

В. А. Радкевич

# ЭКОЛОГИЯ

---



*В. А. Радкеві* 1111111111  
283651

# ЭКОЛОГИЯ

---

*краткий курс*

Издание второе,  
переработанное и дополненное

Допущено Министерством просвещения СССР в качестве учебника для студентов биологических специальностей педагогических институтов

МИНСК  
«ВЫШЕЙШАЯ ШКОЛА»  
1983

ББК 28.08я 73  
Р 15  
УДК 574(075.8)

Рецензенты: кафедра зоологии Минского педагогического института; Л. М. Сущеня, академик АН БССР, доктор биологических наук

Радкевич В. А.

P15 Экология: Краткий курс. [Учебник для биол. спец. пед. ин-тов].— 2-е изд., перераб. и доп.— Мин.: Выш. шк. 1983.— 320 с., ил.  
В пер.: 95 к.

Представлен материал, касающийся экологии растений, животных и микроорганизмов. Рассматриваются основные направления современной экологии и методы экологических исследований, среда и условия существования организмов. Акцентируется внимание на структуре, динамике и энергетике биологических макросистем, на современных представлениях роли человека в природе. Вскрывается важная задача современной экологии познать законы, управляющие процессами формирования биологических макросистем,— законы, которые приобретают особое значение в условиях неизбежной индустриализации и урбанизации нашей планеты. Написан в соответствии с программой курса «Экология» для студентов биологических факультетов педагогических институтов.

Р 2001050000—096  
М304(05)—83 43—83

ББК 28.08я73  
57.026

Всеволод Анатольевич Радкевич

ЭКОЛОГИЯ: Краткий курс

Зав. редакцией А. В. Шалковская. Редактор Л. В. Харитонович. Мл. редактор И. А. Лукашевич. Оформление Ю. М. Тюрина. Худож. редактор В. И. Шелк. Техн. редактор Г. М. Романчук. Корректор В. П. Шкредова

ИБ № 1474

Сдано в набор 26.10.82. Подписано в печать 14.06.83. АТ 16129. Формат 84×108 $\frac{1}{32}$ . Бумага тип. № 2. Гарнитура литературная. Высокая печать. Усл. печ. л. 16,8+0,21 форзац. Усл. кр.-отт. 17,22. Уч.-изд. л. 17,75. Тираж 7500 экз. Заказ. 3080. Цена 95 к.

Издательство «Высшая школа» Государственного комитета Совета Министров БССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 220048, Минск, проспект Машерова, 11.

Минский ордена Трудового Красного Знамени полиграфкомбинат МППО им. Я. Коласа. 220048, Минск, Красная, 23.

(C) Издательство «Высшая школа», 1977.  
(C) Издательство «Высшая школа» 1983,  
с изменениями.

## **ПРЕДИСЛОВИЕ**

Издание данного учебника вызвано необходимостью удовлетворить потребность в нем студентов педагогических институтов, а также отразить успехи, достигнутые в области экологии к настоящему времени. Кроме того, вышедшие в последние годы учебные пособия, руководства и учебники Г. А. Новикова, Т. А. Работнова, Т. К. Горышиной, Н. М. Черновой и А. М. Быловой, В. Д. Федорова и Т. Г. Гильманова и других авторов, а также переводные работы Р. Риклефса и Ф. Рамада либо посвящены частным вопросам общей экологии, либо не полностью соответствуют программе, не отражают всех ее вопросов. Учебника по общей экологии, предназначенного для педагогических вузов, у нас в стране пока еще нет.

В основе данного учебника лежит вышедшее в 1977 г. учебное пособие «Экология», значительно переработанное и перестроенное. Рассматриваемый в нем материал соответствует новой программе курса «Экология», утвержденной Управлением учебных заведений Министерства просвещения СССР в 1980 г. Новыми сведениями дополнены такие вопросы, как экология популяций, биологические ритмы, жизненные формы. Более детально охарактеризована экологическая роль биофильтраторов и

организмов-индикаторов. Некоторые биологические явления объясняются с помощью математических выражений, без чего современная экология немыслима. Написана новая глава «Задачи школы в формировании экологического мышления», адресованная непосредственно будущим учителям биологии.

