

Лекция 17

Структура и функционирование биогеоценозов

Термин «экосистема» впервые предложил английский эколог А.Тэнсли в 1935 г.

Однако представления об экосистемах как особой форме взаимоотношений организмов со средой своего обитания возникли значительно раньше.

Определение А.Тэнсли (1935):

Экологическая система, или экосистема - любая совокупность организмов, существующих в определенном объеме пространства, и их связей между собой и окружающей средой.

Определение Л. фон Берталанфи (1951):

Система – любое множество элементов любой материальной природы, которые находятся в определенных отношениях друг к другу.

Легко видеть, что понятие экосистемы является очень широким и не имеет ранга размерности. Экосистемой можно назвать любой объем пространства, в котором существуют живые организмы, хотя бы один.

Ею может быть и капля воды с одной бактерией, аквариум, пруд, пилотируемый космический корабль, Мировой океан и вся Биосфера Земли.

Поэтому в 1944 г. русский геоботаник *В.Н. Сукачев* предложил более конкретный термин «**биогеоценоз**».

Биогеоценоз - участок земной поверхности (в том числе и водной) с определенной совокупностью живых организмов и вполне однородными условиями среды, достаточно отделенный от других участков, в пределах которого осуществляется более-менее замкнутый процесс круговорота веществ.

Современное определение системы:

Система – это совокупность взаимодействующих между собой относительно элементарных структур или процессов, объединенных в единое целое выполнением некоторой общей задачи, несводимой к функциям её компонентов.

Биогеоценозы, находящиеся в гидросфере, часто называются **биогидроценозами**.

Примерами биоегеоценозов являются лес, луг, пруд, небольшое озеро, болото, ручей и т. д.

В крупных водоемах – океанах, морях, больших озерах, например, Байкал и т.п., выделяют несколько биогидроценов. В их числе – биогидроценозы литорали, пелагиали, абиссали, бентали и пр.

Однако поскольку термин «экосистема» легче произносить, в дальнейшем мы будем употреблять его, но понимать в смысле биогеоценоза.

Существование всех экологических систем обусловлено постоянным потоком энергии и круговоротом вещества в них.

Все организмы на основании своей функциональной роли в экосистеме подразделяются на три важнейшие группы:

- Продуценты
- Консументы
- Редуценты.

Продуценты, или автотрофные организмы, создают органические вещества из неорганических в процессах фотосинтеза и хемосинтеза.

Часть электромагнитной энергии солнечного излучения при этом переходит в энергию химических связей синтезируемых органических веществ.

Консументы, или гетеротрофные организмы, не способны создавать самостоятельно органические вещества из неорганических, поэтому они используют для своей жизнедеятельности органические вещества, созданные автотрофными организмами.

Редуцентами являются преимущественно одноклеточные гетеротрофные организмы (археи, бактерии, протисты), а также некоторые многоклеточные – грибы, актиномицеты.

Они разлагают мельчайшие органические остатки до простейших неорганических соединений – H_2O , CO_2 , N_2 и др., вновь возвращая их в экосистему

Впервые целостные представления о закономерностях трансформации вещества энергии в экологических системах разработал американский ученый *Раймонд Линдеман*.

Он в 1942 г. опубликовал работу о превращениях солнечной энергии в одном из арктических озер США.

Тем самым были заложены основы нового направления экологии – *экологической биоэнергетики*, которая оказала значительное воздействие на развитие гидроэкологии и экологии в целом.

В дальнейшем это направление интенсивно разрабатывалось многими учеными во всем мире. Среди них необходимо особо отметить *Г. Г. Винберга*, который в 1948 – 1966 гг. работал в Беларуси и стал основоположником белорусской экологической школы.

Продуценты являются основой существования всех экологических систем и биосферы Земли в целом.

Только они способны создавать органические вещества из неорганических в процессах *фотосинтеза* и *хемосинтеза*.

По этому признаку продуценты подразделяются на две большие группы - *фотосинтетиков* и *хемосинтетиков*.

Сущность синтеза органических веществ состоит в переносе атомов водорода и углерода на атомы углерода какого-либо другого соединения, в результате чего происходит удлинение его углеродных цепочек.

Все реакции синтеза идут с затратой энергии. В процессах фотосинтеза используется энергия солнечного света, а в процессах хемосинтеза – энергия, выделяющаяся при окислении различных неорганических веществ.

Классификация автотрофных организмов

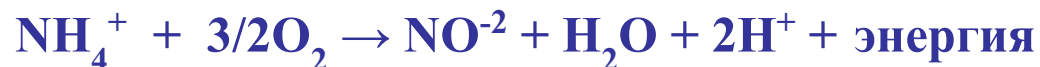
I. Хемосинтетики подразделяются на следующие основные группы соответственно природе окисляемых ими субстратов:

1. Нитрифицирующие бактерии;
2. Серобактерии и тионовые бактерии;
3. Железобактерии.
4. Водородные бактерии

II. Фотосинтетики подразделяются на основе конечных продуктов фотосинтеза:

1. Виды с неоксигенным фотосинтезом;
2. Виды с оксигенным фотосинтезом:
 - а. Виды с С₃-фотосинтезом;
 - б. Виды с С₄-фотосинтезом;
 - в. Виды с САМ-фотосинтезом.

Нитрифицирующие бактерии используют для синтеза органических соединений окисление восстановленных соединений азота



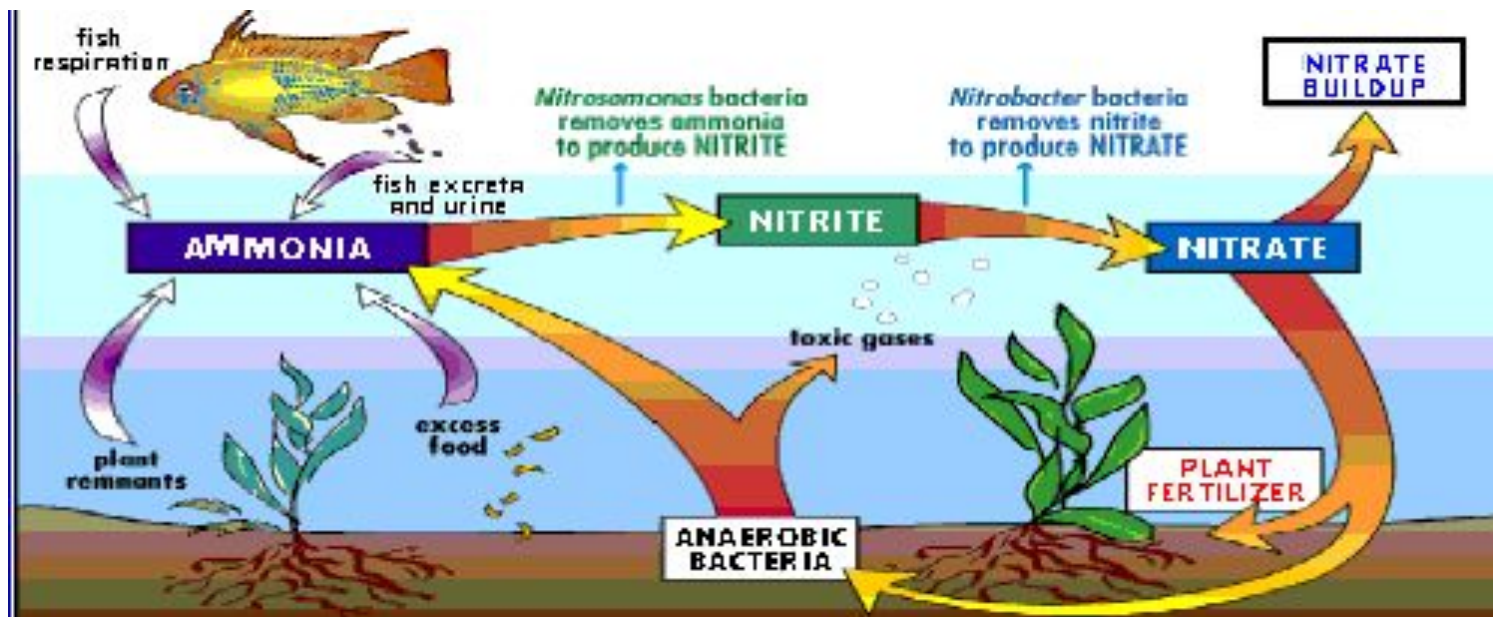
и далее



Данный процесс также иногда называют *нитратным дыханием*.

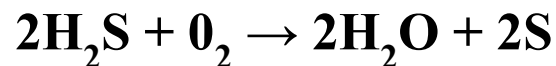
Образующиеся при окислении NH_4^+ ионы водорода (2H^+) и выделяющаяся энергия используются бактериями для фиксации CO_2 в процессе, аналогичном темновой фазе фотосинтеза высших растений (цикл Кальвина).

Нитрифицирующие бактерии играют важнейшую роль в процессах биогенной миграции азота в водных экосистемах, особенно в морских, где практически всегда имеет место дефицит связанного азота.



Цикл связанного азота в водоемах

Серобактерии (или тиобактерии) окисляют восстановленные соединения серы, чаще всего сероводород.



и далее до серной кислоты:



Выделяющаяся при этом энергия аккумулируется в молекулах АТФ.

К серобактериям относят многие фототрофные пурпурные и зеленые серобактерии, некоторые цианобактерии, а также ряд нефотосинтезирующих бактерий.

Обитают в пресных и солёных водах. Некоторые из них хорошо растут при низкой температуре, другие (*Thiospirillum pistiense*) развиваются в геотермальных серных источниках при температуре более 50°C.

Играют большую роль в биогенном круговороте серы в водоемах.

Железобактерии окисляют двухвалентное железо до трёхвалентного и используют освобождающуюся при этом энергию на усвоение углерода из CO_2 или карбонатов.

Они чрезвычайно широко распространены как в пресных, так и в морских водоемах, играют большую роль в круговороте железа в водных экосистемах. Благодаря железобактериям, на дне болот и морей образуется огромное количество отложений железных и марганцевых руд.

Окисление двухвалентного железа протекает следующим образом:



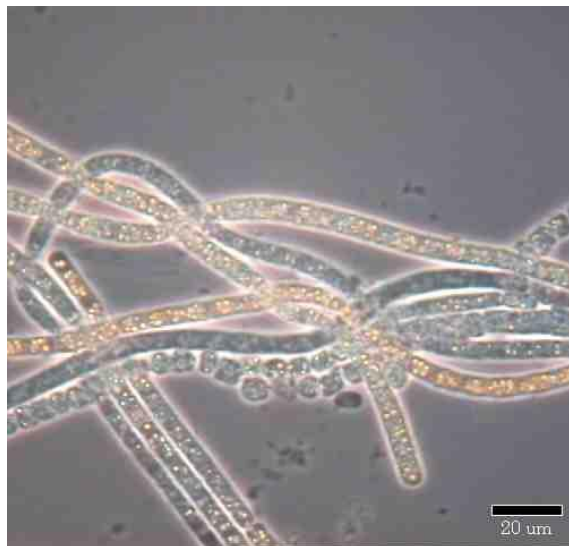
Эта реакция сопровождается очень малым выходом энергии, поэтому для синтеза органических веществ железобактериям приходится окислять большое количество сернокислого железа – не менее 500 г на 1 г образованной бактериальной биомассы. Для сравнения, серобактерии для образования 1 г биомассы окисляют только 10 г серы.



