразличны организму, другие необходимы, а третьи оказывают отрицательное воздействие. Например, заяц-беляк в лесу вступает в определенные взаимоотношения с пищей, водой, химическими соединениями, кислородом, без которых он обойтись не может, в то время как ствол дерева, пень, кочка, валун на его жизнь не оказывают существенного влияния. Заяц вступает с ними во временные связи (укрытие от врага, непогоды), но не обязательные связи.

Условия жизни, или условия существования, — это совокупность необходимых для организма элементов среды, с которыми он находится в неразрывном единстве и без которых существовать не может.

Приспособления организмов к среде носят название *адаптаций*. Способность к адаптациям — одно из основных свойств жизни вообще, обеспечивающее возможность ее существования, возможность организмов выживать и размножаться. Адаптации проявляются на разных уровнях — от биохимии клеток и поведения отдельных организмов до строения и функционирования сообществ и экологических систем. Все приспособления организмов к существованию в различных условиях выработались исторически. В результате сформировались специфические для каждой географической зоны группировки растений и животных. На нашей планете живые организмы освоили четыре основные среды обитания, сильно различающиеся по специфике условий. **Водная** среда была первой, в которой возникла и распространилась жизнь. В последующем живые организмы овладели **наземно-воздушной** средой, создали и заселили **почву**. Четвертой специфической средой жизни стали сами **живые организмы**, каждый из которых представляет собой целый мир для населяющих его нахлебников или сожителей

Водная среда.

Водная среда включает Мировой океан, континентальные поверхностные воды и подземные воды. Большая часть воды сосредоточена в океане, намного меньше — в ледниках, континентальных водоёмах и подземных водах.

- Общий объём воды на планете — около 1 533 000 000 кубических километров (по измерению в 2013 г.).
- Масса водной оболочки — примерно $1,46 \cdot 10^{21}$ кг.
- Солёные океанические воды составляют 96,4 % объёма водной оболочки, воды ледников — 1,86 %, подземные воды — 1,68 %, а поверхностные воды суши — немногим более 0,02 %.
- Океаны покрывают около 71 % земной поверхности. Средняя их глубина составляет 3800 м, а максимальная (Марианская впадина в Тихом океане) — 11 022 метра.

Вода характеризуется рядом специфических свойств: высокая теплоёмкость, подвижность, прозрачность, перепад давления, относительно малое содержание кислорода, сильное поглощение солнечных лучей и др.

Температурный режим. Отличается в воде, во-первых, меньшим притоком тепла, во-вторых, большей стабильностью, чем на суше. Часть тепловой энергии, поступающей на поверхность воды, отражается, часть расходуется на испарение. Испарение воды с поверхности водоемов, при котором затрачивается около 2263×8 Дж/г, препятствует перегреванию нижних слоев, а образование льда, при котором выделяется теплота плавления (333,48 Дж/г), замедляет их охлаждение.

Изменение температуры в текущих водах следует за ее изменениями в окружающем воздухе, отличаясь меньшей амплитудой.

В озерах и прудах умеренных широт термический режим определяется хорошо известным физическим явлением — вода обладает максимальной плотностью при 4°C. Вода в них четко делится на три слоя: верхний — *эпилимнион*, температура которого испытывает резкие сезонные колебания; переходный, слой температурного скачка, — *металимнион*, где отмечается резкий перепад температур; глубоководный (придонный) — *гиполимнион* доходящий до самого дна, где температура в течение года *изменяется* незначительно.

Летом наиболее теплые слои воды располагаются у поверхности, а холодные — у дна. Данный вид послойного распределения температур в водоеме носит название *прямой стратификации*. Зимой, с понижением температуры, происходит *обратная стратификация*. Поверхностный слой воды имеет температуру близкую к 0°C. На дне температура около 4°C, что соответствует максимальной ее плотности. Таким образом, с глубиной температура повышается. Это явление называют *температурной дихотомией*. Наблюдается в большинстве наших озер летом и зимой. В результате нарушается вертикальная циркуляция образуется плотностная стратификация воды, наступает период временного застоя — *стагнация*.

С дальнейшим повышением температуры верхние слои воды становятся все менее плотными и уже не опускаются — наступает летняя стагнация.

Глубокие слои воды отличаются постоянством температуры. В экваториальных водах среднегодовая температура поверхностных слоев составляет 26—27°C, в полярных — около 0°C и ниже. Исключением являются термальные источники, где температура поверхностного слоя достигает 85—93°C.

В воде как среде жизни, с одной стороны, существует довольно значительное разнообразие температурных условий, а с другой — термодинамические особенности водной среды, такие, как высокая удельная теплоемкость, большая теплопроводность и расширение при замерзании (при этом лед образуется лишь сверху, а основная же толща воды не промерзает), создают благоприятные условия для живых организмов.

Так, для зимовки многолетних гидрофитов в реках и озерах большое значение имеет вертикальное распределение температур подо льдом. Наиболее плотная и наименее холодная вода с температурой 4°C располагается в придонном слое, куда опускаются зимующие почки (турионы) роголистника, пузырчатки, водокраса и др., а также целые облиственные растения, такие, как ряска, элодея.

Осенью поверхностные воды снова охлаждаются до 4°C и опускаются на дно, вызывая вторичное в году перемешивание масс с выравниванием температуры, т. е. наступлением осенней гомотермии.

В морской среде также существует термическая стратификация определяемая глубиной. В океанах выделяют следующие слои *Поверхностный* — воды подвержены действию ветра, и по аналогии с атмосферой этот слой называют *тропосферой* или морской *термосферой*. Суточные колебания температуры воды наблюдаются здесь примерно до 50-метровой глубины, а сезонные отмечаются и глубже. Толщина термосферы достигает 400 м. *Промежуточный* — представляет собой *постоянный термоклин*. Температура в нем в разных морях и океанах опускается до 1—3°C. Простирается примерно до глубины 1500 м. *Глубоководный* — характеризуется одинаковой температурой около 1—3°C, за исключением полярных районов, где температура близка к 0°C.

В целом же следует отметить, что амплитуда годовых колебаний температуры в верхних слоях океана не более 10-15 °C в континентальных водах 30—35°C.