При подготовке учебника широко использованы современные данные отечественной и зарубежной литературы, а также многолетний опыт преподавания автором курса «Экология» в Витебском государственном педагогическом институте им. С. М. Кирова.

Учебник состоит из пяти частей. В первой рассматриваются главные направления и методы современных экологических исследований, дается характеристика экологических понятий. В последующих трех частях освещаются основные экологические закономерности на организменном, популяционном и биоценотическом уровнях. В заключительной части затрагиваются вопросы взаимоотношения человека с биосферой, охраны природы и рационального использования ее ресурсов.

Автор выражает глубокую признательность коллективам кафедр зоологии Витебского и Минского педагогических институтов, академику АН БССР Л. М. Сущене, профессору А. И. Воронцову и доценту Е. С. Лашкову за ценные замечания, сделанные в адрес рукописи при подготовке ее к изданию.

B. Радкевич

## ЧАСТЬ I

### Введение в экологию



#### Глава 1. ЭКОЛОГИЯ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ НАУКА

**Взаимосвязь экологии с другими биологическими науками.** Экология — один из сравнительно молодых и бурно развивающихся разделов биологии — изучает взаимоотношения организмов между собой и со средой обитания. Взаимодействие организмов со средой рассматривает каждая биологическая наука. Экология затрагивает лишь ту его сторону, которая обуславливает развитие, размножение и выживание особей, структуру и динамику популяций и сообществ.

На определенном этапе развития наших представлений о природе произошло идейное сближение экологии с другими биологическими, да и не только биологическими, науками.

Особенно тесные связи установились между экологией и физиологией. В результате выделилось и успешно развивается новое направление — экологическая физиология. Экологические и физиологические методы исследований взаимно пронизывают обе эти науки.

Произошло сближение экологии и морфологии. Такие понятия, как «экологическая морфология», «экологическая эмбриология», стали уже привычными.

Экология связана с систематикой. Последняя не может обойтись без экологического критерия, как и экология без объективной системы организмов для точного определения изучаемых видов.

Существует взаимосвязь современной экологии с эволюционным учением и генетикой. Сейчас уже не вызывает сомнения тот факт, что в природе существуют экологические механизмы эволюции, исследование кото-

рых возможно лишь при совместной работе экологов, генетиков и эволюционистов.

На базе экологии развиваются биогеография, молодая наука этология (наука о поведении животных), палеоэкология и т. д.

Экологическая трактовка необходима и при решении определенных задач в области физиологии, морфологии, систематики, биогеографии, поскольку любые биологические исследования в той или иной степени изучают жизнь животных и растений в природных условиях.

Выясняя характер влияния физических факторов среды на организмы и ответные реакции последних, экология не обходится без таких небиологических наук, как климатология, метеорология, ландшафтоведение (физическая география). Геоморфология и почвоведение также сблизились с экологией, поскольку многие процессы образования и разрушения почв происходят под влиянием деятельности сообществ животных и растений.

В настоящее время, в век научно-технического прогресса, когда у человека появляются неограниченные возможности воздействия на природу, экология приобретает особенно важное значение. Достижения ее успешно применяются в сельском и охотничье-промышленном хозяйствах, медицине, ветеринарии, при проведении мероприятий по охране природы, рациональном использовании ее ресурсов.

Очевидна роль экологии и в разработке ряда теоретических проблем, в частности тех, которые связаны с общими закономерностями миграции вещества и энергии в биосфере, с механизмами эволюционного процесса, с изменением структуры и организации живой материи.

Сегодня на повестке дня стоит проблема формирования экономической экологии, или экологической экономики,— науки о биологических ресурсах, биоэкономики Мирового океана, разрабатываемой океанологами. Успешно развивается и инженерная экология (прикладная биогеоценология), решающая вопросы устранения отрицательных последствий вмешательства человека в природные сообщества. Актуальные проблемы взаимоотношений человека, общества и природы в эпоху научно-технического прогресса разрабатывает интенсивно

развивающаяся социальная экология (экология человека).

Проникновение экологических идей практически во все разделы биологии поставило под сомнение самостоятельность экологии как науки. Однако несмотря на то, что существует немало классификаций биологических наук, каждая из них, хотя и не охватывает все биологические науки (например, схема предложенная Б. Г. Иоганзеном, табл. 1), дает возможность определить место экологии среди других дисциплин (рис. 1).

