

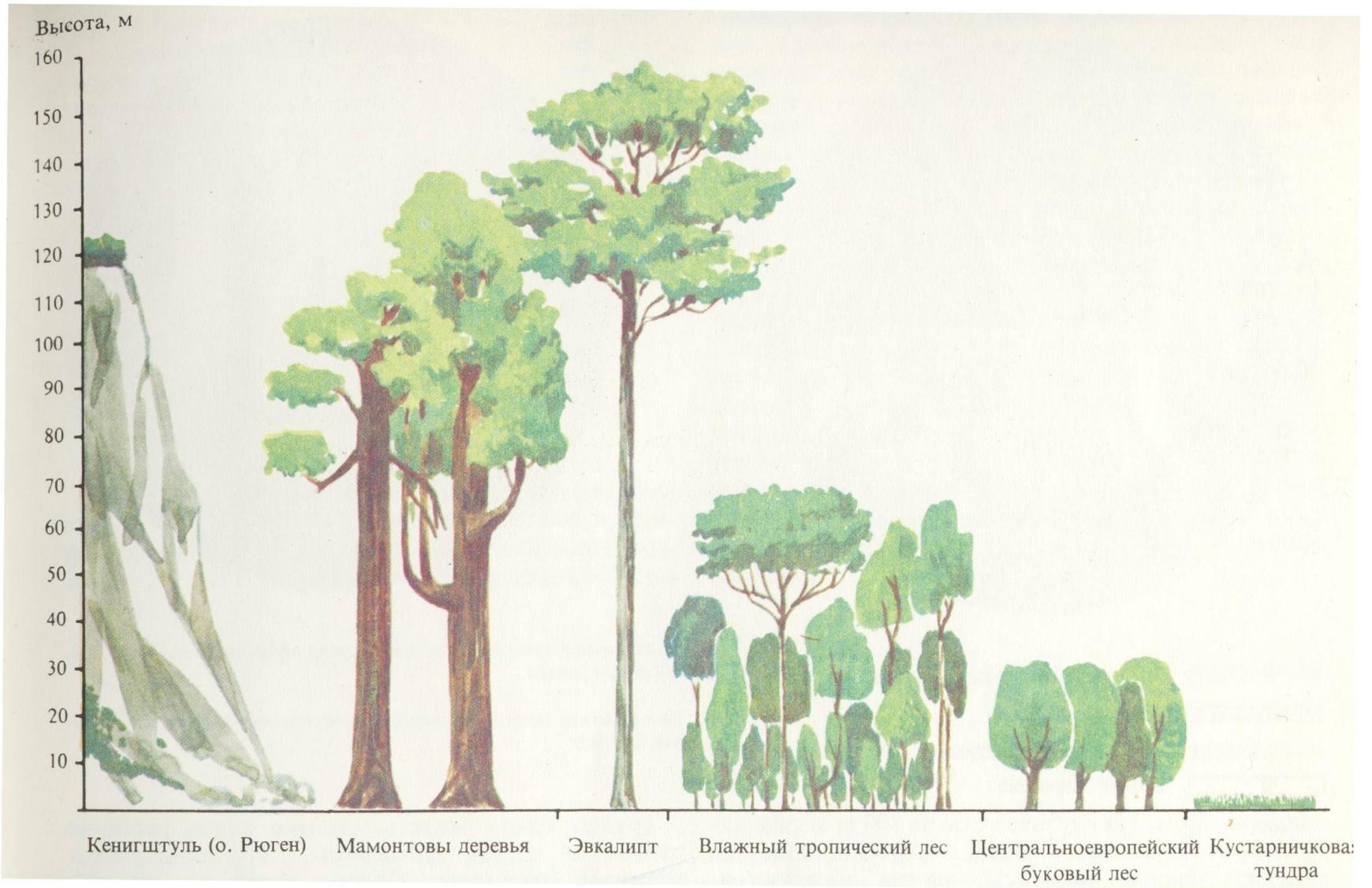
# **Пространственная структура экосистем.**

## **Вертикальная структура экосистем.**

*Под пространственной структурой экосистемы следует понимать особенности размещения организмов и их органов в пространстве, занимаемом экосистемой.*

**Обычно различают два типа пространственной структуры экосистем: вертикальная и горизонтальная.**

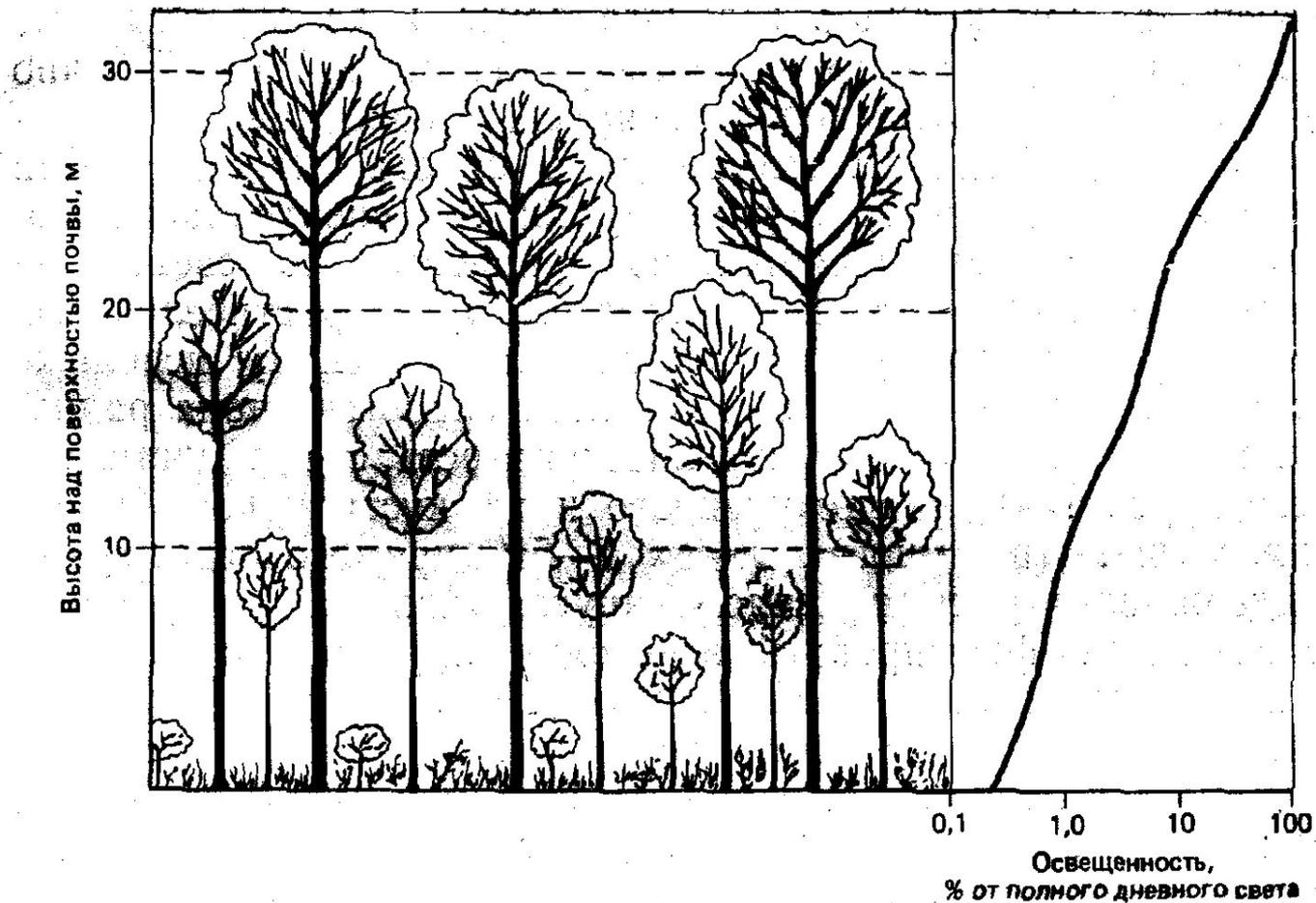
*Особая роль в формировании пространственной структуры экосистем принадлежит растительности.*



Разновысотность растений и «разноглубинность» - важные оси дифференциации экологических ниш в биогеоценозе.