Отложения окиси трехвалентного железа на дне ручья

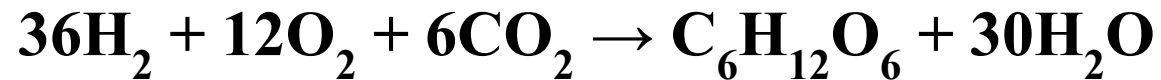


Бактериальный мат, образованный бесцветными серобактериями *Beggiatoa* в геотермальном источнике



Отдельные нити *Beggiatoa*

У водородных бактерий процесс хемосинтеза можно выразить следующим общим уравнением:

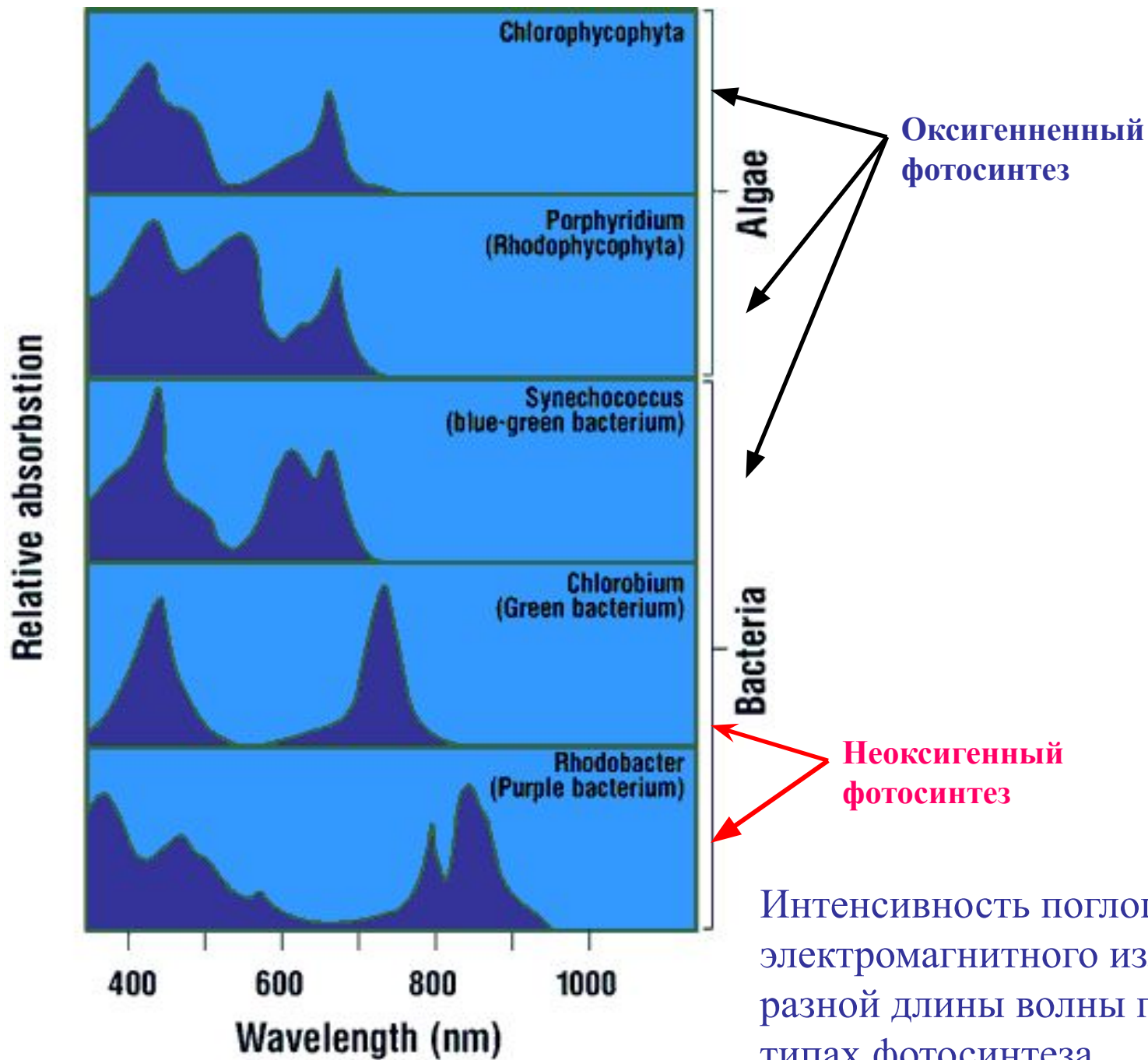


К видам с *неоксигенным фотосинтезом* (при котором не выделяется кислород) относятся зеленые и пурпурные бактерии. Поэтому этот тип фотосинтеза часто называют *бактериальным фотосинтезом*.

Его пигментами являются *бактериохлорофиллы a, b, c и d*. Максимум их поглощения лежит в диапазоне длин волн от 800 до 900 нм, т. е. за пределами диапазона фотосинтетически активной радиации (ФАР) у эукариотов, в области невидимой для человеческого глаза инфракрасной части спектра.

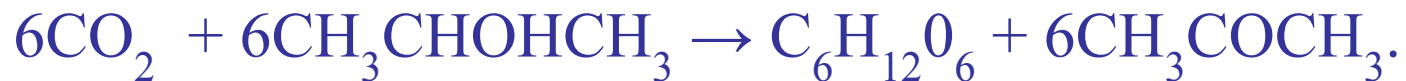
Поэтому виды с оксигенным и неоксигенным фотосинтезом в водных экосистемах не конкурируют между собой за свет.

Все виды с неоксигенным фотосинтезом являются анаэробами и развиваются только в бескислородных условиях.



При бактериальном фотосинтезе донором водорода является не вода, а другие вещества, как неорганические, например, сероводород (H_2S) и молекулярный водород (H_2), так и достаточно восстановленные органические соединения.

Поэтому его побочными продуктами являются не свободный кислород, а элементарная сера (S) или ее соединения, например, серная кислота (H_2SO_4), вода или более окисленные органические соединения, например:



К видам с оксигенным фотосинтезом (при котором выделяется кислород) относятся цианобактерии, ряд протистов и высшие растения.

У всех этих групп имеются особые пигменты (*хлорофиллы (a, b, c и d)* и некоторые другие), которые улавливают солнечный свет.

Хлорофиллы, несколько различающиеся по строению и спектрам поглощения, улавливают энергию видимого света в диапазоне длин волн 380 – 710 нм, который называют фотосинтетически активной радиацией (ФАР) .

Суммарное уравнение фотосинтеза можно представить в виде



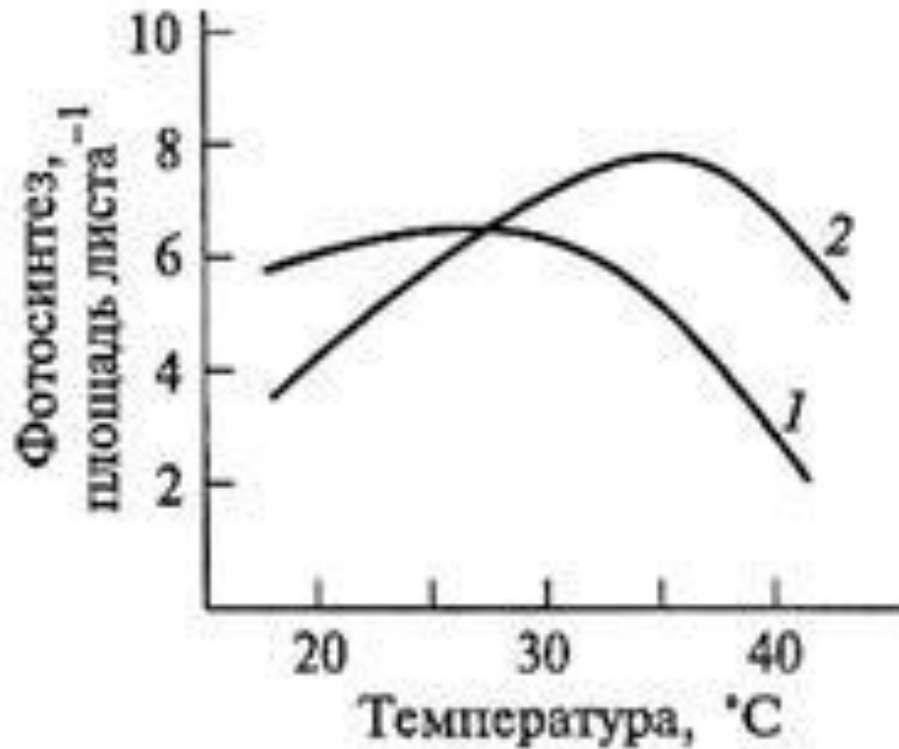
Выделяющийся в процессе фотосинтеза побочный продукт – кислород используется для дыхания всех аэробных организмов.

Типы окислительного фотосинтеза выделяют по способу фиксации растениями CO_2 .

У большинства видов растений он идет по *С3-пентозфосфатному пути, или циклу Кальвина*.

Однако у некоторых видов фиксация CO_2 происходит по *С4-дикарбоновому пути*. Поэтому эти группы растений названы *С3- и С4-растениями*.

Типичными С3-растениями являются пшеница, рожь, фасоль, клевер, горошек, а С4-растениями – кукуруза, сахарный тростник, просо, сорго.



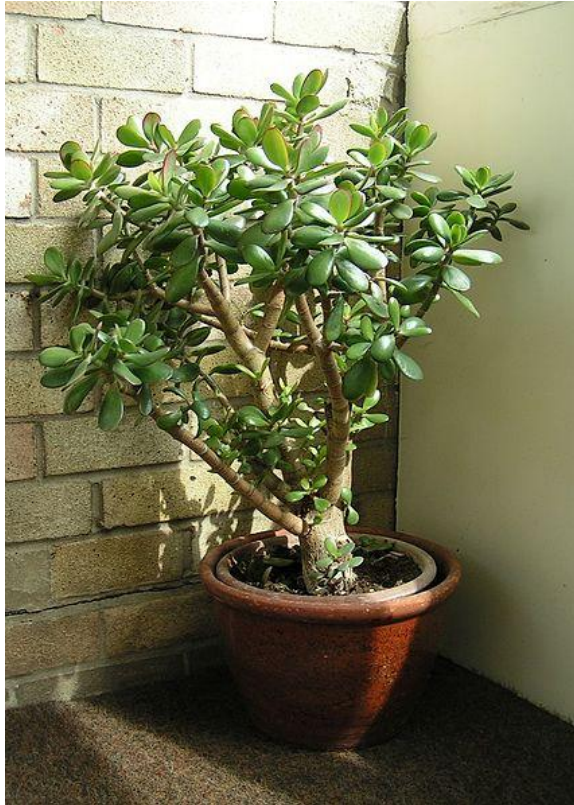
Интенсивность фотосинтеза у СЗ-растений (1) и С4-растений (2) в зависимости от температуры.