Общие биологические науки изучают весь органический мир в строго определенном направлении, какую-то одну сторону его жизненных явлений, т. е. «немногое обо всем». Каждая из этих наук может в свою очередь подразделяться на части. Например, систематика — на систематику животных, систематику злаков, систематику моллюсков и т. д.

Частные науки изучают конкретные объекты органического мира всесторонне, т. е. «всё об одном». Так, микробиология изучает систематику, морфологию, физиологию, экологию микроорганизмов. При этом частные науки тоже могут быть расчленены: зоология, к примеру, подразделяется на протозоологию, гельминтологию, орнитологию, энтомологию и др.

В основе комплексных наук лежит изучение условий жизни организмов. Поэтому в них значительно глубже и шире развиваются экологические идеи, доминирует экологический подход при изучении конкретных явлений. Например, гидробиология изучает систематику,

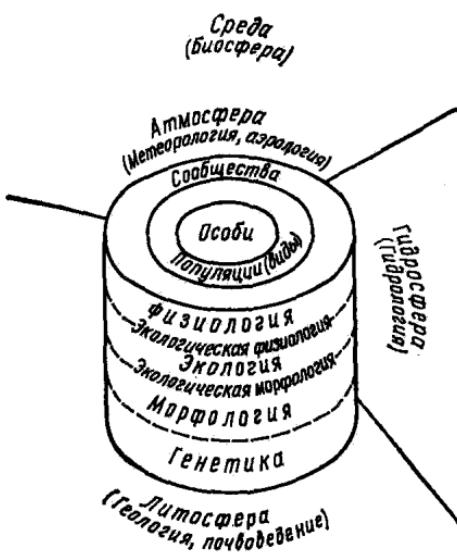


Рис. 1. Положение экологии среди других наук (по Н. П. Наумову, 1963).

морфологию, физиологию (общие науки) животных, растений и микроорганизмов (частные науки), обитающих только в водной среде.

**Таблица 1. Классификация биологических наук  
(по Б. Г. Иоганзену, 1959)**

Общие науки	Частные науки	Комплексные науки
Систематика	Микробиология	Гидробиология
Морфология	Ботаника	Аэробиология *
Физиология	Зоология	Почвоведение
Экология	Антропология	Паразитология
Генетика		
Биогеография		
Эволюционное учение		

Следовательно, экология как общая биологическая наука также может быть расчленена на составные части: на экологию животных, экологию растений, экологию насекомых, экологию лесных пород и т. д. Но если для других наук индивидуум является наикрупнейшей единицей, то для экологии он — мельчайшая единица исследований.

Те или иные биологические науки, кроме экологии, изучают жизнь на молекулярном, клеточном, органнотканевом или организменном уровнях. Но является ли организм высшей формой организации живого? Оказывается, нет. Любой вид животного или растения утверждает себя во внешней среде, приспосабливается к ней не как сумма отдельных особей, а как единое функциональное целое — популяция. По выражению С. С. Шварца, для живых организмов существует лишь один путь освоения арены жизни — интеграция особей в надорганизменные макросистемы. Группа сходных индивидуумов одного вида объединяется в группировки, называемые популяциями. Популяции разных видов в свою очередь создают многовидовые сообщества — биоценозы. Биоценозы формируют биологические макросистемы еще более высокого ранга — биогеоценозы (экосистемы), из которых слагается биосфера нашей планеты (схема 1). Специфика современной экологии заключается в том,

\* Аэробиология как наука еще не сформировалась.

что она изучает биологические макросистемы более высокого ранга, чем организм. Этим она и отличается от других биологических наук. Экология — вполне само-