Световой режим. На водные организмы большое влияние оказывают световой режим и прозрачность воды. Интенсивность света в воде сильно ослаблена, так как часть падающей радиации отражается от поверхности воды, другая поглощается ее толщей. Ослабление света связано с прозрачностью воды. В океанах, например, с большой прозрачностью на глубину 140 м еще падает около 1 % радиации, а в небольших озерах с несколько замкнутой водой уже на глубину 2 м — всего лишь десятые доли процента.

В связи с тем, что лучи разных участков солнечного спектра неодинаково поглощаются водой, с глубиной изменяется и спектральный состав света, ослабляются красные лучи. Сине-зеленые лучи проникают на значительные глубины. Сгущающиеся с глубиной сумерки в океане имеют вначале зеленый, затем голубой, синий, сине-фиолетовый цвет, сменяясь в дальнейшем

постоянным мраком. Соответственно сменяют друг друга с глубиной и живые организмы.

Так, растения, живущие на поверхности воды, не испытывают недостатка света, а погруженные и особенно глубоководные относят к «теневого флоре». Им приходится адаптироваться не только к недостатку света, но и к изменению его состава выработкой дополнительных пигментов. Это прослеживается на известной закономерности окраски у водорослей, обитающих на разных глубинах. В мелководных зонах, где растениям еще доступны красные лучи, которые в наибольшей степени поглощаются хлорофиллом, как правило, преобладают зеленые водоросли. В более глубоких зонах встречаются бурые водоросли, имеющие кроме хлорофилла бурые пигменты фикофеин, фукоксантин и др. Еще глубже обитают красные водоросли, содержащие пигмент фико-эритрин. Здесь четко прослеживается способность к улавливанию солнечных лучей с разной длиной волны. Данное явление получило название *хроматической адаптации*.

Глубоководные виды имеют ряд физических черт, свойственных теневым растениям. Среди них следует отметить низкую точку компенсации фотосинтеза (30-100 лк), «теневого характер» световой кривой фотосинтеза с низким плато насыщения, у водорослей, например, крупные размеры хромофоров. Тогда как у поверхности и плавающих форм эти кривые более «светлого» типа.

Для использования слабого света в процессе фотосинтеза требуется увеличенная площадь ассимилирующих органов. Так, стрелолист формирует разные по форме листья при развитии на суше и в воде.

В наследственной программе закодирована возможность развития в том и другом направлении. «Пусковым механизмом» для развития «водных» форм листьев служит затенение, а не непосредственное действие воды.

Нередко листья водных растений, погруженные в воду, сильно рассечены на узкие нитевидные доли, как, например, у роголистника, урути, пузырчаток, или имеют тонкую просвечивающую пластинку — подводные листья кубышек, кувшинок, листья погруженных рдестов.

Данные черты характерны и для водорослей, таких, как нитчатые водоросли, рассеченные талломы харовых, тонкие прозрачные талломы многих глубоководных видов. Это дает возможность гидрофитам увеличить отношение площади тела к объему, а следовательно, развивать большую поверхность при сравнительно небольших затратах органической массы.

У частично погруженных в воду растений хорошо выражена *гетерофилия*, т. е. различие строения надводных и подводных листьев у одного и того же растения: Это хорошо просматривается у водного лютика разнолистного. Надводные имеют черты, обычные для листьев наземных растений (дорзовентральное строение, хорошо развитые покровные ткани и устьичный аппарат), подводные — очень тонкие или рассеченные листовые пластинки. Гетерофилия отмечена также у кувшинок и кубышек, стрелолиста и других видов.

Глубина водной среды оказывает влияние и на животных, их окраску, видовой состав и т. д. Например, в озерной экосистеме основная жизнь

сосредоточена в слое воды, куда проникает количество света, достаточное для фотосинтеза. Нижняя граница данного слоя носит название компенсационного уровня. Выше этой глубины растения выделяют больше кислорода, чем потребляют, то избыточный кислород могут использовать другие организмы. Ниже этой глубины фотосинтез не может обеспечить дыхание, в связи с этим организмам доступен только кислород, который поступает с водой из более поверхностных слоев озера.

В светлых, поверхностных слоях воды обитают ярко и разнообразно окрашенные животные, глубоководные же виды обычно лишены пигментов. В сумеречной зоне океана обитают животные, окрашенные в цвета с красноватым оттенком, что помогает им скрываться от врагов, так как красный цвет в сине-фиолетовых лучах воспринимается как черный. Красная окраска характерна для таких животных сумеречной зоны, как морской окунь, красный коралл, различные ракообразные и др.

Поглощение света в воде тем сильнее, чем меньше ее прозрачность, что обусловлено наличием в ней частиц минеральных веществ (глина, ил). Уменьшается прозрачность воды и при бурном разрастании водной растительности в летний период или при массовом размножении мелких организмов, находящихся в поверхностных слоях во взвешенном состоянии. Прозрачность характеризуется предельной глубиной, где еще виден специально опускаемый диск Секки (белый диск диаметром 20 см). В Саргассовом море (самые прозрачные воды) диск Секки виден до глубины 66,5 м, в Тихом океане — до 59, в Индийском — до 50, в мелких морях — до 5-15 м. Прозрачность рек не превышает 1-1,5 м, а в среднеазиатских реках Амударье и Сырдарье — нескольких сантиметров. Отсюда и границы зон фотосинтеза сильно колеблются в разных водоёмах. В самых чистых водах зона фотосинтеза, или эуфотическая зона, достигает глубины не свыше 200 м, сумеречная (дисфотическая) простирается до 1000-1500 м, а глубже, в афотическую зону, солнечный свет совсем не проникает.

Световой день в воде значительно короче (особенно в глубоких слоях), чем на суше. Количество света в верхних слоях водоемов меняется и от широты местности, и от времени года. Так, длинные полярные ночи сильно ограничивают время, пригодное для фотосинтеза в арктических и приантарктических бассейнах, а ледовый покров затрудняет доступ света зимой во все замерзающие водоёмы.