Видно, что температурный оптимум фотосинтеза у СЗ-растений приблизительно на 10°C ниже, чем у С4-растений.

Особый тип фотосинтеза встречается у растений – обитателей жарких пустынь, например, толстянковых, кактусов, молочаев и т. п. Их устьица в светлое время суток закрыты, чтобы предотвратить потерю воды через испарение, и открываются только прохладной ночью.

Углекислый газ, поглощаемый ночью через устьица, накапливается в клетке в форме органических кислот и фиксируется в углеводах при наступлении светлого времени суток.

Такой тип фотосинтеза получил название *CAM-метаболизм*, от *Crassulaceae acid metabolism*, т. е. кислотный метаболизм растений семейства толстянковых.



Толстянка



У растений существует и другой процесс – *фотодыхание*, или окисление органических соединений кислородом на свету до CO_2 и H_2O без образования АТФ.

Биологический смысл фотодыхания не вполне ясен. Предполагается, что оно может выполнять защитную функцию, связывая излишки кислорода, образующегося при фотосинтезе, или окисляя избыток восстановленных органических соединений.

У C_4 -растений фотодыхание отсутствует. Это отчасти объясняет их более высокую урожайность по сравнению с C_3 -растениями.

Консументы и редуценты не способны создавать органические вещества из неорганических.

Поэтому они используют органические вещества, созданные автотрофными организмами.

К ним относятся все животные и грибы, а также те протисты и прокариоты, которые не способны к фотосинтезу или хемосинтезу.

Границы между продуцентами, консументами и редуцентами часто очень размыты. Особенно это касается двух последних групп, поскольку обе они питаются готовыми органическими веществами, созданными продуцентами.

Поэтому часто их объединяют в одну группу консументов, в пределах которой их подразделяют их соответственно на макро- и микроконсументов

С другой стороны, все фотоавтотрофные организмы в темноте переходят к гетеротрофному питанию, разлагая созданные ими при фотосинтезе органические вещества. Более того, ряд их водных видов может потреблять растворенные в воде органические вещества даже на свету.

Ряд видов одноклеточных автотрофных протистов вступают в мутуалистические отношения с водными беспозвоночными по типу эндосимбиоза. Автотрофные организмы получают от животных углекислый газ и некоторые питательные вещества, а сами снабжают животных кислородом и органическими веществами.

Таким образом, два трофических уровня объединены в одном организме.

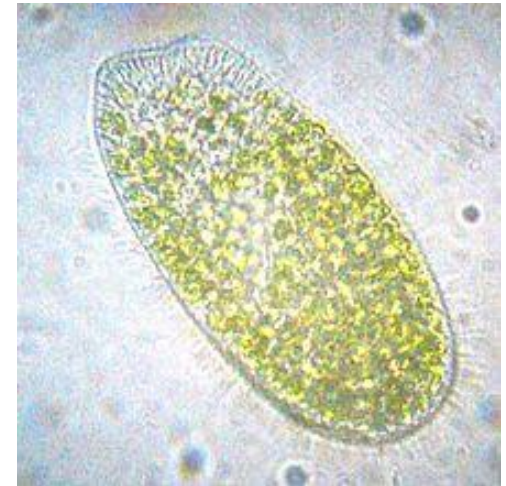
Наприме, в клетках энтодермы «зеленой» пресноводной гидры *Chlorohydra viridissima* живут одноклеточные водоросли из рода *Chlorella* – зоохлореллы.



Зеленая гидра



Делящаяся клетка хлореллы



Инфузория с симбионтными хлореллами – пример эндосимбиоза двух одноклеточных организмов

Распространённый в Тихом океане крупнейший в мире двустворчатый моллюск – гигантская тридакна *Tridacna gigas* имеет раковину, длина которой иногда достигает двух метров, а масса – до 400 кг.

В тканях тридакны обитают *зооксантеллы* из группы пиррофитовых водорослей, существующие за счёт фотосинтеза.

Края мантии моллюска постоянно выступают между створок раковины и снабжены оптической системой — небольшими светопреломляющими конусами, погружёнными узким концом глубоко в тело моллюска. Они сложены из прозрачных клеток и проводят свет в глубины тканей для водорослей-симбионтов.

Моллюск потребляет продукты фотосинтеза и часть самих водорослей прямо в тканях, поскольку его кишечник недоразвит.

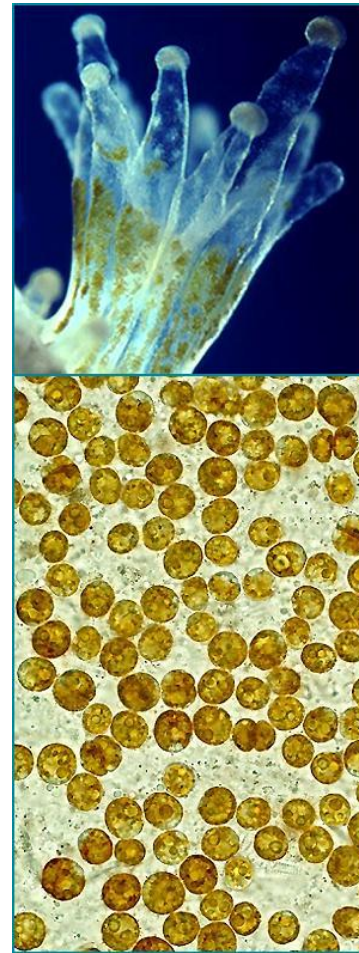
Благодаря этому тридакна, в отличие от большинства других двустворчатых моллюсков, обладающих фильтрационным типом питания, способна существовать в водах, бедных детритом.



Раковина тридакны



Тридакна в природной среде



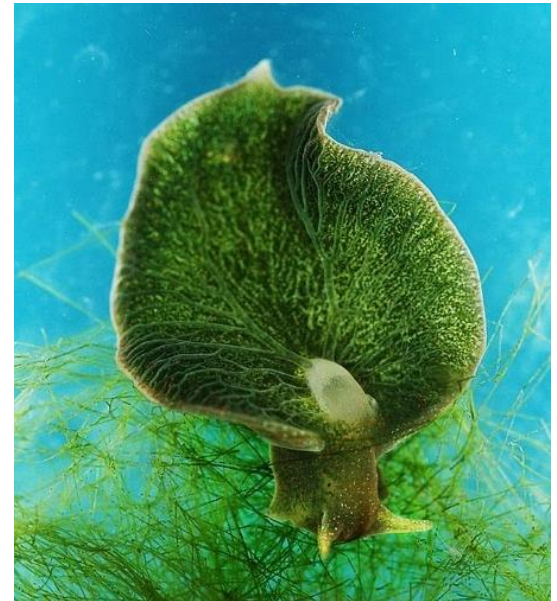
Зооксантеллы в коралловых полипах

Удивительные симбионтные отношения существуют между морским брюхоногим моллюском – зеленой элизией *Elisia chlorotica* и желто-зеленой водорослью вошерией *Vaucheria littorea*.

Элизия срезает крупные клетки вошерии, при этом все их содержимое отбрасывается, за исключением пластид, которые посредством фагоцитоза попадают в клетки пищеварительной системы.

Там они успешно функционируют в течение не менее 9 месяцев, выполняя для животного-хозяина сразу две функции – производство посредством фотосинтеза органических веществ и создание зеленой окраски, которая маскирует элизию на фоне бентосных водорослей.

Зеленая элизия. Некоторые ученые
Считают ее первым животным,
способным к фотосинтезу



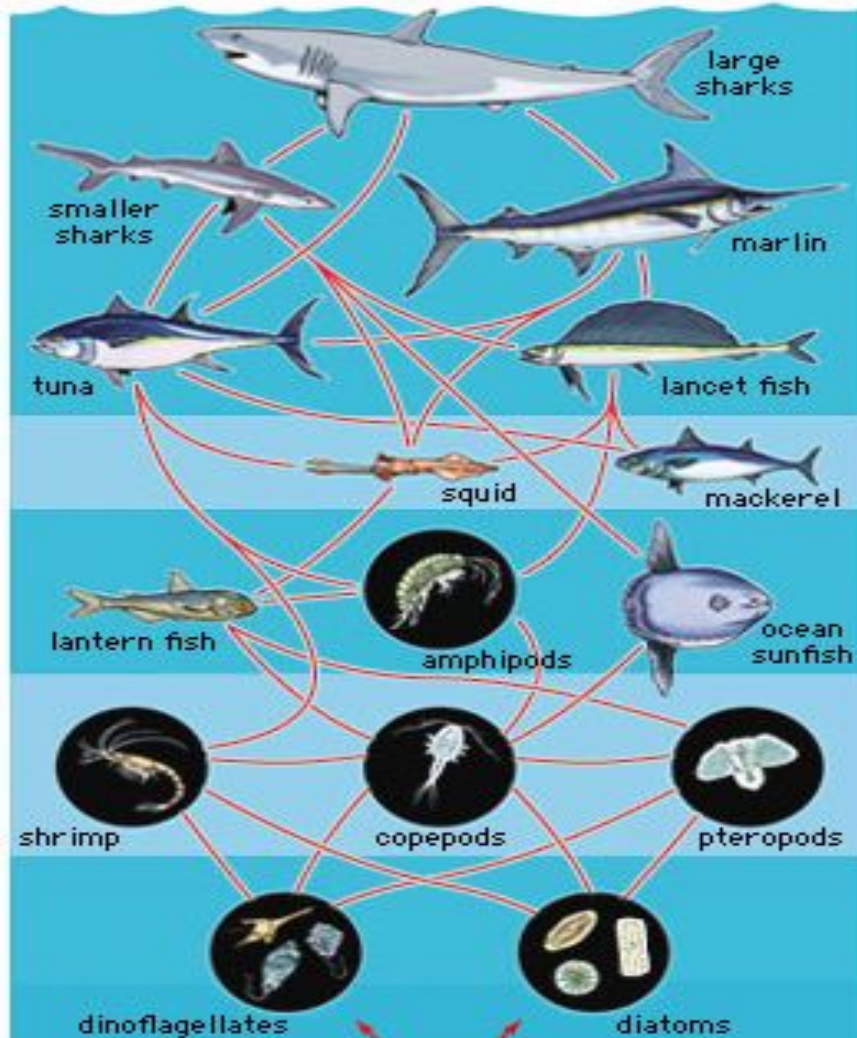
Процессы трансформации вещества и энергии в экосистеме происходят преимущественно посредством *трофических связей* (от греческого *трофос* – пища), т. е. в результате поедания одних организмов другими.