В сомкнутом фитоценозе на разной высоте различается режим освещения, на разной глубине – режим увлажнения, содержания элементов минерального питания.

***Ярусное расчленение ведет к более полному использованию надземной среды растениями, входящими в состав биогеоценоза, и представляет собой экологическое дополнение одних видов другими.***



**Рис. 3-1.** Ярусность и условия освещения в лесу. Различные виды деревьев, кустарников и трав, имеющие листья на разной высоте над уровнем почвы (слева), адаптированы к неодинаковой интенсивности света (справа). Уменьшение освещенности является результатом поглощения солнечного света листвой.

## Два основных варианта разновысотности:

1. **Ярусность**, когда на глаз видно расчленение биоценоза по вертикали на четко отграниченные слои-ярусы
2. **Вертикальный континуум**, когда такие слои в биоценозе не различаются.

**В подземной части биоценоза** ярусов в распределении подземных органов, за редким исключением, не наблюдается.

*Наиболее четко ярусность наблюдается в лесах умеренной зоны, где четко разграничиваются ярусы: древесный (с двумя-тремя подъярусами), кустарниковый (с одним-двумя подъярусами), травяной (с одним-двумя подъярусами) и моховой (мохово-лишайниковый).*

**Вертикальный континуум в природе встречается чаще четких ярусов.** Классический пример – вертикальная структура тропического леса. Континуальна вертикальная структура луговых и степных травостоев.

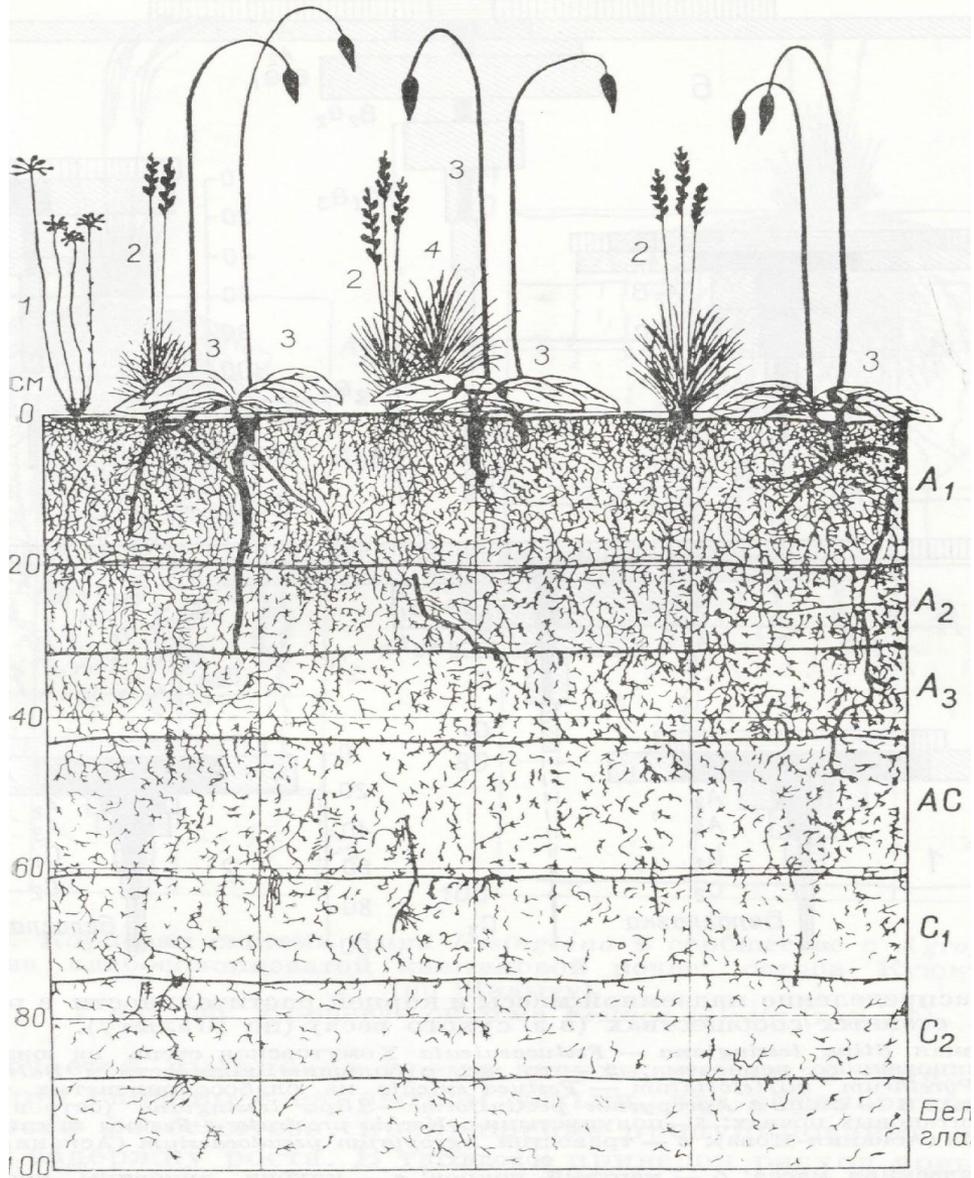
## Пример экосистемы с четкой ярусной дифференциацией



## Пример экосистемы с нечетко выраженной ярусностью



Рис. 81. Вертикальная проекция луговой степи в июне (по Алёхину). Квадраты соответствуют дециметрам. (Walter, 1968.)



Р и с. 93. Профиль корневых систем растений Хомутовской степи на обыкновенном черноземе (по Шалыгу).  
 1 — *Euphorbia seguieriana*; 2 — *Festuca sulcata*; 3 — *Salvia nutans*;  
 4 — *Stipa lessingiana*.

## Горизонтальная структура экосистемы.

**Мозаичность** – это явление неоднородности горизонтального сложения биоценоза. Горизонтально неоднородные структуры внутри биоценоза были названы **парцеллами**.

Неравномерность в распределении видов в пределах биоценозов и связанная с этим мозаичность обусловлены рядом причин:

**Эдафотопическая** (неоднородность рельефе, различная мощность мелкозема, присутствие песчаных линз)

**Эпизодическая** (обусловленная случайностью в произрастании растений)

**Ценобиотическая** (воздействие одних видов на другие через изменение среды, включая формирование нано-микрорельефа)

**Антропическая** (локальное воздействие человека – вырубки, кострища)

**Экзогенная** (воздействие внешних факторов – ветра, воды)





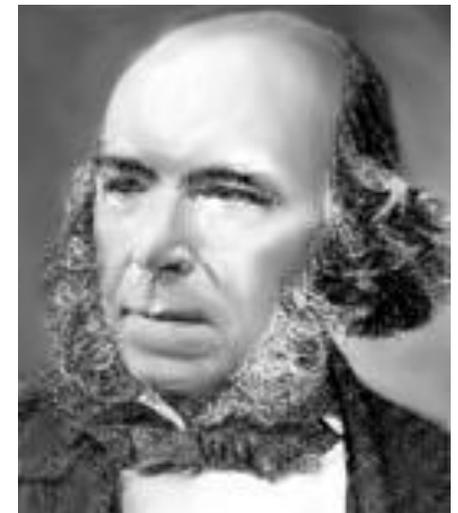
Соотношение **дискретности** и **непрерывности** в экосистемах – один из интереснейших и важнейших вопросов современной экологии.

Косвенным свидетельством этого являются незатухающие дискуссии по этой проблеме.

Представления о дискретности экосистем (**организмистские аналогии**) связаны с работами американского эколога **Ф. Клементса** начала XX в. Клементс продолжил философско-позитивистские аналогии английского философа **Г.Спенсера**, считавшего, что человеческое общество есть организм (классы общества – органы этого «организма»).