Солевой режим. В жизни водных организмов важную роль играет соленость воды или солевой режим. Химический состав вод формируется под влиянием естественно-исторических и геологических условий, а также при антропогенном воздействии. Содержание химических соединений (солей) в воде определяет ее соленость и выражается в граммах на литр или в *промиле* (‰). По общей минерализации воды можно разделить на пресные с содержанием солей до 1 г/л, солоноватые (1-25 г/л), морской солености (26-50 г/л) и рассолы (более 50 г/л). Наиболее важными из растворенных веществ в воде являются карбонаты, сульфаты и хлориды.

Среди пресных вод много почти чистых, но много и таких, которые содержат до 0,5 г растворенных веществ на литр. Катионы по их содержанию в

пресной воде располагаются следующим образом: кальций—64%, магний—17%, натрий—16%, калий—3%. Это средние значения, а в каждом конкретном случае возможны колебания, иногда значительные.

Важным элементом в пресных водах является содержание кальция. Кальций может выступать в роли ограничивающего фактора. Различают воды «мягкие», бедные кальцием (менее 9 мг на 1 л), и воды «жесткие», содержание его в большом количестве (более 25 мг на 1 л).

В морской воде среднее содержание растворенных солей составляет 35 г/л, в окраинных морях значительно ниже. В морской воде обнаружены 13 металлоидов и не менее 40 металлов. По степени значимости первое место занимает поваренная соль, затем хлористый барий, сернокислый магний и хлористый калий.

Большинство водных обитателей *пойкиломотичны*. Осмотическое давление в их теле зависит от солености окружающей среды. Пресноводные животные и растения обитают в среде, где концентрация растворенных веществ ниже, чем в жидкостях тела и тканей. Из-за разницы в осмотическом давлении вне и внутри тела в организм постоянно проникает вода, вследствие чего гидробионты пресных вод вынуждены интенсивно удалять ее. У них хорошо выражены процессы осморегуляции. У простейших это достигается работой выделительных вакуолей, у многоклеточных — удалением воды через выделительную систему. Некоторые инфузории каждые 2—2,5 мин выделяют количество воды, равное объему тела.

Газовый режим. Основными газами в водной среде являются кислород и углекислый газ. Остальные, такие, как сероводород или метан, имеют второстепенное значение.

Кислород для водной среды — важнейший экологический фактор. Он поступает в воду из воздуха и выделяется растениями при фотосинтезе. Коэффициент диффузии кислорода в воде примерно в 320 тыс. раз ниже, чем в воздухе, а общее его содержание в верхних слоях воды составляет 6—8 мл/л, или в 21 раз ниже, чем в атмосфере. Содержание кислорода в воде обратно пропорционально температуре. С повышением температуры и солености воды концентрация в ней кислорода понижается. В слоях, сильно заселенных животными и бактериями, может создаваться дефицит кислорода из-за усиленного его потребления. Так, в Мировом океане богатые жизнью глубины от 50 до 1000 м характеризуются резким ухудшением аэрации. Она в 7—10 раз ниже, чем в поверхностных водах, населенных фитопланктоном. Около дна водоемов условия могут быть близкими к анаэробным.

При застойном режиме в небольших водоемах вода также резко обедняется кислородом. Дефицит его может возникнуть и зимой подо льдом. При концентрации ниже 0,3—3,5 мл/л жизнь аэробов в воде невозможна.

Углекислый газ. В водной среде живые организмы кроме недостатка света, кислорода могут испытывать недостаток доступной CO_2 , например растения для фотосинтеза. Углекислота поступает в воду в результате растворения CO_2 содержащегося в воздухе, дыхания водных организмов, разложения органических остатков и высвобождения из карбонатов. Содержание углекислого газа в воде колеблется в пределах 0,2—0,5 мл/л, или в

700 раз больше, чем в атмосфере. CO₂ растворяется в воде в 35 раз лучше кислорода. Морская вода является главным резервуаром углекислого газа, так как содержит от 40 до 50 см³ газа на литр в свободной или связанной форме, что в 150 раз превышает его концентрацию в атмосфере.

Концентрация водородных ионов (pH) нередко сказывается на распределении водных организмов. Пресноводные бассейны с pH 3,7—4,7 считаются кислыми, 6,95—7,3 нейтральными, с pH более 7,8 — щелочными. В пресных водоемах pH испытывает значительные колебания, нередко в течение суток. Морская вода более щелочная, и pH ее меньше изменяется, чем пресной. С глубиной pH уменьшается.

Плотность определяет условия передвижения организмов, причем некоторые из них (головоногие моллюски, ракообразные, иглокожие, погонофоры), обитающие на больших глубинах могут переносить давление до 500 атм. При погружении на каждые 10 м *давление* повышается на 1 атмосферу. Высокая *плотность* воды обеспечивает возможность опираться на нее, что особенно важно для бесскелетных форм, образующих планктон. Очень важным фактором является *солёность*: пресноводные формы не могут жить в морях, а типично морские – не переносят опреснения. Однако, есть организмы, такие как сельдь и лосось, которые живут в океане, а на нерест заходят в реки.

В водной среде выделяют *дно; толщу воды; береговую часть*. Всех обитателей водной среды называют *водными организмами*. У них имеется целый ряд специфических *приспособлений*, позволяющих выживать в водной среде: обтекаемая форма тела; плавучесть; развитые слизистые покровы; наличие воздухоносных полостей; осморегуляция.

Наземно-воздушная среда.

Наземно-воздушная среда - биологическая среда обитания, находящаяся на поверхности земли и в нижних слоях атмосферы. Специфические свойства:

1. *Низкая плотность* воздуха затрудняет поддержание формы тела и потому провоцирует образование опорной системы. Так, водные растения не имеют механических тканей: они появляются только у наземных форм. У животных обязательно имеется *скелет*: гидроскелет (как у круглых червей, например), или наружный скелет (у насекомых), или внутренний (у млекопитающих).