Совокупность трофических связей в экосистеме образует *трофические*, или *пищевые, цепи*.

Совокупность организмов, занимающих одинаковое положение в трофических цепях относительно их начала, называется **трофическим уровнем**.

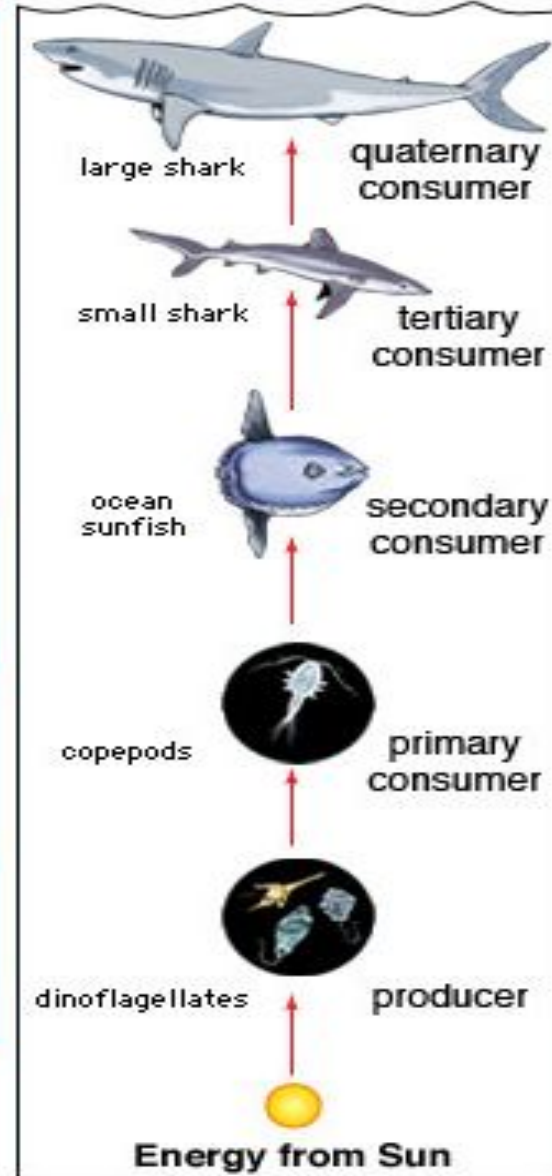
Обычно каждый организм имеет несколько источников питания, находящихся на разных трофических уровнях, и сам может использоваться как объект питания организмами с различных уровней. Поэтому цепи питания в большинстве экосистем многократно разветвляются и образуют трофические сети.

Food Web



Energy from Sun

Food Chain



Energy from Sun

Различают *пастбищные*, *детритные* и *паразитические* пищевые цепи. Начальным звеном *пастбищных цепей* являются живые автотрофные (фотосинтезирующие или хемосинтезирующие) организмы.

Пастбищные пищевые цепи распространены преимущественно в наземных и морских экосистемах.

Детритные цепи преобладают в континентальных водоемах.

Значительная часть пищевых ресурсов в детритных цепях водных экосистем создается не в результате фотосинтеза (*автохтонное органическое вещество*), а поступает туда из наземных экосистем (*аллохтонное органическое вещество*), например, в виде листового опада.

В пастбищных пищевых цепях *первый трофический уровень* образуют продуценты – автотрофные организмы. Последующие трофические уровни образуют гетеротрофные организмы.

Второй трофический уровень составляют растительноядные организмы (консументы первого порядка) – животные, гетеротрофные протисты и бактерии.

Третий и последующие трофические уровни (консументы второго, третьего и т.д. порядка) образуют хищные организмы – почти исключительно животные.

В детритных пищевых цепях, или цепях разложения, продуценты (т. е. автотрофные организмы) отсутствуют.

Их началом является *детрит*, или отмершее органическое вещество, представляющее собой остатки отмерших живых организмов.

Детрит образует первый трофический уровень детритной пищевой цепи.

Детрит – один из важнейших компонентов водных экосистем.

Детрит:

Взвешенные частицы мертвого органического вещества совместно с обитающими на них микроорганизмами - грибами, бактериями, протистами.

Таким образом, частицы детрита образуют самостоятельные микроэкосистемы (**но не биогидроценозы!**), которые состоят из живых и неживых компонентов. Такие системы функционируют на границе раздела фаз при разной степени трансформации входящих в нее органических веществ.

В более широком понимании детрит:

Любая форма органического вещества, удаляемая с данного трофического уровня в результате процессов отмирания организмов, секреции, экскреции и т.п., а также любое аллохтонное органическое вещество, которое попадает в данную экосистему из других экосистем.

В этом случае под детритом подразумеваются как взвешенные, так и растворенные органические вещества.

Организмы, питающиеся непосредственно детритом, называют детритофагами. Они образуют *второй трофический уровень в детритных цепях питания.*

В водных экосистемах наиболее распространенными детритофагами являются членистоногие — водные насекомые и их личинки и ракообразные, а также брюхоногие моллюски.

Детритофаги, питающиеся целыми трупами более крупных животных, часто называются *падальщиками.*

Детритофагами питаются другие, более крупные гетеротрофные животные. *Они составляют третий трофический уровень.*

Последние, в свою очередь, могут служить пищей для хищников, образующими *четвертый трофический уровень.*



Некоторые представители детритофагов в водоемах



Некоторые виды детритофагов в наземных биогеоценозах

Детритные пищевые цепи имеют огромное значение в природе. Если бы их не было, то вся поверхность Земли быстро бы покрылась многокилометровым слоем отмерших организмов. Большое значение в разложении отмерших остатков растительного происхождения, особенно древесины, имеют грибы.

Мельчайшие частицы отмершего органического вещества, которые не в состоянии усвоить детритофаги, разлагают бактерии и протисты, обладающие благодаря своим мельчайшим размерам очень высокой интенсивностью метаболизма.

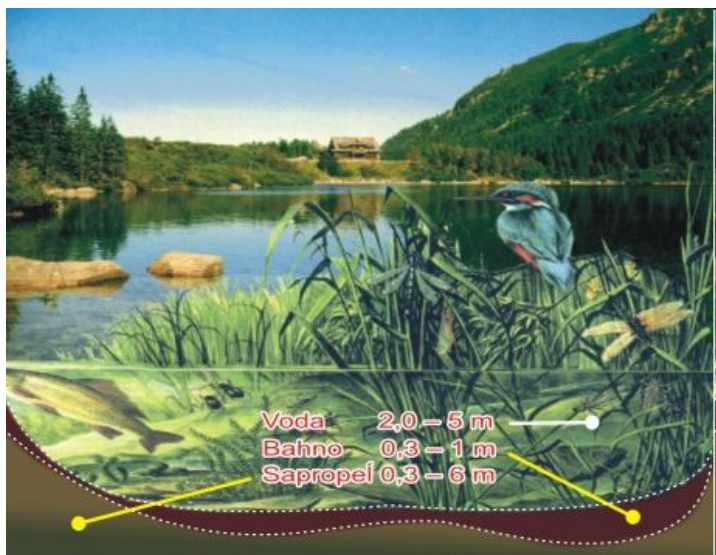
По этой причине они разлагают органические остатки до простых неорганических соединений (углекислый газ, вода, аммиак, азот и др.). Эти вещества могут возвращаться в экосистему и вновь принимать участие в процессах круговорота веществ.

Как и в пастбищных цепях, последний трофических уровень детритных пищевых цепей образуют редуценты-микрokonсументы.

Детрит, осевший на дно пресных водоемов, образует сапропéль (от греч. *σαπρός* — гнилой и *πηλός* — ил, грязь).

Сапропель — это многовековые донные отложения пресных водоёмов (обычно озер), которые сформировались из отмершей водной растительности, остатков живых организмов, планктона, также частиц почвенного перегноя, содержащие большое количество органических веществ и гумуса.

Сапропель в водных экосистемах является биологическим аналогом почвы в наземных экосистемах.



С точки зрения кибернетики детрит является семейством обратных связей с запаздыванием в общем цикле веществ в экосистеме:

биота => биогенные элементы => биота

Каждая фракция детрита имеет свое характерное время разложения (возврата биогенных элементов в круговорот), что соответствует одной обратной связи.

Если детрит достаточно разнообразен, т.е. состоит из множества фракций, сильно различающихся по скорости возвращения биогенных элементов в круговорот, он может являться важным стабилизирующим фактором в экосистемах.

Троль по имени Детрит (англ. Detritus) – персонаж книг Терри Пратчетта.

Образ этого медлительного монстра хорошо соответствует представлениям о медленном включении детрита в биотический круговорот.