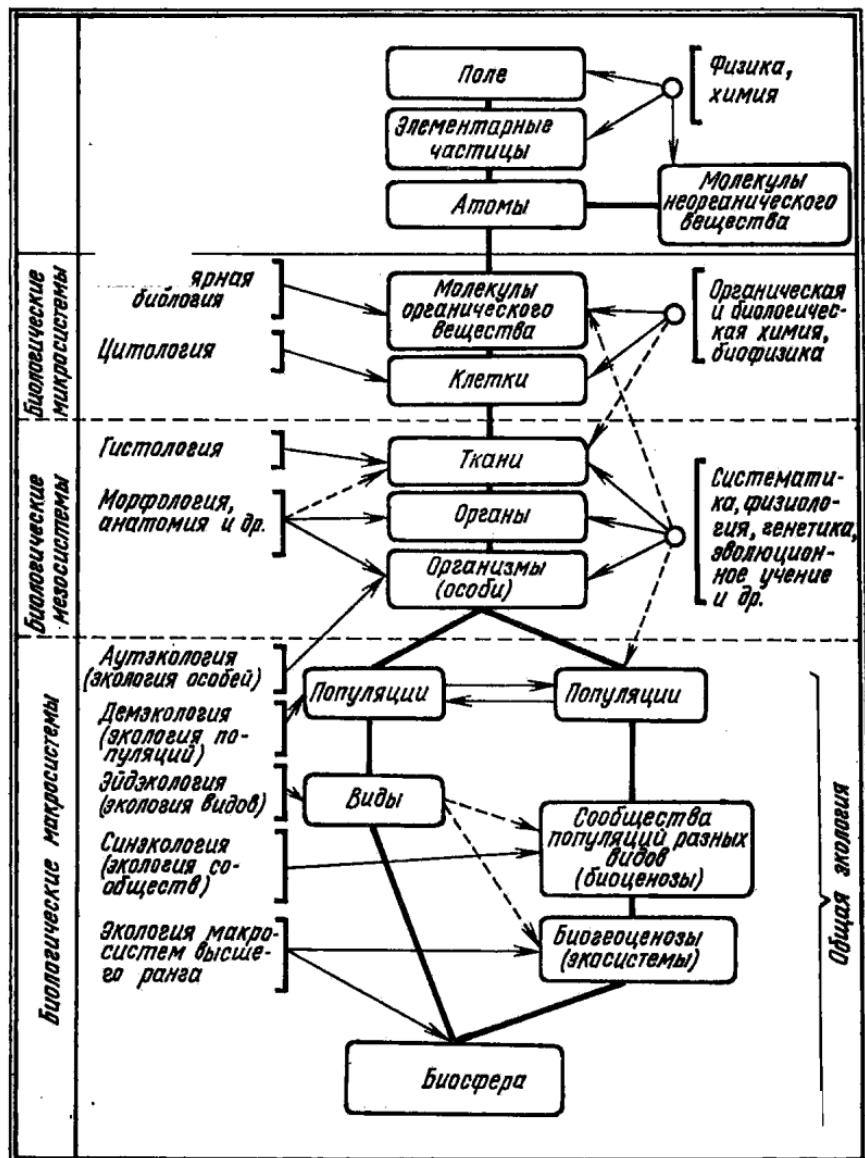


Схема 1. Строение мира (всеобщая иерархия систем) и положение биологических наук, изучающих различные уровни его организаций.

стоятельный раздел биологии, имеющий свои содержание, предмет, задачи и методы исследования.

**Содержание, предмет и задачи экологии.** Термин «экология» (от гр. *oikos* — жилище, местообитание; *logos* — наука) предложил Э. Геккель в 1866 г. для обозначения биологической науки, изучающей взаимоотношения животных с органической и неорганической средами. С того времени представление о содержании экологии претерпело ряд уточнений, конкретизаций. Однако до сих пор нет достаточно четкого и строгого определения экологии, и все еще идут споры о том, что такая экология, следует ли ее рассматривать как единую науку или же экология растений и экология животных — самостоятельные дисциплины. Не решен вопрос, относится ли биоценология к экологии или это обособленная область науки. Не случайно почти одновременно появляются руководства по экологии, написанные с принципиально разных позиций. В одних экология трактуется как современная естественная история, в других — как учение о структуре природы, в котором конкретные виды рассматриваются не более как средства трансформации вещества и энергии в биосистемах; в третьих — как учение о популяции и т. д.

Нет необходимости останавливаться на всех существующих точках зрения относительно предмета и содержания экологии. Важно лишь отметить, что на современном этапе развития экологических представлений все более четко вырисовывается ее суть. Экология — это наука, исследующая закономерности жизнедеятельности организмов (в любых ее проявлениях, на всех уровнях интеграции) в их естественной среде обитания с учетом изменений, вносимых в среду деятельностью человека.