2. *Газовый состав* наземно-воздушной среды отличается высоким содержанием кислорода: оно более чем в 20 раз выше, чем в водной среде. Это позволяет животным иметь очень высокий уровень обмена веществ. Поэтому только на суше могла возникнуть способность поддерживать постоянную температуру тела, в основном, за счет внутренней энергии. Благодаря этому птицы и млекопитающие могут сохранять жизненную активность в самых суровых условиях.

3. *Температурный режим* наземно-воздушной среды более изменчив, чем водной. Поэтому многие обитатели суши способны существовать в широком диапазоне температур и демонстрируют весьма различные способы терморегуляции.

4. Значительный *недостаток воды* на суше провоцирует развитие разнообразных приспособлений, направленных на экономию воды в организме: развитие органов дыхания, способных поглощать кислород из воздушной среды покровов (легкие, трахеи, легочные мешки); развитие водонепроницаемых покровов; изменение выделительной системы и продуктов обмена (мочевины и мочевой кислоты); внутреннее оплодотворение.

5. *Почва и рельеф* очень важны, прежде всего, для растений. Некоторые из них весьма специализированы. Так например, солянки (адаптированы именно к соленым почвам, бананы же предпочитают нейтральные почвы богатые органическими веществами. Для животных более важна структура почвы, нежели ее химический состав. Для копытных животных, совершающих длительные миграции по плотному грунту, адаптацией является уменьшение количества пальцев и, следовательно, уменьшение площади поверхности опоры. Для обитателей сыпучих песков характерно увеличение площади поверхности опоры, как у вееропалого геккона, например. Плотность грунта важна и для норных животных: луговых собачек, сурков, песчано и других; у некоторых из них развиваются копательные конечности.

6. *Низкое давление*, которое в норме составляет 760 мм ртутного столба (или 101 325 Па). Перепады давления, по сравнению с водной средой обитания, очень малы; так, на высоте 5 800 м оно составляет лишь половину своей нормальной величины. Следовательно, почти все обитатели суши чувствительны к сильным перепадам давления.

7. *Подвижность воздушных масс* обеспечивает существование аэропланктона. В его состав входит пыльца, семена и плоды растений, мелкие насекомые и паукообразные, споры грибов, бактерий и низших растений. Эта экологическая группа организмов адаптировалась благодаря большой относительной площади поверхности крыльев, выростов (рис. 3) и даже паутины, либо за счет очень мелких размеров. Древнейший способ опыления растений ветром — характерен для известных нам растений средней полосы: берез, елей, сосен, крапивы, злаков и осок. Некоторые и расселяются с помощью ветра: тополя, березы, ясени, липы, одуванчики и др. Семена этих растений имеют парашютики (одуванчики, рогоз) или крылышки (клен, липа).

Для всех обитателей *наземно-воздушной среды* характерны следующие приспособления: наличие опорного скелета и механизмов регуляции гидротермического режима; освобождение полового процесса от воды; защитные механизмы от недостатка тепла и влаги. В данной среде наблюдается самый высокий уровень биоразнообразия.

Почвенная среда.

Почва — основа природы суши. Можно до бесконечности поражаться самому факту, что наша планета Земля единственная из известных планет, которая имеет удивительную плодородную пленку — почву. Как произошла почва? На этот вопрос впервые ответил великий русский ученый-энциклопедист М. В. Ломоносов в 1763 г. в своем знаменитом трактате «О слоях земли». Почва, писал он, не первозданная материя, а произошла она «от согнития животных и растительных тел... долгою времени». В. В. Докучаев

(1846—1903) в классических работах о почвах России впервые стал рассматривать почву как динамическую, а не инертную среду. Он доказал, что почва не мертвый организм, а живой, населенный многочисленными организмами, она сложна по своему составу. Им было выявлено пять главных почвообразующих факторов, к которым относятся климат, материнская порода (геологическая основа), топография (рельеф), живые организмы и время.

Очень сложные химические, физические, физико-химические и биологические процессы протекают в поверхностном слое горных пород на пути их превращения в почву. Н. А. Качинский в своей книге «Почва, ее свойства и жизнь» (1975) дает следующее определение почвы: «Под почвой надо понимать все поверхностные слои горных пород, переработанные и измененные совместным воздействием климата (свет, тепло, воздух, вода), растительных и животных организмов, а на окультуренных территориях и деятельностью человека, способные давать урожай. Та минеральная порода, на которой почва образовалась и которая как бы родила почву, называется материнской породой».

По Г. Добровольскому (1979), «почвой следует называть поверхностный слой земного шара, обладающий плодородием, характеризующийся органо-минеральным составом и особым, только ему присущим профильным типом строения. Почва возникла и развивается в результате совокупного воздействия на горные породы воды, воздуха, солнечной энергии, растительных и животных организмов. Свойства почвы отражают местные особенности природных условий». Таким образом, свойства почвы в своей совокупности создают определенный экологический режим ее, основными показателями которого служат гидротермические факторы и аэрация.

В состав почвы входят четыре важных структурных компонента: минеральная основа (обычно 50 — 60% общего состава почвы), органическое вещество (до 10%), воздух (15 — 25%) и вода (25—35%).

Минеральная основа (минеральный скелет) почвы — это неорганический компонент, образовавшийся из материнской породы в результате ее выветривания. Минеральные фрагменты, образующие вещество почвенного скелета, различны — от валунов и камней до песчаных крупинок и мельчайших частиц глины. Скелетный материал обычно произвольно разделяют на мелкий грунт (частицы менее 2 мм) и более крупные фрагменты. Частицы меньше 1 мкм в диаметре называют коллоидными. Механические и химические свойства почвы в основном определяются теми веществами, которые относятся к мелкому грунту.

Структура почвы определяется относительным содержанием в ней песка и глины.

Идеальная почва должна содержать приблизительно равные количества глины и песка с частицами промежуточных размеров. В этом случае образуется пористая, крупитчатая структура, и почва называется *суглинками*. Они обладают достоинствами двух крайних типов почв и не имеют их недостатков. Средне- и мелкоструктурные почвы (глины, суглинки, алевриты) обычно более пригодны для роста растений благодаря содержанию в достаточном количестве питательных веществ и способности удерживать воду.