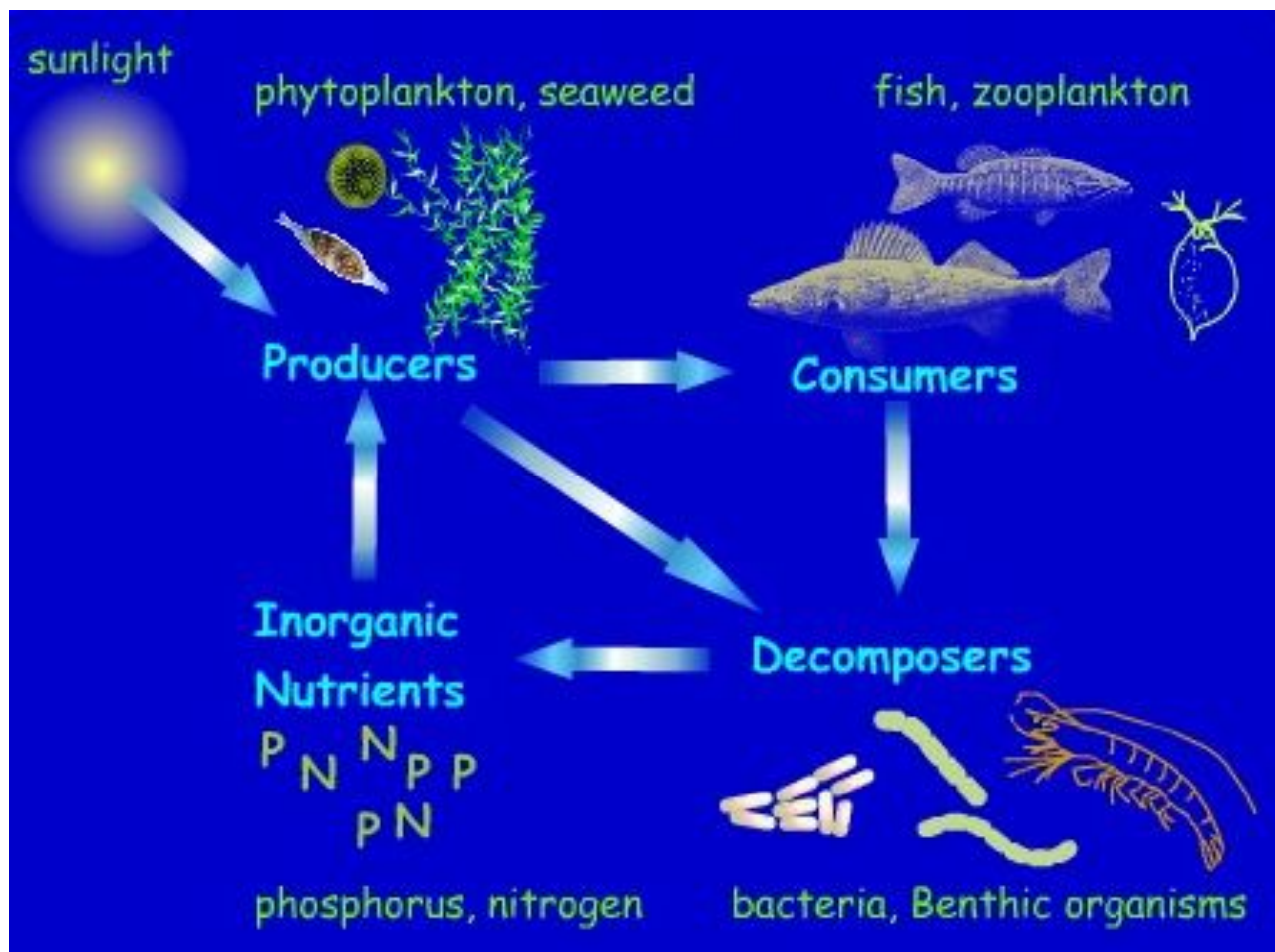
Практически любой вид живых организмов имеет своих паразитов.

Начальным звеном паразитических пищевых цепей является свободноживущий организм-хозяин.

На нем паразитируют *паразиты первого порядка*, а на них в свою очередь, *паразиты второго порядка* и т. д.

Аскариды, паразитирующие на гомойотермных организмах, являются паразитами первого порядка, паразитирующие в клетках аскарид одноклеточные эукариоты — паразитами второго порядка, обитающие в них бактерии — паразитами третьего порядка, паразитирующие в бактериях вирусы (бактериофаги) — четвертого порядка и т.д.

В экологических системах все перечисленные типы пищевых цепей не существуют изолированно, а тесно взаимосвязаны. Так, отмирающие организмы из пастбищных пищевых цепей и неусвоенные остатки пищи живых организмов поступают в детритные цепи, поэтому в экосистемах формируется *Y-образная модель пищевых цепей*.



Обычно разные трофические уровни в экосистемах не разделены в пространстве. Однако в некоторых случаях они достаточно четко дифференцированы.

Например, это имеет место в геотермальных источниках суши, в которых температура воды у изливов горячих подземных вод достигает $50 - 60^{\circ}\text{C}$ и более.

Автотрофные организмы, преимущественно цианобактерии, образуют здесь специфические перифитонные сообщества («маты»), которые распространены при температурах выше $40-45^{\circ}\text{C}$, поскольку при более низких температурах они не выживают.

С другой стороны, гетеротрофные организмы (моллюски, членистоногие и др.) в геотермальных источниках не встречаются при температурах более $33-36^{\circ}\text{C}$. Поэтому они питаются фрагментами мата, сносимого течением воды в зоны с более низкой температурой.

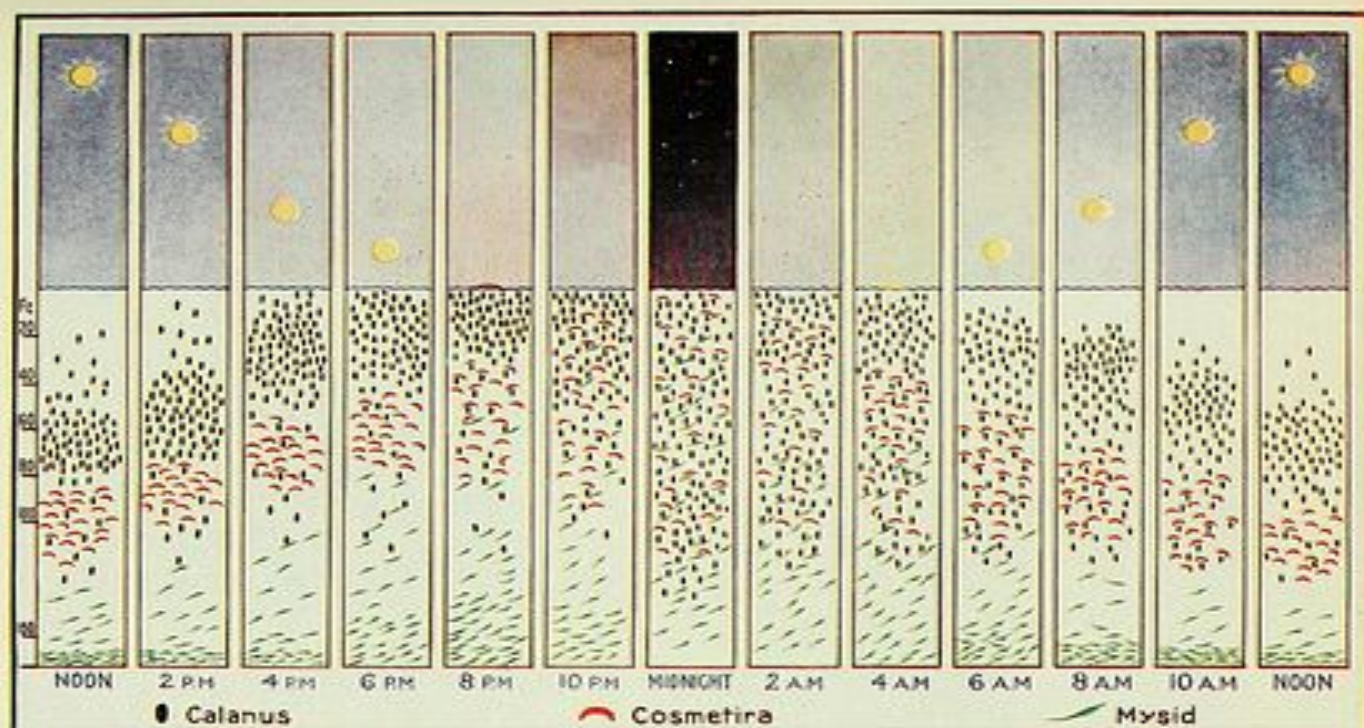


Отсюда в таких геотермальных источниках четко выделяется автотрофная зона, где распространены только автотрофные организмы, и гетеротрофная зона, где автотрофные организмы отсутствуют и встречаются только гетеротрофные организмы.

В пелагической зоне океанов и морей автотрофные организмы (одноклеточные водоросли) существуют только до глубины проникновения света, максимум до 150–200 м.

Гетеротрофные организмы, обитающие в более глубоких слоях воды, ночью поднимаются к поверхности, чтобы питаться водорослями, а утром вновь уходят на глубину, совершая суточные вертикальные миграции протяженностью до 500–1000 м.

В свою очередь, с наступлением утра гетеротрофные организмы из еще более глубоких слоев поднимаются наверх, чтобы питаться организмами, опускающимися из вышележащих слоев.



Pl. 48.

Vertical Migration of Plankton Animals. (pp. 128, 129).

1901. U.S.R. / 128.

Showing behaviour of a crustacean copepod (*Calanus finmarchicus*), a medusa (*Cosmetira pilosella*), and a crustacean mysid (*Leptomyia gracilis*) which lives on the bottom in the daytime.

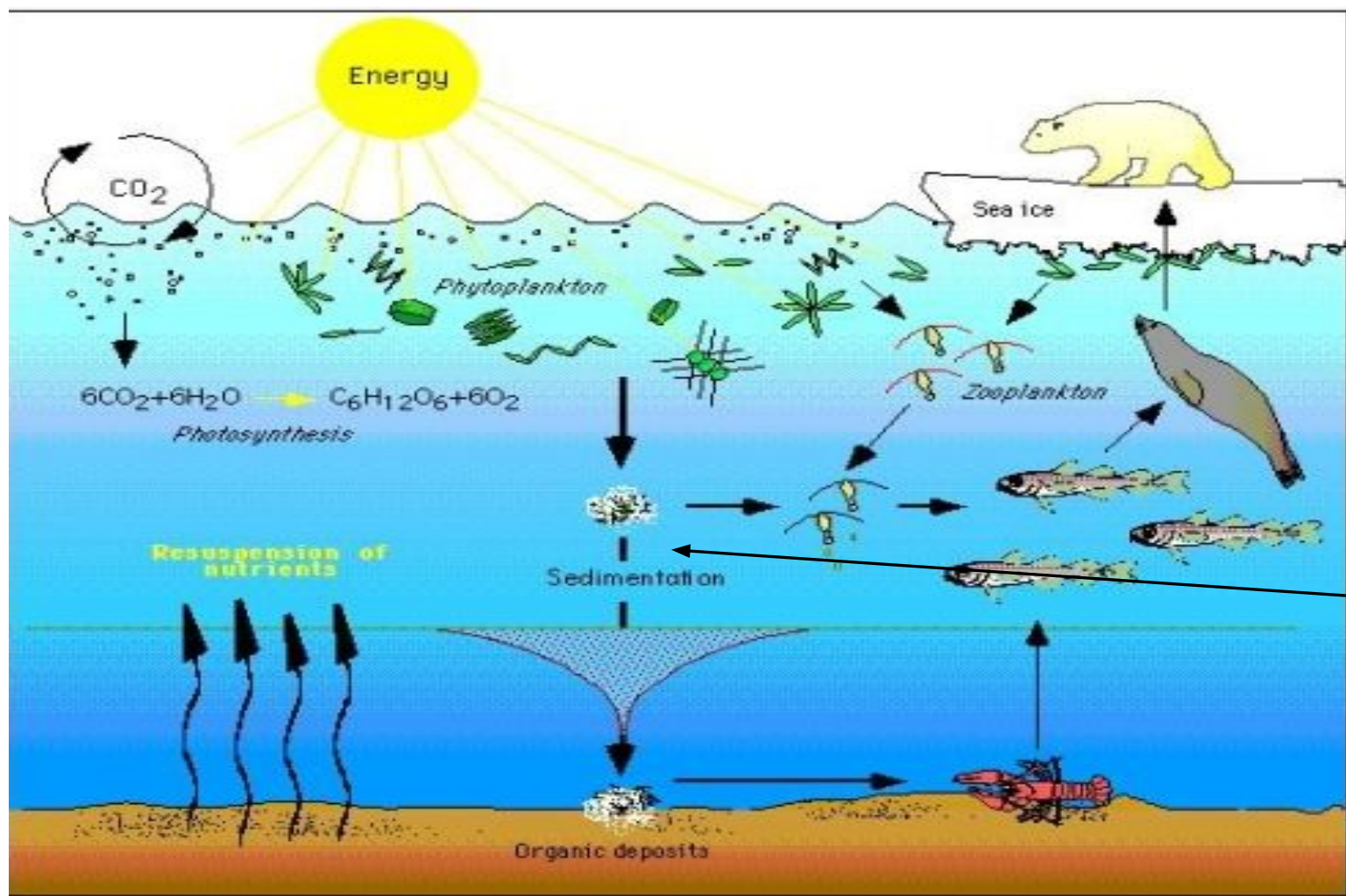
Морские виды ракообразных, совершающие вертикальные миграции



Таким образом, в океанах и глубоких морях существует своеобразная «*пищевая лестница*», благодаря которой органическое вещество, создаваемое автотрофными организмами в поверхностных слоях воды, переносится по цепочке живых организмов до самого дна.