**Фредерик Клементс**  
**Frederic Edward Clements**  
**(1874-1945)**



**Герберт Спенсер**  
**Herbert Spencer (1820-1903)**

*Новые представления о непрерывности  
растительного покрова – теория континуума*



**Леонтий Григорьевич  
Раменский (1884-1953)**

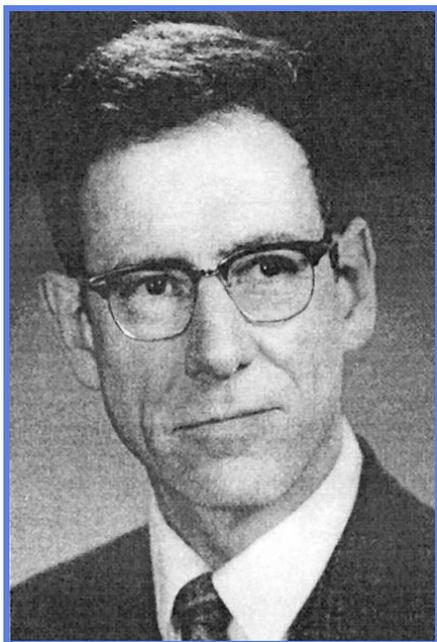
**КЛАССИКИ**



**Генри Глизон  
Henry Allan Gleason  
(1882-1975)**

## СОВРЕМЕННЫЕ КЛАССИКИ

Идеи континуума "пробили себе дорогу" лишь в 50-60-х годах XX в., когда были выполнены оригинальные исследования **Р. Уиттекера** (Whittaker, 1956) и школы американского фитоценолога и эколога **Дж. Кёртиса** (Curtis, 1959), исследовавших растительность штата Висконсин (США).



**Роберт Уиттекер**  
**Robert Harding Whittaker**  
(1920-1980)



**Джон Кёртис**  
**John T. Curtis**  
(1913-1961)

# Зависимость степени непрерывности растительного покрова от числа доминантов и видового разнообразия

Видовое разнообразие	Доминанты	
	сильные	слабые
высокое	 <p>непрерывность (тропический лес)</p>	 <p>непрерывность (травяные сообщества)</p>
низкое	 <p>дискретность (бореальный лес)</p>	<p>непрерывность (лишайники тундры)</p>   <p>дискретность (пустыня);</p>

## Коцепция единства дискретности и непрерывности в экологии

*Экосистемы представляют собой явление природы единое в проявлении дискретности и непрерывности (концепция относительности континуума)*

Даже хорошо различимые на местности две различные экосистемы имеют серию переходных состояний (переходных типов экосистем), совмещающих признаки как одной, так и другой экосистемы.

Даже в случае отсутствия визуально четко наблюдаемых границ между двумя экосистемами всегда имеются «буферные» состояния, где наблюдается в разной степени четкий переход преобладания признаков одной экосистемы над другой.

# МЕТОДЫ (ЗАКОНЫ) ОРДИНАЦИИ

Методы анализа и описания закономерностей распределения видов или сообществ вдоль некоторых осей (гипотеза градиентов видов и сообществ), определяющих характер варьирования экосистем.

**Ординация** (от лат. *ordination* – расположенный в порядке) – **упорядочение видов (*R-анализ*) или сообществ (*Q-анализ*) вдоль некоторых осей, определяющих характер их варьирования.**

## По методам различают ординации:

- **прямую** (ординация ведется по реальным факторам среды – экологическим, пространственным, временным),
- **непрямую** (упорядочение объектов происходит вдоль направления изменения сходства между описаниями или связи между видами),
- **одномерную** (ординация ведется вдоль одного фактора или одной оси) и
- **многомерную**,

**Методы ординации** призваны оценивать связь видов или сообществ с факторами среды, вскрывать влияние этих факторов и учитывать распределение видов вдоль них

- ***Прямой градиентный анализ*** – один из наиболее эффективных методов ординации, который выполняется при возможности прямого измерения фактора среды, используемого как ось ординации.

- **Факторный анализ** – раздел статистического многомерного анализа, объединяющий методы оценки размерности множества наблюдаемых переменных путем исследования структуры **корреляционных** (или **ковариационных**) **матриц** связи или сходства этих переменных.

Основное предположение, лежащее в основе всех методов факторного анализа, заключается в том, что корреляционные связи между всеми наблюдаемыми переменными определяются существенно меньшим числом гипотетических, ненаблюдаемых переменных или факторов.

## Пример результатов непрямой ординации лесных экосистем

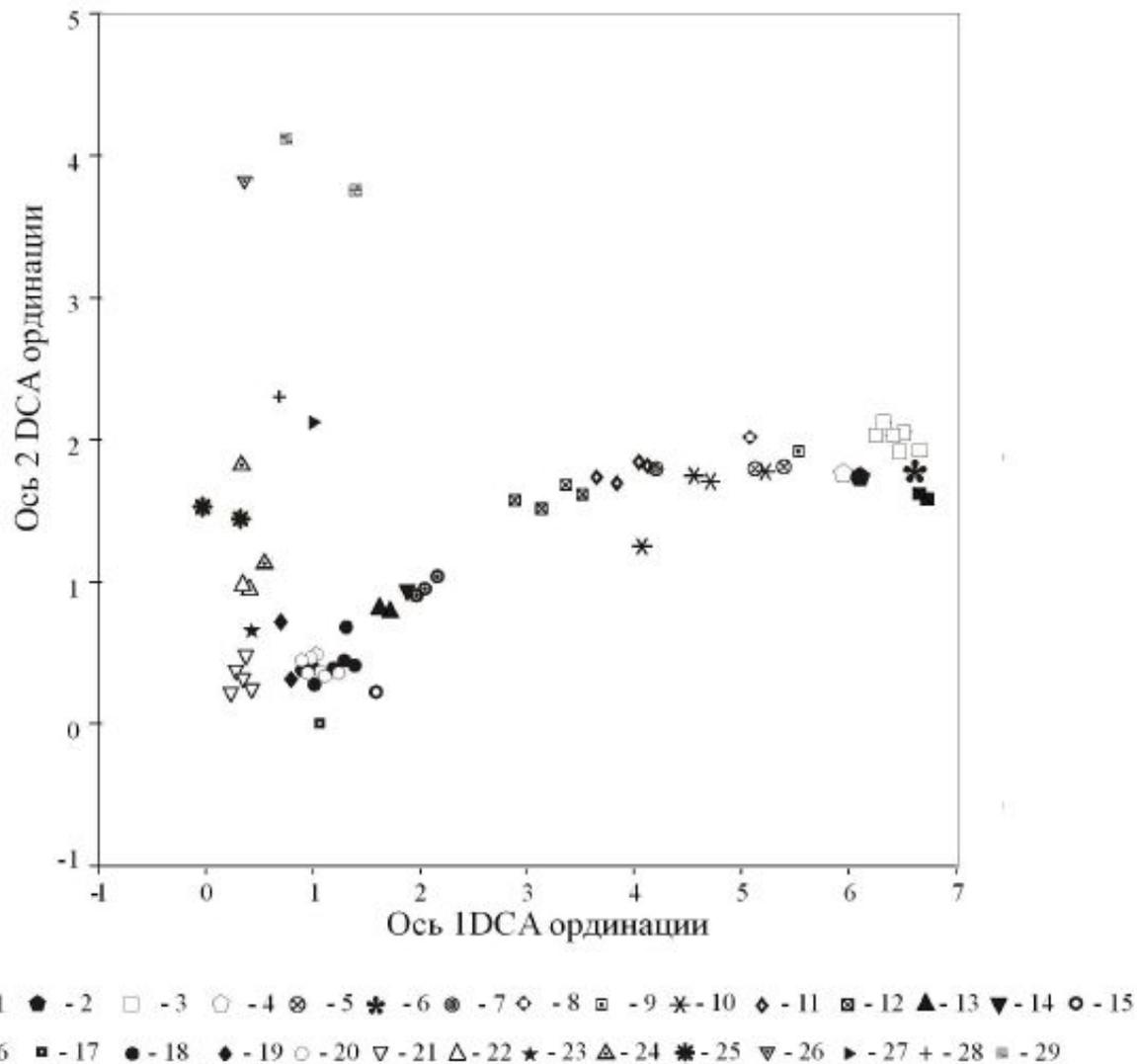


Рис. 2. DCA-ординация растительных сообществ бассейна р. Сарлы. Номера условных обозначений соответствуют номерам сообществ в разделе “Типы растительных сообществ бассейна р. Сарлы и их ординация”

# Биоразнообразие экосистем

Видовое богатство – общее количество видов живых существ в сообществе.