В почве, как правило, выделяют три основных горизонта, различающиеся по морфологическим и химическим свойствам:

1. *Верхний перегнойно-аккумулятивный горизонт (А)*, в котором накапливается и преобразуется органическое вещество и из которого промывными водами часть соединений выносятся вниз.

2. *Горизонт вымывания*, или *иллювиальный (В)*, где оседают и преобразуются вымытые сверху вещества. 3. *Материнскую породу* или *горизонт (С)*, материал которой преобразуется в почву. В пределах каждого горизонта выделяют более дробные слои, также сильно различающиеся по свойствам.

Химизм почв частично определяется минеральным скелетом, частично органическим веществом, о котором речь пойдет несколько ниже. Большая часть минеральных компонентов представлена в почве кристаллическими структурами. Это устойчивые продукты выветривания материнской породы. Песок и алеврит состоят главным образом из кварца (SiO_2), называемого также кремнеземом. Кремнезем служит источником силикат-ионов (SiO_4^{4-}), которые обычно соединяются с катионами, особенно с катионами алюминия (Al^{3+}) и железа (Fe^{3+} , Fe^{2+}), и образуют электронейтральные кристаллы. Силикаты являются преобладающими почвенными минералами.

Большую роль в удержании воды и питательных веществ играет особенно многочисленная и важная группа илистых минералов. Большинство их встречается в виде мельчайших плоских кристаллов, часто шестиугольной формы, образующих в воде коллоидную суспензию. В связи с очень малыми размерами частиц почвенные коллоиды имеют огромную суммарную поверхность — на 1 см^3 почвы около 6 тыс. м^2 , или более половины гектара. Этим объясняется их большая способность к физической адсорбции — поглощению и удержанию воды, растворенных в ней питательных веществ на своей поверхности. Физическая адсорбция определяет *поглощательную способность почвы*. Данная часть почвы (коллоиды и тончайшие частицы ила) получила название *почвенного поглощающего комплекса*.

Для почвы характерна биогенная аккумуляция химических элементов под влиянием растительности, которая отсутствует в коре выветривания. Подвижность ряда элементов фосфора, калия, кремния и др. в процессах выветривания и биогенной аккумуляции различна. *Химизм почвенного раствора* является для почвенных организмов экологическим фактором первостепенной важности. Так, на рост растений оказывает значительное влияние реакция почвенного раствора (рН), связанная с содержанием в почве кислот (угольная кислота, фульвокислоты в глеево-подзолистых почвах) или щелочей (сода в солонцах). Реакция сильно зависит и от состава ионов, входящих в почвенный поглощающий комплекс. Обилие ионов водорода или алюминия вызывает кислую реакцию, ионов натрия — щелочную. Высокой кислотностью отличаются подзолистые и болотные почвы, щелочностью — солонцы. Черноземы имеют реакцию, близкую к нейтральной.

Для почвенного питания растений исключительно важен солевой режим почвы, характеризующийся содержанием и доступностью в почвенном растворе солей элементов, необходимых для жизнедеятельности растений

(азота, калия, фосфора, кальция, серы, железа и др.). Такие вещества, как железо, алюминий, обычно содержатся в почве в достаточных количествах для питания растений, другие — азот, фосфор, калий — потребляются растениями в небольших дозах, часто оказываются в недостатке. Для нормального течения многих физиологических процессов растения существенное значение имеет обеспеченность почвы микроэлементами — медью, бором, марганцем, цинком и др. 25% всех почв нашей планеты в той или иной мере засолено. Избыток солей в почвенном растворе токсичен для большинства растений. Наиболее вредны легкорастворимые соли, без труда проникающие в цитоплазму: NaCl , MgCl_2 , CaCl_2 . Менее токсичны труднорастворимые соли: CaSO_4 , MgSO_4 , CaCO_3 .

Среди разных типов засоленных почв основные — солончаки и солонцы, имеющие неодинаковый солевой и водный режимы. *Солончаки* — это почвы, постоянно и сильно увлажненные солеными водами вплоть до поверхности, например, вокруг горько-соленых озер. Концентрация солей в почвенном растворе достигает нескольких десятков процентов. Ионы натрия находятся не только в растворе, но и насыщают коллоиды почвенного поглощающего комплекса. Летом с поверхности солончаки высыхают, покрываясь корочкой солей. *Солонцы* с поверхности не засолены, верхний слой выщелоченный, бесструктурный. Нижние горизонты уплотнены и насыщены ионами натрия, при высыхании растрескиваются на столбы, глыбы и т. д. Водный режим характеризуется резкими изменениями: весной из-за водонепроницаемости часто наблюдается поверхностное застаивание влаги, летом — сильное пересыхание. Есть ряд промежуточных типов почв: солончаковатые солонцы, солонцеватые, солончаковатые и т. д.

Органическое вещество почвы. Животные и растения, обитающие на почве и в почве, постоянно воздействуют на субстрат, забирая у него питательные вещества. Поэтому каждый раз нарушается только что установившееся химическое равновесие в почве, происходит дальнейшее углубление процессов разложения и выветривания.

Из отмерших растений образовавшаяся органическая субстанция попадает в виде опада листвы и хвои в почву, перерабатывается микроорганизмами и превращается непосредственно или через животные организмы в почвенный гумус. Таким путем она вновь вовлекается в минеральный или пищевой круговорот и может быть в обновленном виде усвоена растениями.

Каждому типу почв соответствует определенный животный мир и определенная растительность. Отмирающие или уже отмершие организмы или их части накапливаются на поверхности и внутри почвы, образуя органическое вещество. Совокупность живущих в почве организмов называют *эдафоном*.

Несмотря на то, что число микроорганизмов в 1 дм³ почвы измеряется миллионами, в общей массе они составляют только 5% суммарного количества органических соединений. Минеральная субстанция почвы занимает 93%. Органическое вещество почвы, состоящее из отмерших остатков растений и животных, называют *гумусом*. Таким образом, процесс гумусообразования начинается разрушением и измельчением растительной массы и мертвого

животного вещества. Этот процесс осуществляется позвоночными животными при обязательном участии грибов и бактерий. К таким животным относятся: *фитофаги*, питающиеся тканями живых растений; *сапрофаги* потребляющие мертвые вещества растений, *некрофаги*, питающиеся трупами животных; *хищники*, поедая живых животных; *копрофаги*, уничтожающие экскременты животных. Все они составляют сложную систему, получившую название *сапрофильного комплекса* животных.