Вторым важнейшим источником органических веществ для видов из глубоководных экосистем являются организмы, отмирающие в верхних слоях и опускающиеся на дно («*дождь трупов*»). Общая масса отмирающих организмов в Мировом океане за год достигает не менее нескольких сотен миллионов тонн.

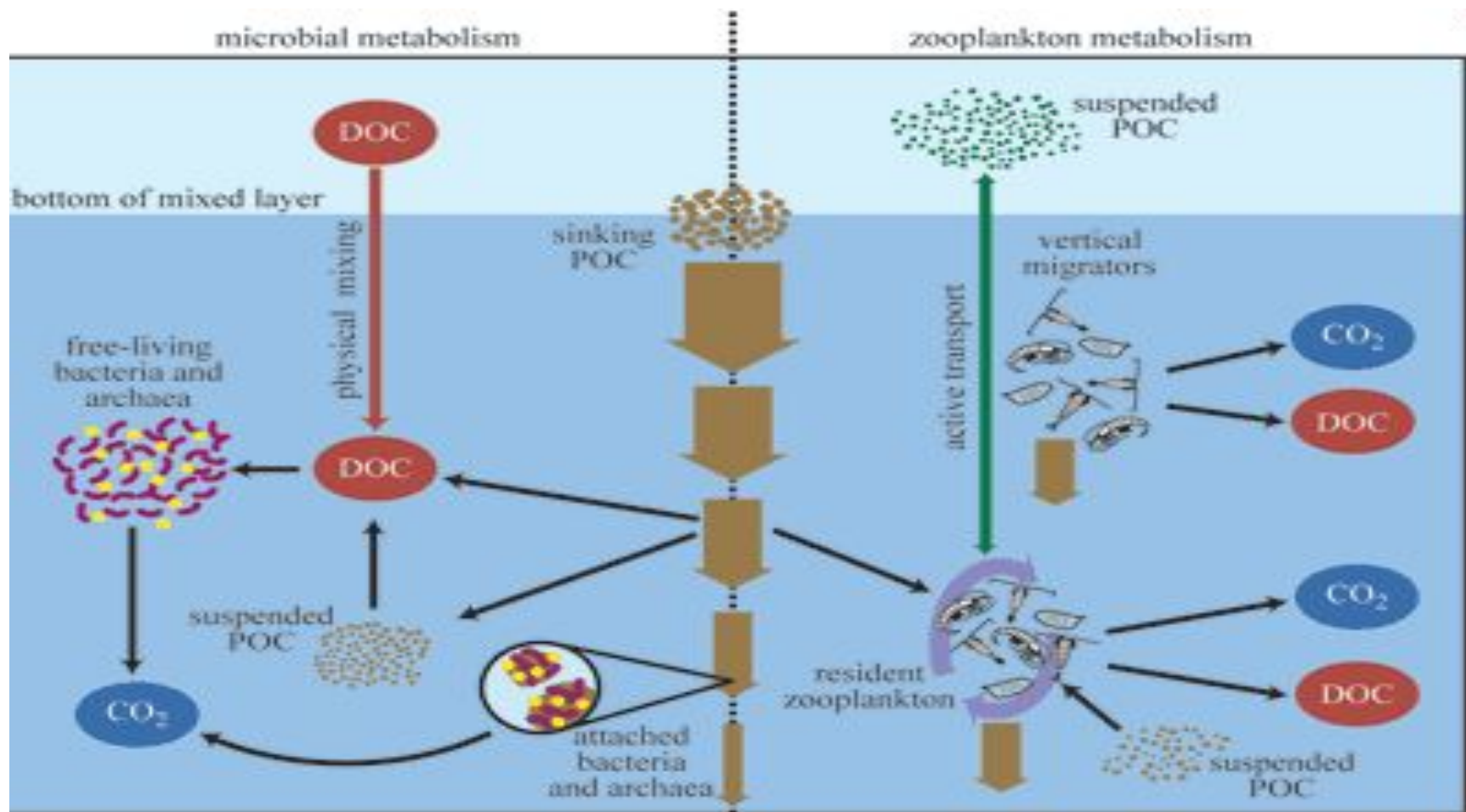
В этой связи некоторые экологи рассматривают всю водную толщу отдельных регионов морей и океанов как единый биогеоценоз. Другие ученые полагают, что условия среды в поверхностных и придонных слоях воды настолько различны, что они являются разными биогеоценозами.



Drawn by Christopher Krembs

Потоки органического вещества в морской экосистеме

Потоки органического вещества в морской экосистеме



DOC – растворенный органический углерод

POC – оформленный органический углерод

Топические группировки биоты

Термин «**биоценоз**» предложил немецкий зоолог *Карл Мёбиус* (1877) в работе о сообществах животных и растений, приуроченных к устричным банкам.

Биоценоз – объединение живых организмов, соответствующее по своему составу, числу видов и особей некоторым средним условиям среды; объединение, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря постоянному размножению в определенных местах.... Если бы одно из условий отклонилось на некоторое время от обычной средней величины, изменился бы весь биоценоз Биоценоз также претерпел бы изменения, если бы число особей данного вида увеличилось или уменьшилось благодаря деятельности человека, или же один вид полностью исчез из сообщества, или, наконец, в его состав вошел новый.

В настоящее время биоценоз определяется как совокупность популяций отдельных видов, населяющих биоценоз.

Природная среда, в которой существует биоценоз, называется *биотоп*.

Поэтому **биогеоценоз** = **биоценоз** + *биотоп*.

Виды, образующие биоценоз, взаимно связаны друг с другом. Это отличает биоценоз от скоплений и псевдообщественных сообществ, где подобных связей нет или они очень слабы. Взаимосвязь эта так сильна, что изменения, касающиеся только одного вида, могут отразиться на всем биоценозе и даже вызвать его распад.

Особенно это касается *видов-эдификаторов*, или «строителей сообщества», которые в результате своей жизнедеятельности создают специфическую среду обитания для других видов сообщества. Примером вида-эдификатора может быть ель в сообществе старого и густого елового леса. Кроны еловых деревьев образуют сомкнутый полог, под которым создается специфический микроклимат, характеризующийся резким снижением освещенности, особым температурным режимом и повышенной влажностью воздуха. В таких условиях могут существовать только тенелюбивые виды.

В настоящее время одним из важнейших видов-эдификаторов является человек.

В водных биогеоценозах выделяют следующие жизненные формы:

Обитатели водной толщи — **планктон** и **нектон**.

К планктону относятся организмы, не способные противостоять току воды, хотя многие из них обладают органами движения.

К нектону относятся организмы, способные противостоять току воды и двигаться против него.

Обитатели твердых горизонтальных субстратов (дно водоема) — **бентос**.

Обитатели твердых вертикальных субстратов (скалы, опоры мостов, днища судов и т.п.) — **перифитон**.

Обитатели зоны контакта водной среды и дна водоемов — **пелагобентос**.

Обитатели зоны контакта водной среды и атмосферы — **гипонейстон** и **эпинеuston**.

Организмы **гипонейстона** обитают непосредственно под поверхностной пленкой водоема, а **эпинеюстона**

Планктон (от греч. *πλαγκτον* – блуждающие) – разнородные, в основном мелкие организмы, свободно дрейфующие в толще воды и практически не связаны с дном водоемов.

Термин «планктон» предложил немецкий океанолог Виктор Гензен в конце 1880-х годов.

Многие виды планктона обладают органами движения. В стоячей воде они способны активно двигаться, однако не могут, в отличие от нектона, сопротивляться течению воды.

Для более четкого разделения планктона и нектона используют некоторые гидродинамические показатели, в частности, **число Рейндольца (Re)**.

Значения **Re** являются безразмерными показателями, отражающими соотношение сил инерции и трения:

$$Re = vL\rho/\eta$$

где **ρ** - плотность жидкости ($\text{кг}\cdot\text{м}^{-3}$),

v - скорость потока ($\text{м}\cdot\text{сек}^{-1}$),

L - характерная длина элемента потока (м).

Для водных организмов им считается их длина или диаметр

η - динамическая вязкость жидкости ($\text{кг}\cdot\text{м}^2\cdot\text{сек}^{-1}$).

В этой формуле **Re** - это одно число, а не произведение $R\cdot e$.

Организмы планктона имеют значение Re в пределах $10^5 - 2 \cdot 10^7$. У них высокая расчлененность тела, обилие выступов, что вызывает плохую обтекаемость и высокое сопротивление воды при движении.

У видов nekтона значение Re обычно больше $2 \cdot 10^7$. Они характеризуются удлинённым обтекаемым телом, лишённым значительных выступов.

Критическое значение $Re = 2 \cdot 10^7$ достигается при размерах тела 2-3 см, что является минимальным для nekтонных организмов.

Поэтому личинки и мальки рыб являются планктонными организмами, а взрослые рыбы — nekтонными.

По таксономическому признаку планктон подразделяется на сообщества *бактериопланктон*, *фитопланктон* и *зоопланктон*.

Бактериопланктон включает мелких прокариотных организмов (археи, бактерии и цианобактерии) с самыми разными типами питания – гетеротрофов, фотосинтетиков и хемосинтетиков.