Чем больше видов – тем устойчивее сообщество.

*Численность – количество особей на единицу площади.*

- **Научный (академический) интерес** к проблеме биоразнообразия связан с возможностью познания механизмов формирования структуры сообществ и экосистем разного масштаба.

Как подчеркивает **Р. Уиттекер**, сообщества «... являются функциональными системами дифференцированных по нишам видов, а структура сообщества, дифференцированная во времени и пространстве, значимость и разнообразие видов – это взаимосвязанные проявления организации видов в сообществах».

# ГИПОТЕЗЫ АЛЬФА-, БЕТА- И ГАММА-РАЗНООБРАЗИЯ

Роберт Уиттекер (R. Whittaker) в 1960 г. предложил различать следующие типы разнообразия:

- **альфа-разнообразие** (разнообразие внутри сообщества, разнообразие «в узком смысле» – видовое богатство, измеряемое числом видов на единицу площади или объема, и соотношение количественных показателей участия видов в сложении сообщества, измеряемое **выравненностью видов** [англ. *evenness of equitability*]);

- **бета-разнообразие** (разнообразие между сообществами, показатель степени дифференцированности распределения видов или скорости изменения видового состава, видовой структуры вдоль градиентов среды;
- **гамма-разнообразие** (разнообразие ландшафтов, разнообразие «в широком смысле» – объединение альфа- и бета-разнообразия; простейшим показателем гамма-разнообразия будет конкретная флора, список видов в пределах ландшафта).

# БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ

## Тинемана

Сформулированные немецким гидробиологом **Августом Тинеманом** в 1939 г.

законы экологического разнообразия, согласно которым:

- чем разнообразнее условия существования в пределах биотопов (больше размерность экологической ниши), тем больше число видов в данном биоценозе;



**Август Тинеман**  
**August Friedrich**  
**Thienemann (1882-1960)**

- чем больше отклоняются от нормы (оптимума) условия существования в пределах биотопа, тем беднее видами становится биоценоз и тем больше особей будет иметь каждый из «оставшихся» видов (этот принцип **Ю.И. Чернов** называет ***правилом компенсации***).

*Таким образом, число особей и число видов связаны обратной зависимостью.*

Данный принцип сформулирован и как ***правило Крогеруса***.

# В качестве примеров можно назвать:

- процесс «цветения» водохранилищ равнинного типа (массовое развитие сине-зеленых водорослей в условиях повышенного загрязнения водоемов);



- и периодическое массовое развитие в тундре всего двух видов грызунов (леммингов [Myodos]); Чернов, 1991).



# Индексы биоразнообразия

## Индекс (показатель) Симпсона

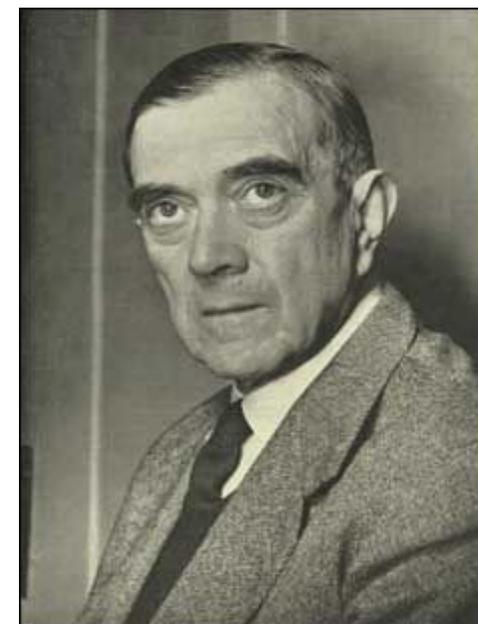
(Edward Hugh Simpson; публикация 1951 г.;  
или **Симпсона – Джини**)

$$ED_2 = \frac{S}{\sum_{i=1}^S [n_i / N]^2} ,$$

$S$  – число видов в сообществе;

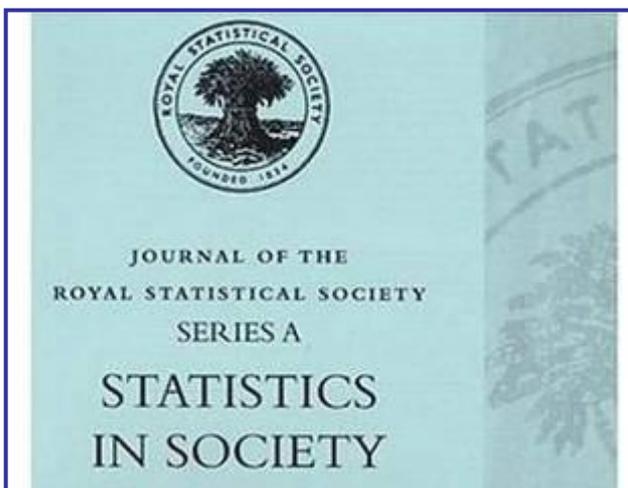
$N = \sum n_i$  – общее число особей;

$n_i$  – число особей вида  $i$ , (суммарный вес, покрытие вида  $i$ )



Коррадо Джини  
Corrado Gini (1884-1965)

Журнал Королевского статистического Общества Великобритании, в котором в 1951 г. Эдуард Симпсон опубликовал статью с индексом разнообразия.



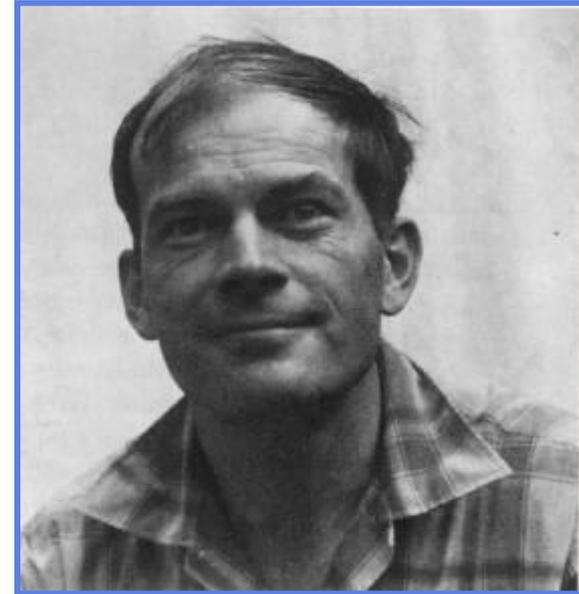
# МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗНАЧИМОСТИ ВИДОВ

Формализация кривых относительных оценок значимости видов в сообществе:

- гипотеза случайных границ между экологическими нишами Р. Мак-Артура

$$n(k) = (N / S) * \sum_{i=1}^k [ 1 / (S - i + 1) ] ,$$

где  $S$  – число видов в описании,  $N = \sum n(i)$  – сумма значимостей всех видов,  $n(k)$  – значимость вида  $k$  в ряду от  $i=1$  (наименее значимый вид) до  $i=S$  (наиболее значимый вид);



Роберт Мак-Артур  
Robert H. MacArthur (1930-1972)

# ПОСТУЛАТЫ ВИДОВОГО ОБЕДНЕНИЯ

Основные закономерности, которые автоматически осуществляются в ходе нарушения экологического разнообразия в сообществе и которые необходимо учитывать в процессе хозяйственной деятельности (борьба с вредителями, акклиматизация и пр.).