Большую роль в разрыхлении почвы, механическом перемещении органического и минерального вещества играют подвижные почвенные животные (дождевые черви, грызуны и др.). *В круговороте веществ в почве* растения синтезируют органическое вещество.

Животные производят механическое и биохимическое разрушение его и тем самым подготавливают его для гумусообразования. Микроорганизмы синтезируют почвенный гумус и затем разлагают его.

Влажность и аэрация. Как нами было отмечено при изучении наземно-воздушной среды жизни, по физическому состоянию, подвижности, доступности и значению для растений почвенная вода подразделяется на гравитационную, гигроскопическую и капиллярную.

Гравитационная вода — подвижная вода, является основной разновидностью свободной воды, которая заполняет широкие промежутки между частицами почвы и просачивается вниз сквозь почву под действием силы тяжести. Три типа почвенной воды пока не достигнет грунтовых вод. Растения легко усваивают гравитационную воду, когда она находится в зоне корневой системы. С этой точки зрения для растений весьма важен полив почвы, смачивание ее водой.

Вода в почве удерживается также вокруг отдельных коллоидных частиц в виде тонкой прочной связанной пленки. Такую воду называют *гигроскопической*. Она адсорбируется за счет водородных связей на поверхности глины и кварца или на катионах, связанных с глинистыми минералами и гумусом. Гигроскопическая вода высвобождается только при температуре 105—110°C и физиологически практически недоступна растениям. Количество гигроскопической воды зависит от содержания в почве коллоидных частиц. В глинистых почвах ее содержится около 15%, в песчаных около 5% массы почвы. Она образует так называемый мертвый запас воды в почве.

По мере того как накапливаются слои воды вокруг почвенных частиц, она начинает заполнять сначала узкие поры между этими частицами, а затем распространяется во все более широкие поры. Гигроскопическая вода постепенно переходит в *капиллярную*, удерживающуюся вокруг почвенных частиц силами поверхностного натяжения. Капиллярная вода может подниматься по узким порам и каналам от уровня грунтовых вод благодаря высокому поверхностному натяжению воды. Растения легко поглощают капиллярную воду, играющую наибольшую роль в регулярном снабжении их водой. Капиллярная вода в отличие от гигроскопической легко испаряется. Тонкоструктурные почвы, например глины, удерживают больше капиллярной воды, чем грубоструктурные, такие, как пески.

Помимо перечисленных форм воды в почве содержится *парообразная влага*, занимающая все свободные от воды поры.

Проследим путь, который совершает вода, достигнув поверхности земли, рассмотрим значение влажности и аэрации почвы как среды жизни. Вода, просачивающаяся в почву, достигает зеркала грунтовых вод или заполняет трещины и щели в плотных кристаллических и сланцевых породах.

Однако часть осадков, проникающая в грунт с поверхности, не достигает уровня грунтовых вод, а создает полезную для растений почвенную влагу. Почвенная влага под влиянием присущих почве динамических сил как бы подвешена над зеркалом грунтовых вод. Инфильтрационная вода в конечном итоге — в форме медленно или быстро текущего потока подземных вод, прошедшего более далекий или более близкий путь, — может вновь перейти в поверхностный сток в виде источников или ключей, бьющих в руслах рек, ручьев, днищах озерных котловин. Существует постоянный обмен поверхностных, почвенных и грунтовых вод, меняющих свою интенсивность и свое направление в зависимости от сезонов года.

Водный и воздушный режимы почвы зависят от вида почвы и содержания в ней гумуса. Последние в свою очередь влияют на пористость, влагоемкость и водопроницаемость почв и тем самым — на их тепловой баланс.

В рыхлой почве (слева) пористость верхнего слоя (до 70 см) составляет 20—30%; воды мало — 10—20%, ее содержание увеличивается только на большой глубине. Обратное соотношение наблюдается у тяжелых почв (справа). Вода заполняет в них практически все поры. Только верхний горизонт глубиной 30 см обеспечен воздухом (не более 15%). Большая примесь как глинистых, так и песчаных частиц снижает качество почвы. Песчаные (легкие) почвы имеют малую влагоемкость. Они слишком быстро высыхают. Глинистые (тяжелые) почвы содержат слишком мало воздуха, поэтому они плохо прогреваются и таким образом задерживают рост растений и деятельность почвенных организмов. Наилучшие условия для роста растений имеют пылеватые суглинки и суглинки, их водные и воздушные режимы оптимальны.

Различают физическую и физиологическую сухость почвы. При *физической сухости* почва испытывает недостаток влаги. Это происходит при атмосферной засухе, когда поступление воды резко сокращается, что обычно наблюдается в сухом климате и в местах, где почва увлажняется только за счет атмосферных осадков. *Физиологическая сухость* почвы — явление более сложное. Оно возникает в результате физиологической недоступности физически доступной воды. Растения при физиологической сухости страдают даже на влажных почвах, когда низкая температура почвенного покрова или другие неблагоприятные условия препятствуют нормальному функционированию корневой системы. Например, на сфагновых болотах, несмотря на большое количество влаги, вода оказывается недоступной для многих растений из-за высокой кислотности почвы, плохой аэрации ее и наличия токсических веществ, которые нарушают нормальную физиологическую функцию корневой системы. Физиологически сухими

являются и сильно засоленные почвы. Из-за высокого осмотического давления почвенного раствора вода засоленных почв для многих растений оказывается недоступной.

Хорошо увлажненная почва легко прогревается и медленно остывает. На поверхности ее происходят более резкие колебания температур, чем в глубине. При этом суточные колебания ее затрагивают слои до глубины 1 м. Если учесть, что зимой температура почвы с глубиной повышается, а летом, наоборот, падает, то легко представить сезонные вертикальные миграции почвенных обитателей, которые вызваны изменением условий среды. Естественно, зимой почвенные животные находятся глубже, чем летом.