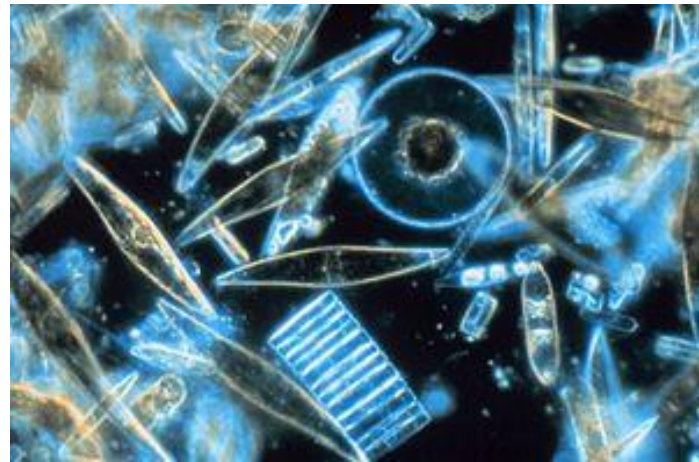
Некоторые виды зеленых серобактерий были найдены вблизи гидротермальных источников, на глубине до 2500 м. Сюда не проникает солнечный свет и бактерии живут исключительно за счет тусклого свечения гидротермального источника.

Фотосинтезирующие зеленые бактерии

В состав фитопланктона входят многочисленные группы одноклеточных автотрофных протистов, обычно называемых одноклеточными водорослями.

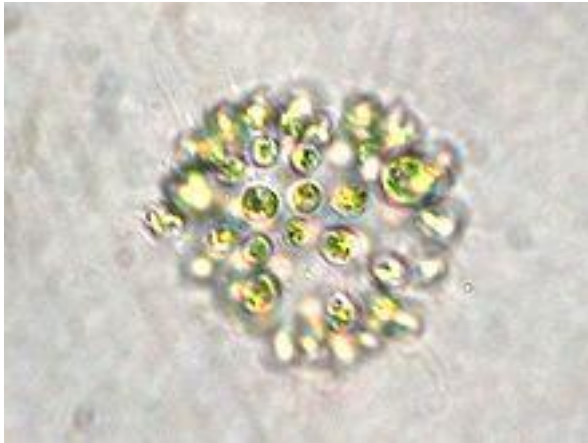
Среди самых многочисленных групп - диатомовые, перидиниевые, зеленые и др. группы водорослей.

Некоторые виды фитопланктона могут образовывать колонии, которые также находятся в планктоне. К колониальным формам относится зеленая водоросль *Volvox aureus*.

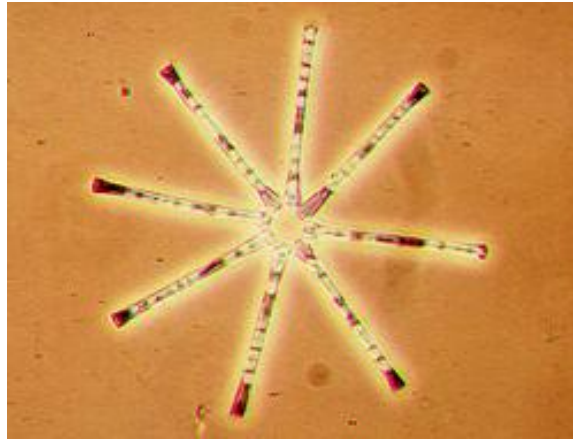


Диатомовые водоросли – важнейший компонент океанического фитопланктона

Некоторые представители пресноводного фитопланктона



Колониальная цианобактерия
Microcystis aeruginosa;



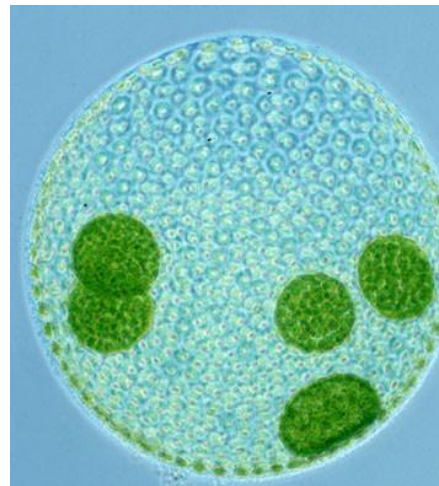
Диатомовая водоросль
Asterionella formosa



Одноклеточная одиночная зеленая
водоросль *Euglena* sp.; ярко-красная
точка – светочувствительный органоид
(стигма);



Перидиниевая водоросль *Ceratiurn furca*,
наряду с фотосинтезом способна к
гетеротрофному питанию

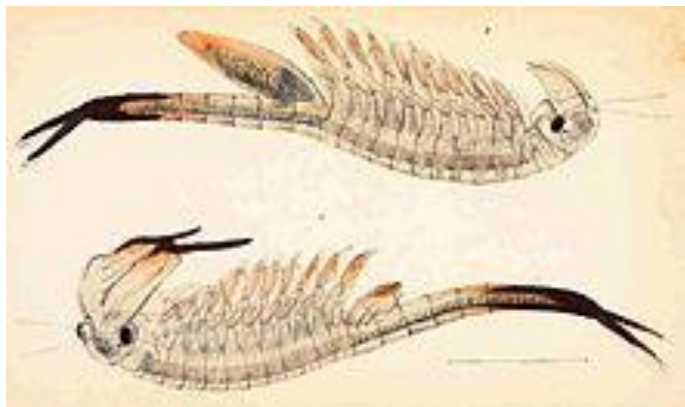


Колония *Volvox aureus*.
Хорошо видны дочерние
колонии, формирующиеся
в материнской колонии.

Зоопланктон образуют эукариотные гетеротрофные организмы, самого разного таксономического положения. Например, к нему традиционно относят обитающих в толще воды гетеротрофных протистов, например, инфузорий, солнечников, радиолярий, широко распространенных в пресных и морских водоемах.

Пресноводный зоопланктон представлен исключительно мелкими формами (размеры не более 20 – 30 мм) – коловратками и разными группами ракообразных – жаброногими, ветвистоусыми, веслоногими и ракушковыми раками.

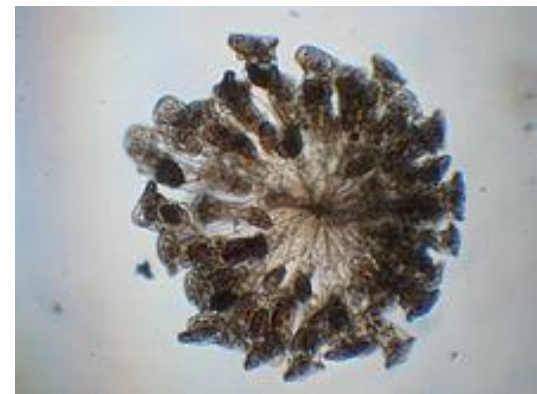
Некоторые представители пресноводного зоопланктона



Жаброногий рак *Chirocephalus diaphanus*.
типичный обитатель временных водоемов.
Вверху – самка с яйцевым мешком, внизу
самец;



Одиночная коловратка *Ptygura pilula*



Колониальная коловратка

Conochilius sp



Партеногенетическая самка
ветвистоусого рака *Daphnia pulex*.
В выводковой сумке на спинной
стороне тела видны
партеногенетические яйца.



Самка (вверху) и самец веслоногого
рака *Cyclops bicuspidatus*. Вблизи
хвостового отдела тела самки – два
мешка с яйцами.

Некоторые представители морского зоопланктона



Медуза *Olindias formosa*



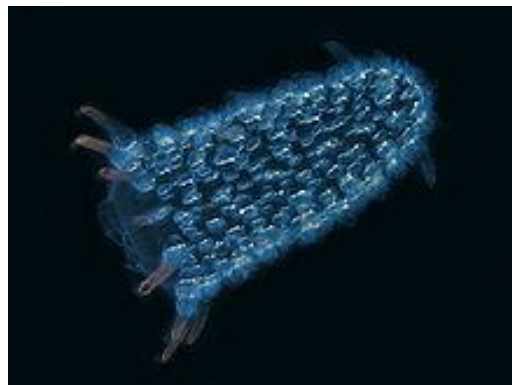
Веслоногий рак *Calanus finmarchicus*



Эуфаузиевый рак *Meganyctiphanes norvegica*. Важный промысловый вид («криль»). Используется для изготовления «креветочной пасты»



Брюхоногий моллюск – морской ангел *Clione limacina*.



Колония огнетелок *Pyrosoma atlanticum*. Название объясняется их способностью к биолюминесценции, за счет симбиотических бактерий



Сальпа *Cyclosalpa bakeri*. Достигает размеров до 30 см.

Бѐнтос (от греч. βένθος – глубина) – совокупность организмов, обитающих на грунте и в грунте дна водоёмов.

Как и планктон, бентос может быть подразделен на бактериобентос, фитбентос и зообентос.

К бентосу также относятся многие протисты (например большинство фораминифер), а также некоторые виды рыб, такие как камбала, палтус и др.

Морской фитобентос образуют исключительно многоклеточные водоросли – красные, бурые и др. Виды цветковых растений, например, взморник (*Zostera marina*, и близкие виды) здесь единичны.

Большинство немногочисленных видов (не более 50) **морских цветковых растений** образуют семейства взморниковых и цимодоцеевых. Отдельные морские виды есть и в некоторых других семействах.

Все эти растения, называемые «морскими травами», широко распространены по Мировому океану за исключением арктических регионов. Они часто образуют на дне достаточно густые заросли (подводные луга).



Взморник *Zostera marina* может образовывать достаточно густые подводные луга



Посидония океанская *Posidonia oceanica* (посейдонова трава)

В фитобентосе пресных водоемов доминируют погруженные и полупогруженные цветковые растения, а многоклеточные водоросли (харовые, зеленые и др.) имеют второстепенное значение.



Харовая водоросль



Полупогруженный макрофит
рдест узловатый

Некоторые представители пресноводного зообентоса



Брюхоногий моллюск
болотная живородка
Viviparus contectus



Двустворчатый моллюск утиная
беззубка *Anodonta anatina*



Равноногий рак *Asellus aquaticus*



Плоский червь молочно-белая
планария *Dendrocoelum lacteum*



Разноногий рак
Gammarus lacustris



Медицинская пиявка
Hirudo medicinalis

Некоторые представители морского зообентоса



Нектон пресных водоемов образуют почти исключительно рыбы. Лишь в некоторых крупных тропических реках (Амазонка, Нигер) и связанными с морями прибрежных водоемах обитают ламантины (отряд сирены).

В нектоне морей и океанов наряду с рыбами многочисленны головоногие моллюски (кальмары, осьминоги, каракатицы) и морские млекопитающие (киты, дельфины, сирены).



Пресноводный амазонский ламантин



Морской американский ламантин

Сообщества, образующие обрастания на вертикальных естественных (скалы, камни, подводные растения) и искусственных (сваи, подводные сооружения, днища судов) подводных субстратах, называются *перифитоном*.

Перифитон подразделяется на *зооперифитон* и *фитоперифитон*.