- нарушение консорционной целостности (с исчезновением вида консорта-детерминанта, образующего консорцию, исчезают и многие виды-консорты; *"никто не гибнет в одиночку"*);

- вновь внедрившийся вид приводит к перераспределению пространства экологических ниш сообщества, сужает возможности менее конкурентоспособных видов и тем самым «подталкивает» их к исчезновению или сокращению численности (*"незваный гость хуже..."*);
- при исчезновении трофической цепи (сети) видов возникает новая трофическая цепь (сеть) из видов-аналогов, позволяющая перерабатывать поступающую извне энергию, но зачастую более «бедная» по экологическому разнообразию (*"свято место пусто не бывает"*);

- с антропоцентристской точки зрения замена видов или трофических цепей (сетей) может быть в хозяйственном плане как желательна, так и нежелательна, причем второе происходит чаще (следует учитывать бóльшую «реактивность» рудеральных видов при «освобождении» пространства экологических ниш; *"старый друг лучше новых двух"* – в этом проявляется **третий закон-афоризм экологии Б. Коммонера (B. Commoner) – природа «знает» лучше – nature knows best**).

# ПРАВИЛО КРОГЕРУСА О ДОМИНИРОВАНИИ ВИДОВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

В биотопах с экстремальными условиями, как правило, доминируют узкоспециализированные виды с относительно большим количеством особей.

Это правило, сформулированное **Р. Крогерусом** в 1932 г..

Рольф Крогерус  
Rolf Krogerus  
(1882-1966)



Фото 1946 г.

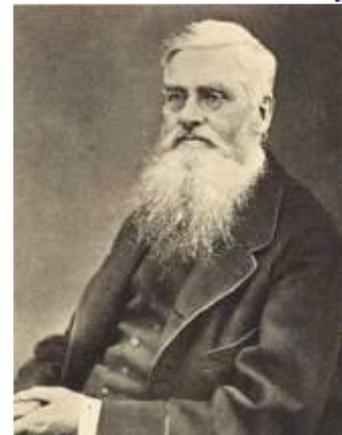
# ПРАВИЛО ДЕ КАНДОЛЯ – УОЛЛЕСА (ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ)

По мере продвижения с севера на юг, как правило, наблюдается увеличение видового разнообразия сообществ.

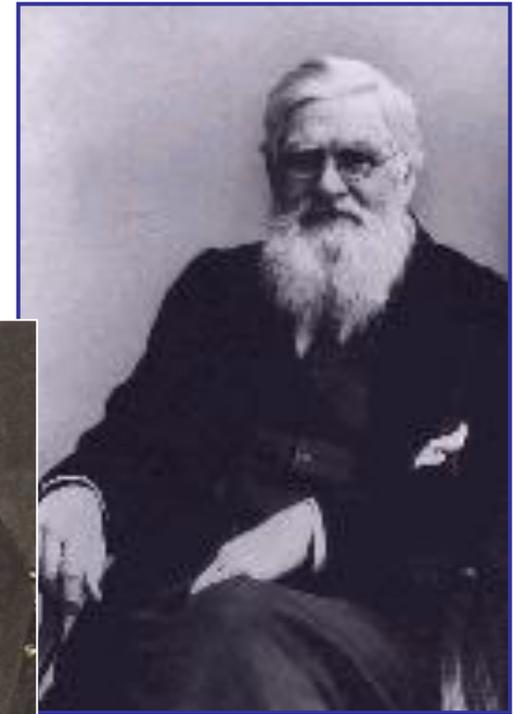


Альфонс Декандоль, Alphonse Louis  
Pierre Pyrame de Candolle (1806-1893)

Правило независимо друг от друга сформулировали **А. Декандоль** в 1855 г. и **А. Уоллес** в 1859 г.



Альфред Уоллес  
Alfred Russel Wallace (1823-1913)



# ПРАВИЛО МИНИМУМА ВИДОВ Ремане

Парадокс солоноватых вод, согласно которому минимум разнообразия морских и пресноводных видов животных наблюдается, как правило, в экотонной зоне (при солености 5-8‰); это правило известно и как *«эффект Ремане»* (Remane, 1948).

Адольф Ремане  
Adolf Remane  
(1898-1976)



# ПРАВИЛО ДАРЛИНГТОНА (СВЯЗИ РАЗМЕРОВ ОСТРОВА С ЧИСЛОМ ВИДОВ)

Уменьшение площади острова в десять раз, как правило, сокращает число живущих на нем животных (в частности, амфибий и рептилий) вдвое.

В качестве подтверждения этого правила **Ф. Дарлингтон** (Darlington, 1957) приводит следующую схему приблизительного соотношения площади островов Вест-Индии и числа видов амфибий и рептилий на них.

Приблизительная площадь, кв. миль	Теоретическое число видов	Действительное число видов
40000	80	76-84
4000	40	39-40
400	20	-
40	10	9
4	5	5



**Филипп Дарлингтон**  
**Philip Jackson**  
**Darlington, Jr.**  
**(1904-1983)**

# Энергетическая структура экосистемы

С точки зрения трофических отношений **экосистема** состоит из двух групп организмов:



Вильгельм Пфеффер  
Wilhelm Pfeffer (1845-1920)

- **автотрофных** (самостоятельно «питающихся», осуществляющих, в основном, фиксацию световой энергии и использующих простые неорганические вещества для построения сложных веществ)
- **гетеротрофных** (питающихся другими, для которых характерны утилизация, перестройка и разложение сложных веществ).

Это разделение было предложено в 1885 г. немецким биологом **Вильгельмом Пфеффером.**

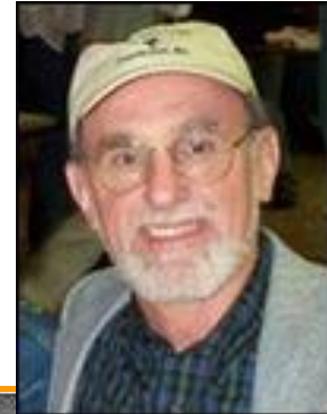
# В составе экосистемы выделяют следующие компоненты:

- **неорганические вещества** (С, N, P, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O и т.д.);
- **органические вещества** (белки, углеводы, липиды, гуминовые кислоты и т.д.);
- **климатический режим** (температура и другие физические факторы);
- **продуценты** (автотрофные организмы, главным образом зеленые растения, которые способны создавать пищу из простых неорганических веществ);

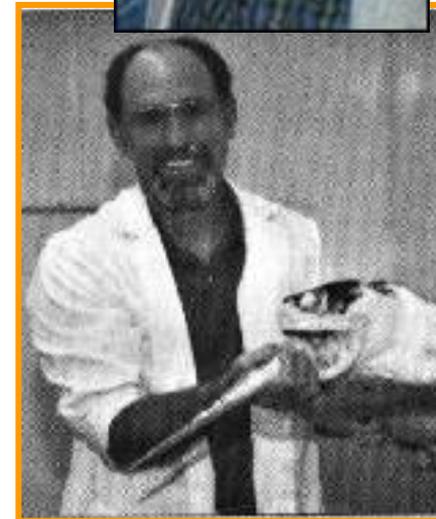
- **макроконсументы** или **фаготрофы** (гетеротрофные организмы, главным образом животные, которые поедают другие организмы или частицы органического вещества);
- **микроконсументы, сапрофиты, редуценты** или **осмотрофы** (гетеротрофные организмы, преимущественно бактерии и грибы, которые
  - разрушают сложные органические соединения мертвой протоплазмы
  - поглощают некоторые продукты разложения
  - высвобождают неорганические вещества, пригодные для использования продуцентами, а также органические вещества, способные служить источниками энергии для других биотических компонентов экосистемы).