Большую роль в формировании почвы играет *рельеф*. На одинаковых и одновозрастных формах рельефа образуются близкие и однотипные почвы. На местности с расчлененным рельефом, неодинаковым уровнем *грунтовых вод* наблюдаются различия в климате, режиме тепла, скорости испарения поверхностной влаги и в распределении атмосферных осадков. Все это существенно влияет на физические и химические свойства почв, а также и на характер растительного покрова и животного мира.

У организмов, живущих в почвенной среде, сложились следующие приспособления: вальковатая форма тела; гладкая поверхность; хорошо развитая мускулатура и копательный аппарат. Для многих почвенных жителей характерны микроскопические размеры и редукция зрения.

Организменная среда.

Характеризуется наибольшим постоянством в пространстве и времени; *постоянством температурного и солевого режимов; отсутствием угрозы высыхания и защищенностью от врагов*. Наряду с этим для среды характерно отсутствие света, нехватка кислорода и жизненного пространства. Может быть как жидкой (кровь, лимфа), так и твердой (кости, мышцы). Для обитателей этой среды характерны следующие приспособления: выработка защиты от переваривания хозяином; коадаптация паразита и хозяина; синхронизация биоритмов; редукция зрения и пищеварительной системы; усиление размножения и системы укрепления в организме хозяина. Организменная среда заселяется паразитами и симбионтами, которые могут быть как внешними, так и внутренними. Они могут быть облигатными или факультативными. Для многих характерны сложные циклы развития, часто со сменой одного или нескольких промежуточных хозяев.

2. Приспособление организмов к условиям среды. Подразделение экологических факторов.

Способность организмов приспосабливаться к окружающей природной среде помогает видам выживать в процессе естественного отбора, именно она обеспечивает длительное существование разных по уровню развития таксонов в эволюционном процессе. Все приспособления можно подразделить на *морфологические, анатомические, физиологические, биохимические, онтогенетические и этологические*

Морфологические адаптации проявляются во внешнем строении организмов; анатомические отражают особенности внутреннего строения; физиологические связаны с процессами роста и жизнедеятельности организма; биохимические проявляются на уровне внутриклеточных процессов; онтогенетические касаются индивидуального развития организма, а поведенческие определяют особенности выживания особи в окружающей среде.

Свойства среды, воздействующие на организмы называют *экологическими факторами*. Существует множество подразделений экологических факторов среды. Одна из наиболее распространенных, по источнику происхождения фактора среды, позволяет подразделить их на: **факторы неживой и живой природы**. Совокупность факторов неживой природы в пределах одного участка называется **экотопом**. Вся совокупность факторов, включая факторы живой природы, носит название **биотоп**.

Факторы неживой природы – это элементы неживой природы, воздействующие на организмы. Их подразделяют на: *климатические* (свет, температура, осадки, ветер и т.п.); *орографические* (совокупность неровностей земной поверхности, факторы, связанные с особенностями рельефа); *эдафические* (почвенно-грунтовые факторы: механический состав, плотность, гранулометрический состав, водный и температурный режим и т.д.); *химические* (соленость воды, кислотность почв); *физические* (радиоактивность, магнетизм, давление, шум).

Факторы живой природы - это факторы, возникающие при взаимодействии и взаимовлиянии живых организмов друг на друга. Их подразделяют на *фитогенные* (влияние растений); *зоогенные* (влияние животных), *микробогенные* (воздействие микроорганизмов), *антропогенные* (влияние человека - химическое загрязнение воды, атмосферы и почвы; техногенное нарушение экосистем при разработке полезных ископаемых; выпас скота; рекреационное влияние; промысел животных и заготовку лекарственного сырья).

Каждый организм, обитая в определенных условиях среды, ощущает на себе комплексное воздействие факторов. Не смотря на это, по отношению к каждому фактору можно выявить зону его оптимального воздействия на организм, и зону, когда организм испытывает угнетение. Интенсивность экологического фактора, наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма – *наилучшие условия*, а дающая наихудший эффект – *наихудшие условия*.

Свойство видов адаптироваться к тому или иному диапазону факторов среды обозначается понятием «*экологическая пластичность*» (экологическая валентность) вида. Чем шире диапазон колебаний экологического фактора, в пределах которого данный вид может существовать, тем больше его экологическая пластичность.

Виды, способные существовать при небольших отклонениях от фактора, от оптимальной величины, называются узкоспециализированными, а выдерживающие значительные изменения фактора — широкоприспособленными. К узкоспециализированным видам относятся,

например, организмы пресных вод, нормальная жизнь которых сохраняется при низком содержании солей в среде. Для большинства обитателей морей, наоборот, нормальная жизнедеятельность сохраняется при высокой концентрации солей в окружающей среде. Отсюда пресноводные и морские виды обладают невысокой экологической пластичностью по отношению к солености. В то же время, например, трехиглой колюшке свойственна высокая экологическая пластичность, так как она может жить как в пресных, так и в соленых водах.

Экологически выносливые виды называют *эврибионтными* (euryos — широкий): маловыносливые — *стенобионтными* (stenos — узкий). Эврибионтность и стенобионтность характеризуют различные типы приспособления организмов к выживанию. Виды, длительное время развивающиеся в относительно стабильных условиях, утрачивают экологическую пластичность и вырабатывают черты стенобионтности, тогда как виды, существовавшие при значительных колебаниях факторов среды, приобретают повышенную экологическую пластичность и становятся эврибионтными.

Отношение организмов к колебаниям того или иного определенного фактора выражается прибавлением приставки «эври-» или «стено-» к названию фактора. Например, по отношению к температуре различают эври- и стенотермные организмы, к концентрации солей — эврестеногалинные, к свету — эври- и стенофотные и др. По отношению ко всем факторам среды эврибионтные организмы встречаются редко. Чаще всего эври- или стенобионтность проявляется по отношению к одному фактору. Так, пресноводные и морские рыбы будут стеногалинными, тогда как ранее названная трехиглая колюшка — типичный эвригалинный представитель. Растение, являясь эвритермным, одновременно может относиться к стеногигробионтам, т. е. быть менее стойким относительно колебаний влажности.