Некоторые представители фитоперифитона



Пресноводная зеленая водоросль – спирогира, разрастаясь на подводных предметах образует тину



Морские литоральные водоросли-обрастатели при отливе

Некоторые представители зооперифитона



Пресноводная губка бадяга
Spongilla sp.



Колония морской мшанки



Плотное поселение морских
усоногих раков – баянусов



Поселение морского двустворчатого
моллюска мидии.



Поселение пресноводного
двустворчатого моллюска дрейссены



Раковины моллюсков –
прекрасный субстрат для
организмов перифитона

В наземных биогеоценозах растительные сообщества автотрофных организмов обычно представлены сосудистыми растениями — покрытосемянными, голосемянными, папоротникообразные, хвощами, плаунами, мохообразными, лишайниками. Эти сообщества обычно подразделяются на пять вертикальных ярусов.

Первый, самый верхний, ярус составляют высокие деревья, кроны которых часто смыкаются, образуя сплошной полог. *Второй ярус* образуют кустарники (крушина, бузина, малина и др.),

третий — кустарнички (черника, брусника, голубика, клюква, вереск и пр.).

Четвертый ярус формируют травянистые растения

Пятый ярус — напочвенные мхи и лишайники.

В некоторых сообществах отдельные ярусы могут отсутствовать. Например, в старых и густых еловых лесах часто имеется лишь первый ярус. Сомкнутые кроны елей создают хорошее затенение, что затрудняет развитие не только кустарниковой растительности, но и собственного подроста, а мощный слой хвойного опада препятствует формированию остальных ярусов.

В высоких и густых тропических лесах микроклимат отдельных ярусов может существенно различаться. В приземном слое здесь очень высокая влажность и низкая освещенность, а температура в течение суток практически не изменяется. Напротив, микроклимат у верхушек деревьев, характеризующийся очень высокой освещенностью, более низкой влажностью и значительными суточными колебаниями температуры, больше напоминает климат саванны.

В каждом из ярусов можно найти своеобразные группировки гетеротрофных организмов, преимущественно насекомых, но иногда к ним приурочены определенные виды птиц, млекопитающих (например, белки, ленивцы) и даже амфибий (квакши) и рептилий (летучий дракон).

ЯРУСНОСТЬ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ (ДУБРАВА)

ВЕРХНИЙ ДРЕВЕСНЫЙ ЯРУС
(большие деревья)

Дуб черешчатый

Липа сердцелистная

ВТОРОЙ ДРЕВЕСНЫЙ ЯРУС
(малые деревья)

Клен остролистный

КУСТАРНИКОВЫЙ
(кустарники,
молодые деревья)

Медуница неясная

ТРАВЯНИСТЫЙ (кустарнички,
полукустарнички, папоротники,
всходы деревьев, травы)

Хохлатка плотная

Дикая
яблоня

ПРИЗЕМНЫЙ (лишайники,
мхи, грибы, низкие травы)

ПОДСТИЛКА
(опавшие листья,
мертвые корни)

Подстилка

Белый гриб

Копытень
европейский

Лещина
обыкновенная

Бузина
красная



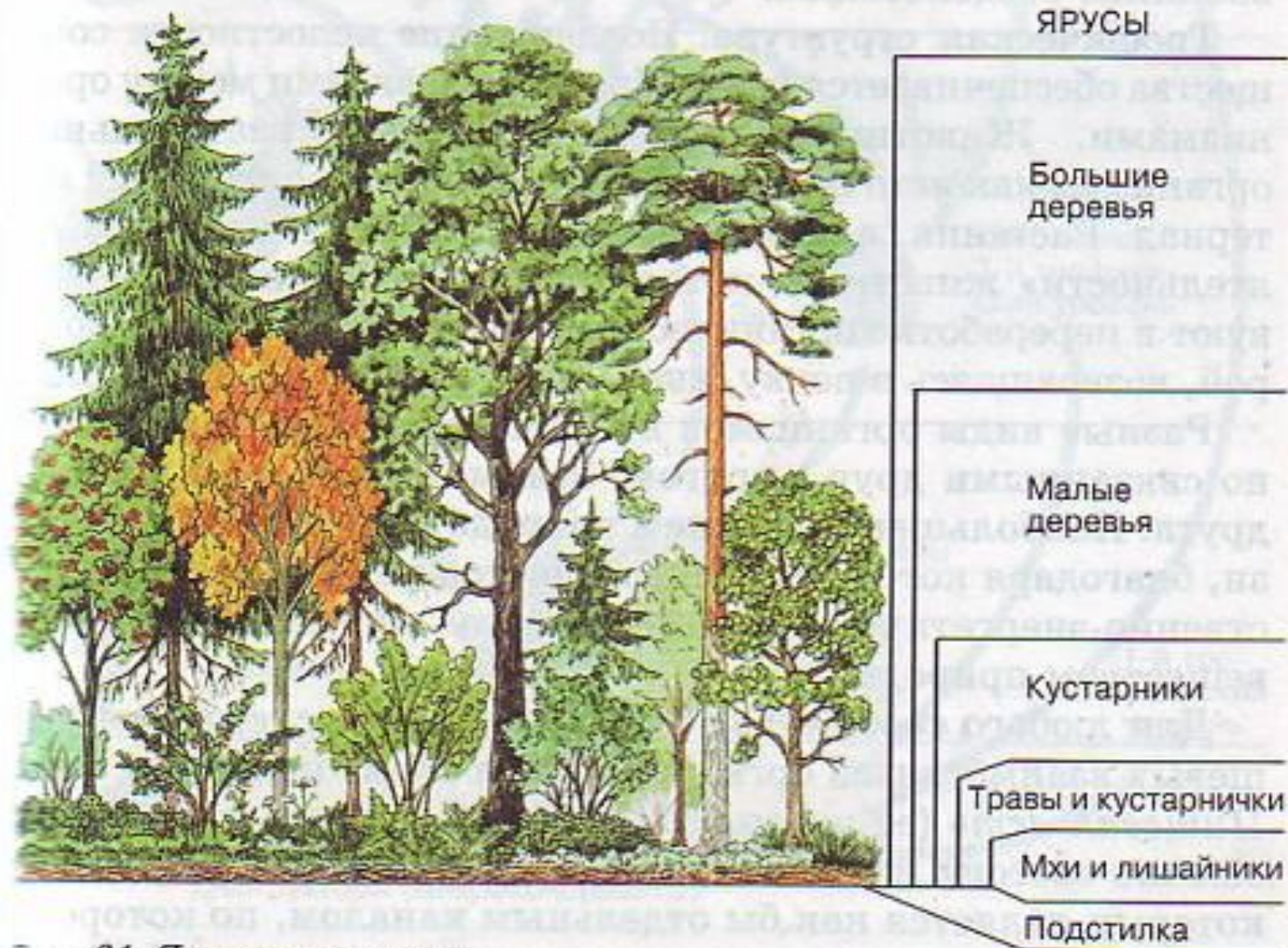
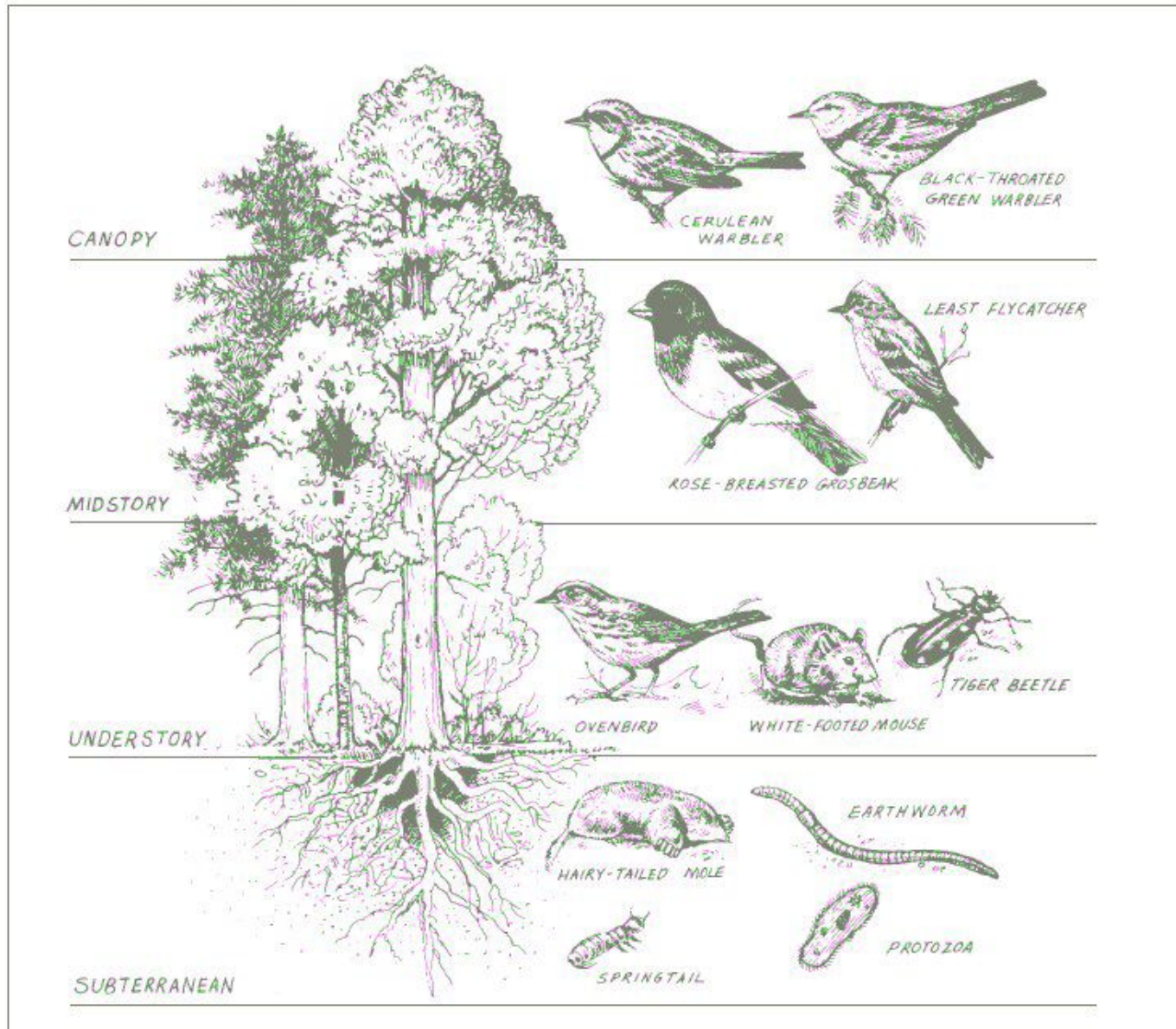


Рис. 61. Ярусность в лесу

Figure 2. Vertical stratification



Животные – обитатели определенных ярусов лесной растительности