Р. Вигерт и Д. Оуэнс разделяют **гетеротрофов** на две группы (учитывается разрыв во времени между потреблением живого и мертвого вещества):

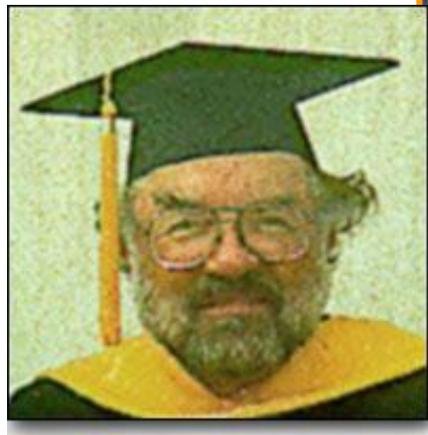
- **биофаги** (**биотрофы**; организмы, поедающие другие живые организмы);
- **сапрофаги** (**сапротрофы**; организмы, питающиеся мертвым органическим веществом).



Ричард Вигерт  
Richard G. Wiegert  
(1948-2002)

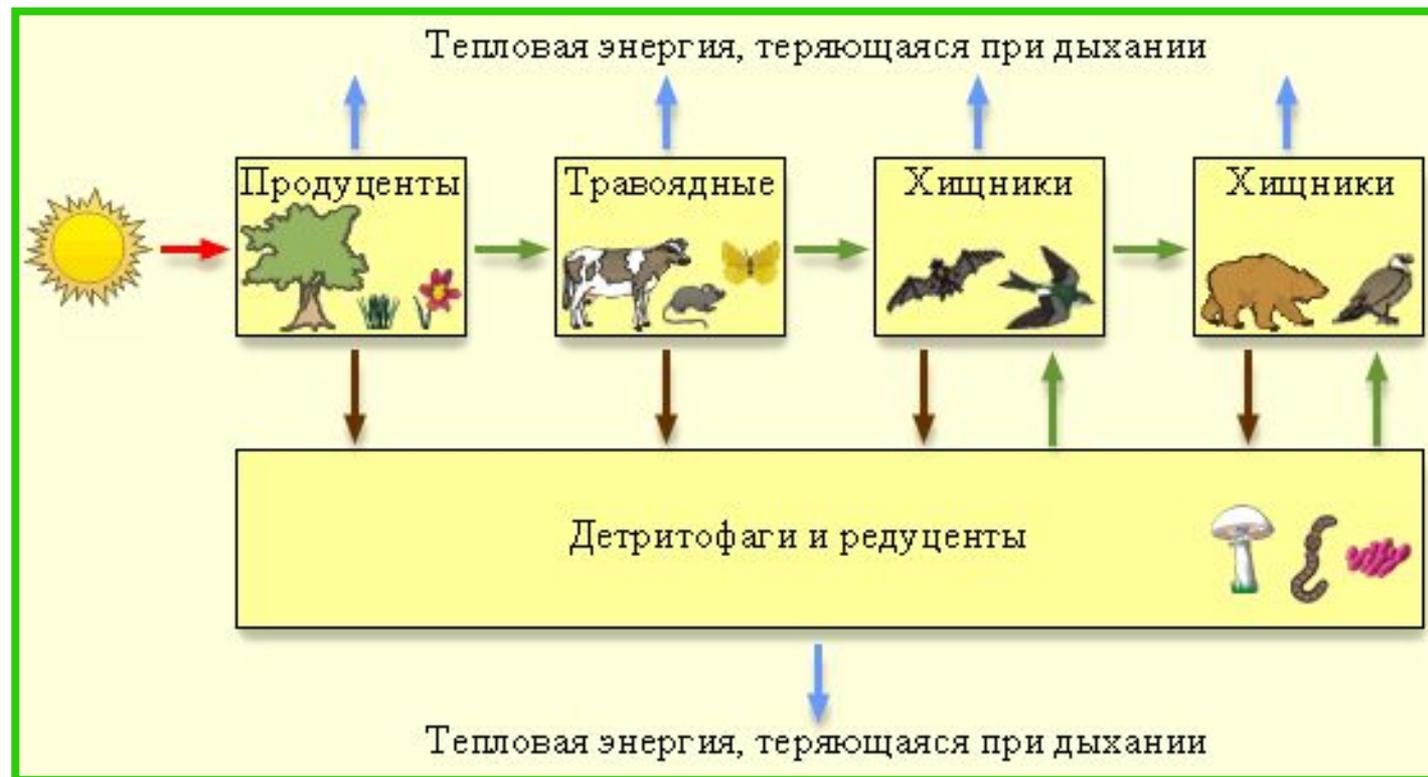


Дэвид Оуэнс  
David W. Owens  
(г.р. 1941)



# ПИЩЕВЫЕ ЦЕПИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПИРАМИДЫ

Внутри экосистемы органические вещества создаются автотрофными организмами (например, растениями). Растения поедают животные, которых, в свою очередь, поедают другие животные. Такая последовательность называется **пищевой цепью**; каждое звено пищевой цепи называется **трофическим уровнем** (греч. *trophos* – питание).



Поток энергии  
через типичную  
пищевую цепь

Организмы первого трофического уровня называются ***первичными продуцентами***.

На суше большую часть продуцентов составляют растения лесов и лугов; в воде это, в основном, зелёные водоросли.

Кроме того, производить органические вещества могут синезелёные водоросли и некоторые бактерии.



Организмы второго трофического уровня называются **первичными консументами**, третьего трофического уровня – **вторичными консументами** и т. д.

**Первичные консументы** – это травоядные животные (многие насекомые, птицы и звери на суше, моллюски и ракообразные в воде) и паразиты растений.

**Вторичные консументы** – это плотоядные организмы: хищники либо паразиты.



Существует ещё одна группа организмов, называемых **редуцентами**.

Это **сапрофиты** (обычно, бактерии и грибы), питающиеся органическими остатками мёртвых растений и животных (**детритом**). Детритом могут также питаться животные (**детритофаги**), ускоряя процесс разложения остатков. Детритофагов, в свою очередь, могут поедать **хищники**. В отличие от **пастбищных пищевых цепей**, начинающихся с первичных продуцентов (то есть с живого органического вещества), **детритные пищевые цепи** начинаются с детрита (то есть с мёртвой органики).