Эврибионтность, как правило, способствует широкому распространению видов. Многие простейшие, грибы (типичные эврибионты) являются космополитами и распространены повсеместно. Стенобионтность обычно ограничивает ареалы. В то же время, нередко благодаря высокой специализированности, стенобионтам принадлежат обширные территории. Например, рыбацкая птица скопа (*Pandion haliaetus*) — типичный стенофаг, а по отношению же к другим факторам является эврибионтом, обладает способностью в поисках пищи передвигаться на большие расстояния и занимает значительный ареал.

Все факторы среды взаимосвязаны, и среди них нет абсолютно безразличных для любого организма. Популяция и вид в целом реагируют на эти факторы, воспринимая их по-разному. Такая избирательность обуславливает и избирательное отношение организмов к заселению той или иной территории.

Различные виды организмов предъявляют неодинаковые требования к почвенным условиям, температуре, влажности, свету и т. д. Поэтому на разных почвах, в разных климатических поясах произрастают различные растения. С

другой стороны, в растительных ассоциациях формируются разные условия для животных. Приспосабливаясь к абиотическим факторам среды и вступая в определенные биотические связи друг с другом, растения, животные и микроорганизмы распределяются по различным средам и формируют многообразные экосистемы, объединяющиеся в биосферу Земли. Следовательно, к каждому из факторов среды особи и формирующиеся из них популяции приспосабливаются относительно независимым путем. Экологическая валентность их по отношению к разным факторам оказывается неодинаковой. Каждый вид обладает специфическим экологическим спектром, т. е. суммой экологических валентностей по отношению к факторам среды.

Экологические факторы обычно действуют не поодиночке, а целым комплексом. Действие одного какого-либо фактора зависит от уровня других. Сочетание с разными факторами оказывает заметное влияние на проявление оптимума в свойствах организма и на пределах их существования. Действие одного фактора не заменяется действием другого. Однако при комплексном воздействии среды часто можно видеть «эффект замещения», который проявляется в сходстве результатов воздействия разных факторов. Так, свет не может быть заменен избытком тепла или обилием углекислого газа, но, действуя изменениями температуры, можно приостановить фотосинтезирование растений или активность у животных и тем самым создать эффект диапаузы, как при коротком дне, а удливив активный период, создать эффект длинного дня. И в то же время это не замещение одного фактора другим, а проявление количественных показателей экологических факторов. Это явление широко используется в практике растениеводства и зоотехнии.

В комплексном действии среды факторы по своему воздействию неравноценны для организмов. Их можно подразделить на *ведущие* (главные) и *фоновые* (сопутствующие, второстепенные). Ведущие факторы различны для разных организмов, если даже они живут в одном месте. В роли ведущего фактора на разных этапах жизни организма могут выступать то одни, то другие элементы среды. Например, в жизни многих культурных растений, таких, как злаки, в период прорастания ведущим фактором является температура, в период колошения и цветения — почвенная влага, в период созревания — количество питательных веществ и влажность воздуха. Роль ведущего фактора в разное время года может меняться. Так, в пробуждении активности у птиц (синицы, воробьи) в конце зимы ведущим фактором является свет, и в частности длина дня, то летом его действие становится равнозначным температурному фактору.

Ведущий фактор может быть неодинаков у одних и тех же видов, живущих в разных физико-географических условиях. Например, активность комаров, мошек, мокрецов в теплых районах определяется комплексом светового режима, тогда как на севере — изменениями температуры.

Понятие о ведущих факторах нельзя смешивать с понятием об *ограничивающих факторах*. Фактор, уровень которого в качественном или количественном отношении (недостаток или избыток) оказывается близким к пределам выносливости данного организма, называется *ограничивающим*, или лимитирующим. Ограничивающее действие фактора будет проявляться и в том

случае, когда другие факторы среды благоприятны или даже оптимальны. В роли ограничивающего фактора могут выступать как ведущие, так и фоновые экологические факторы.

Закон ограничивающего фактора Юстуса фон Либиха (немецкий химик, 1803 – 1873): наиболее значимым для организма тот фактор, который больше всего отклоняется от оптимального значения.

Длина самой короткой доски определяет уровень, до которого можно наполнить бочку водой. Длина этой доски – ограничивающий фактор для количества воды, которую можно налить в бочку. Длина других досок уже не имеет значения. Закон распространяется на все факторы живой и неживой природы, влияющие на организм.

Ограничивающим фактором может быть не только недостаток, на что указывал Либих, но и избыток таких факторов, как, например, тепло, свет и вода. Как уже было отмечено ранее, организмы характеризуются экологическим минимумом и экологическим максимумом. Диапазоны между этими двумя величинами принято называть пределами устойчивости, выносливости или толерантности. Представление о лимитирующем влиянии максимума наравне с минимумом ввел В. Шелфорд (1913), сформулировавший *закон толерантности*. *Закон толерантности* Шелфорда Виктора Эрнста (американский зоолог, 1877-1968): любой фактор, который находится в избытке или недостатке, ограничивает рост и развитие организма и популяций.

После 1910 г. по «экологии толерантности» были проведены многочисленные исследования, благодаря которым стали известны пределы существования для многих растений и животных. Таким примером по Г.В. Стадницкому, А.И. Родионову (1966) является влияние загрязняющего атмосферный воздух вещества на организм человека.

Лекция подготовлена на основе следующих материалов:

1. Степановских А.С. Экология. Учебник для вузов. — М.: юнити-дана, 2001. - 703 с.

2. Степановских А.С. Общая экология [Электронный ресурс]: учебник для вузов/ Степановских А.С.— Электрон. текстовые данные.— Москва: ЮНИТИ-ДАНА, 2012.— 687 с. — Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/8105.html>. — ЭБС «IPRbooks».

3. Большаков В.Н. Экология [Электронный ресурс]: учебник/ Большаков В.Н., Качак В.В., Коберниченко В.Г.— Электрон. текстовые данные.— Москва: Логос, 2013.— 504 с.— Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/14327.html>. — ЭБС «IPRbooks».