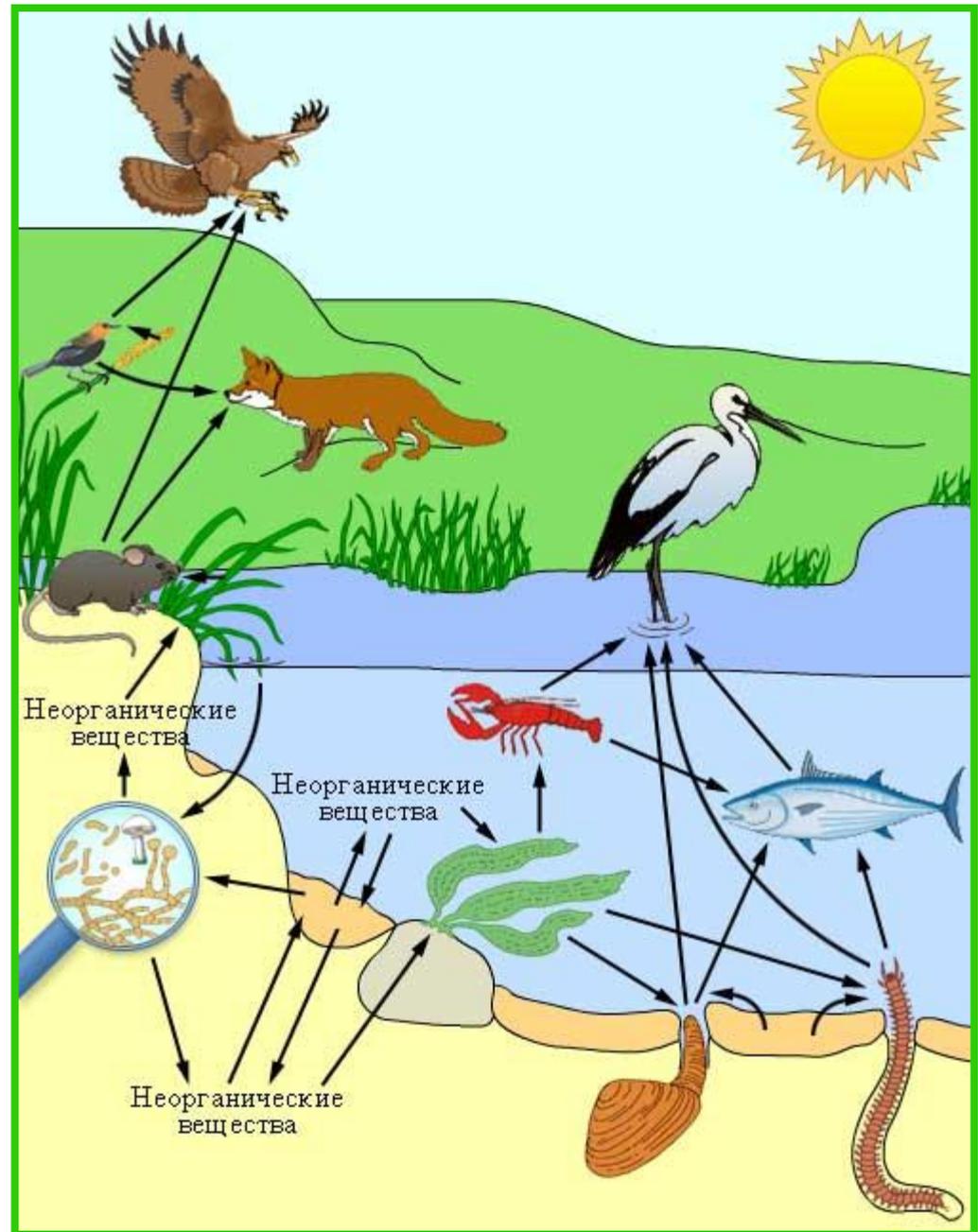
Дождевые черви



Гриф

В схемах **пищевых цепей** каждый организм представлен питающимся организмами какого-то определённого типа. Действительность намного сложнее, и организмы (особенно, хищники) могут питаться самыми разными организмами, даже из различных пищевых цепей. Таким образом, пищевые цепи переплетаются, образуя **пищевые сети**.

Пример пищевой сети

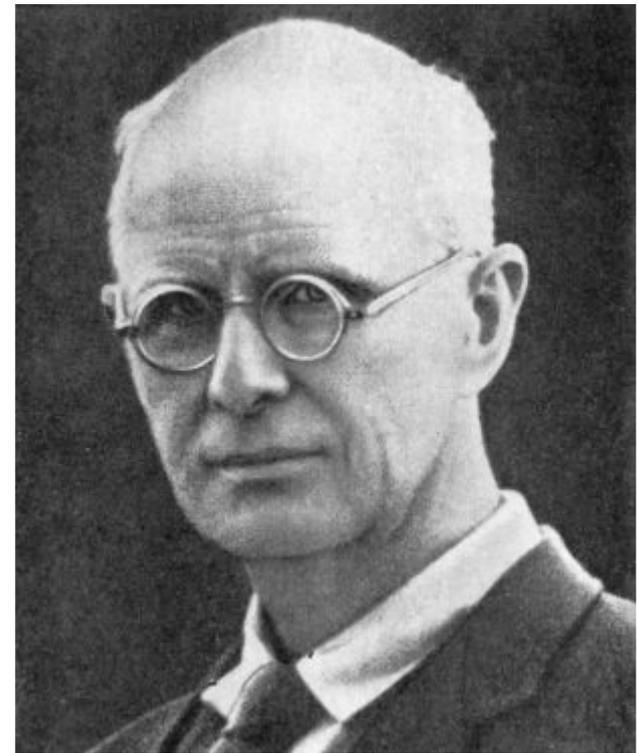


# ЗАКОН ПИРАМИДЫ ЧИСЕЛ Элтона

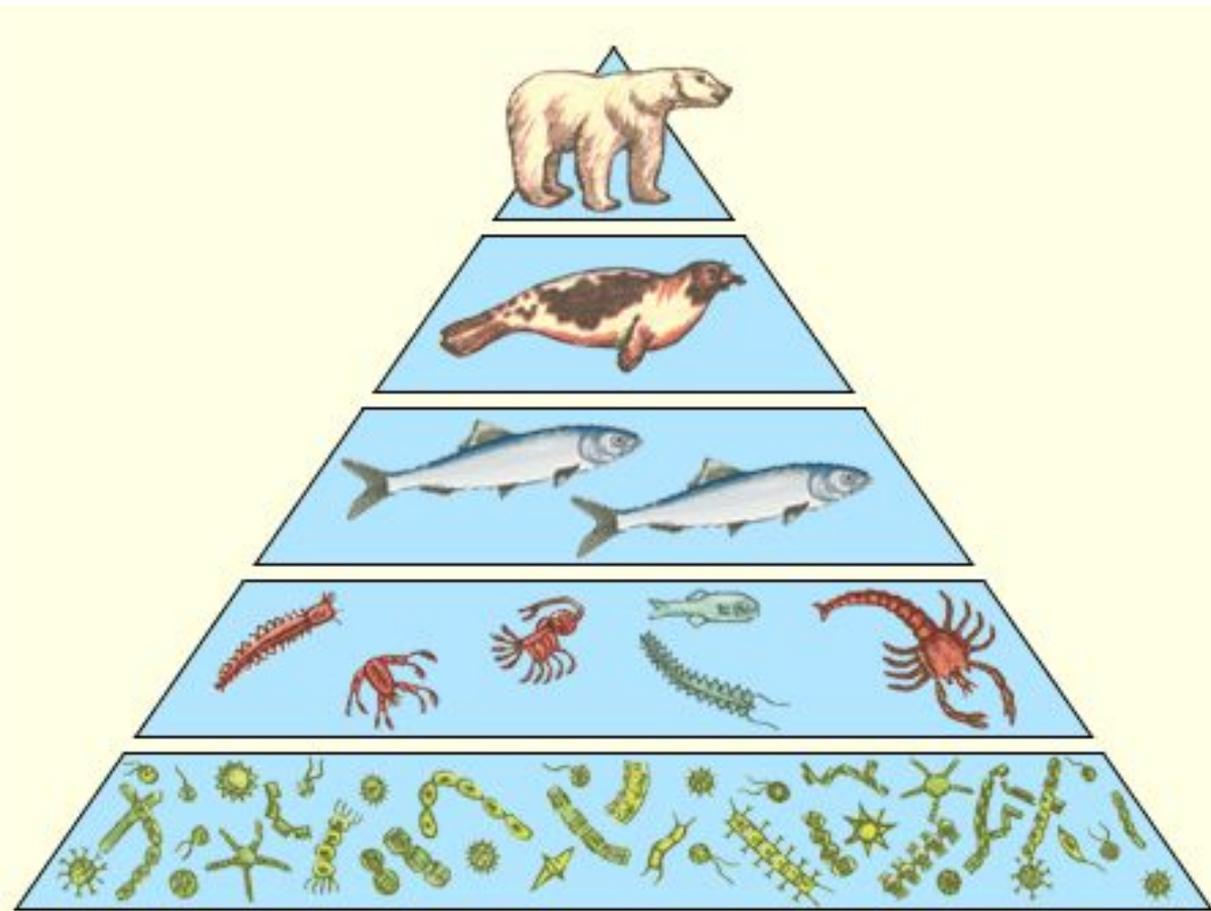
Число индивидуумов в последовательности трофических уровней убывает и формирует *пирамиду чисел*.

Закон предложен

**Ч. Элтоном** в 1927 г.



Чарльз Элтон  
Charles Sutherland Elton  
(1900-1991)



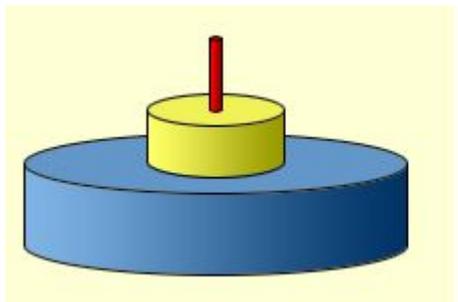
Упрощённый вариант экологической пирамиды

В трофических цепях, где энергия передается в основном через связи системы «хищник – жертва», **закон пирамиды чисел** наблюдается особенно отчетливо: общее число особей, участвующих в цепях питания, с каждым звеном уменьшается.

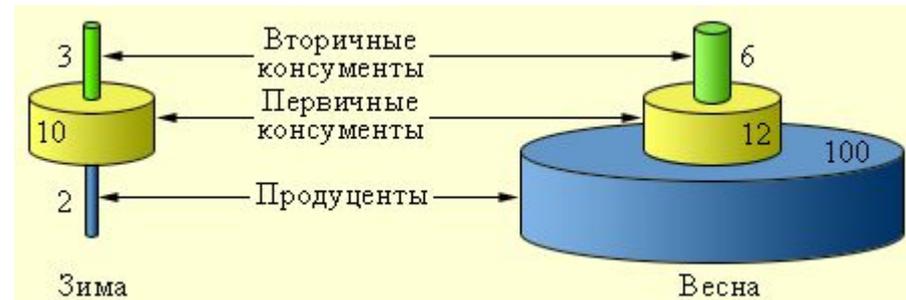
Однако возможны исключения из этого закона (*тогда, закон ли это?*): например, тысячи насекомых могут питаться одним деревом...

# ЗАКОН ПИРАМИДЫ БИОМАСС

**Пирамиды биомасс** представляют более фундаментальный интерес, так как они дают «...картину общего влияния отношений в пищевой цепи на экологическую группу как целое» (Одум, 1975).



Пирамида биомасс



Пример сезонного изменения в пирамиде биомассы

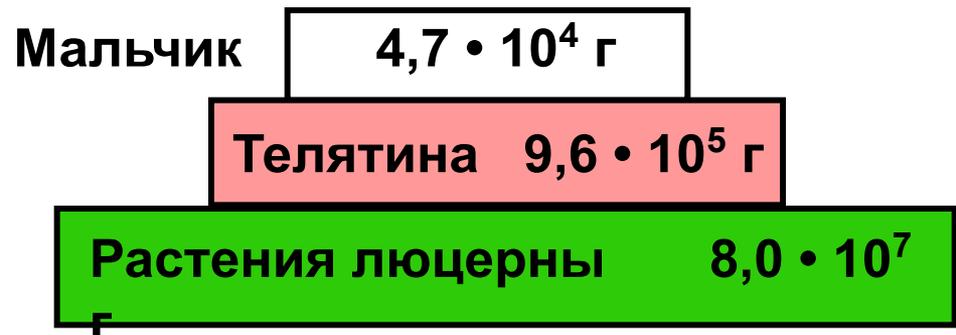
# ЗАКОН ПИРАМИДЫ ПРОДУКТИВНОСТИ

Пирамида продуктивности - более стабильная пирамида, чем **пирамида чисел** или **пирамида биомасс**, которая в значительно бóльшей степени отражает последовательность трофических уровней.

Отношение каждого уровня **пирамиды продуктивности** к ниже расположенному интерпретируется как **эффективность**.



**a**



**b**

Прибавка человеческих тканей



**c**

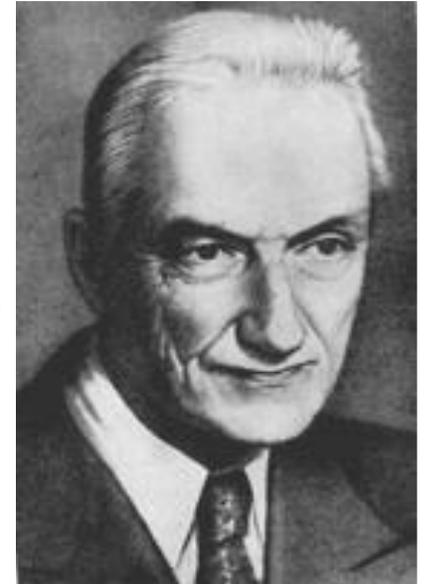
Рис. Три типа экологических пирамид для пищевой цепи «люцерна – теленок – мальчик» (Одум, 1975, с. 107);  
а – пирамида чисел, б – пирамида биомасс, с – пирамида продукции

# ГИПОТЕЗА КОНСОРТИВНЫХ СВЯЗЕЙ Беклемишева – Раменского



Владимир Николаевич  
Беклемишев (1890-1962)

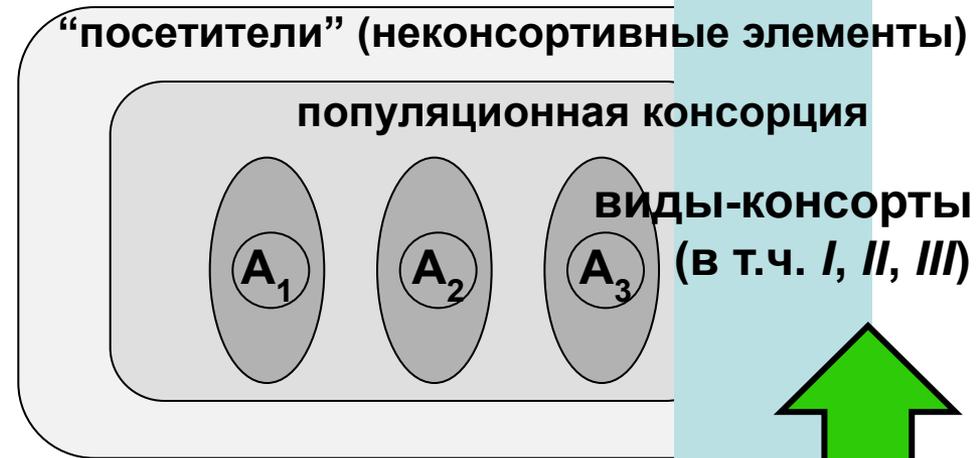
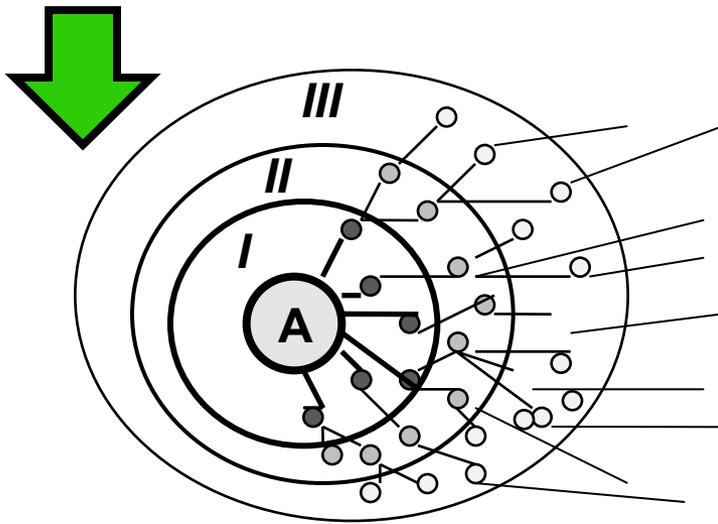
Представления о консорции  
были независимо сформули-  
рованы зоологом  
**В.Н. Беклемишевым** в 1951 г.  
и ботаником **Л.Г. Раменским** в  
1952 г.



Леонтий Григорьевич  
Раменский (1884-1953)

**Консорция** - основная ячейка трансформации энергии в экосистеме, являющаяся ее структурной частью.

В качестве ядра **индивидуальной консорции** обычно выступает автотрофное растение-эдификатор, компонентами (видами-консортами) являются непосредственно связанные с ним (трофически и топически) организмы.



⊙ A, ⊙ A<sub>i</sub> ядро-детерминант

Ядром **популяционной консорции** является вся популяция или вид в целом (например, темнохвойные деревья пихты).