Из этой формулировки можно сделать вывод, что все исследования, изучающие жизнь животных и растений в естественных условиях, открывающие законы, по которым организмы объединяются в биологические системы, и устанавливающие роль отдельных видов в жизни биосферы, относятся к экологическим.

Однако приведенное определение слишком пространно и недостаточно конкретно, хотя на первых этапах развития экологии один из вариантов его (экология — это

наука об отношениях организмов друг с другом и со средой, наука о приспособлениях и т. п.) не только был принципиально верным, но и мог служить ориентиром при постановке ряда исследований.

В последнее время экологи пришли к принципиально важному обобщению, показав, что условия среды осваиваются организмами на популяционно-биоценотическом уровне, а не отдельными особями вида. Это привело к интенсивному развитию учения о биологических макросистемах (популяциях, биоценозах, биогеоценозах), что оказало громадное влияние на развитие биологии в целом и всех ее разделов в частности. В результате стали появляться все новые и новые определения экологии. Ее рассматривали как науку о популяциях, о структуре природы, о динамике численности и т. д. Но все они, несмотря на некоторую специфичность, определяют экологию как науку, исследующую законы жизни животных, растений и микроорганизмов в естественной среде обитания с учетом роли антропических факторов.

Основные формы существования видов животных, растений и микроорганизмов в естественной среде обитания — это внутривидовые группировки (популяции) или многовидовые сообщества (биоценозы). Поэтому современная экология изучает взаимоотношения организмов и среды на популяционно-биоценотическом уровне. Конечной целью экологических исследований является выяснение путей, с помощью которых вид сохраняется в постоянно меняющихся условиях среды. Процветание вида заключается в поддержании оптимальной численности его популяций в биогеоценозе.

Следовательно, основным содержанием современной экологии становится исследование взаимоотношений организмов друг с другом и со средой на популяционно-биоценотическом уровне и изучение жизни биологических макросистем более высокого ранга: биогеоценозов (экосистем), биосфера, их продуктивности и энергетики.

Отсюда очевидно, что предметом исследования экологии являются биологические макросистемы (популяции, биоценозы) и их динамика во времени и пространстве.

Из содержания и предмета исследований экологии вытекают и ее основные задачи, которые могут быть сведены к изучению динамики популяций, к учению о биогеоценозах и их системах. Структура биоценозов, на уровне формирования которых, как было отмечено, происходит освоение среды, способствует наиболее экономическому и полному использованию жизненных ресурсов. Поэтому главная теоретическая и практическая задача экологии заключается в том, чтобы вскрыть законы этих процессов и научиться управлять ими в условиях неизбежной индустриализации и урбанизации нашей планеты.

Сказанное красноречиво обобщается высказыванием академика С. С. Шварца: «Экология — наука о жизни природы — переживает свою вторую молодость. Возникшая более 100 лет тому назад как учение о взаимосвязи организма и среды, экология на наших глазах трансформировалась в науку о структуре природы, науку о том, как работает живой покров Земли в его целостности. А так как работа живого все в большей степени определяется деятельностью человека, то наиболее прогрессивно мыслящие экологи видят будущее экологии в теории создания измененного мира. Экология на наших глазах становится теоретической основой поведения человека индустриального общества в природе».

**Краткий очерк истории экологии.** Экология как биологическая дисциплина возникла в середине XIX в., но превратилась в самостоятельную науку несколько позже, примерно на стыке XIX и XX вв. Однако еще в древних египетских, индийских, китайских и особенно европейских письменных источниках VI—II вв. до н. э. можно обнаружить сведения об образе жизни и даже изменениях численности животных и растений. Эмпедокл пишет о связях растений с условиями существования, о их зависимости от окружающего мира. Гиппократ выдвигает исключительно прогрессивные идеи о влиянии факторов среды на здоровье людей. Аристотель классифицирует животных по образу жизни, способу питания. Теофраст приводит сведения о зависимости формы и особенностей роста растений от почвы и климата. Широко известны «Естественная история» Плиния Старшего и сочинения других античных философов, где многие

явления природы характеризуются с подлинно экологическими позиций. И хотя эти описания носили наивный, порою даже фантастический, характер, они, безусловно, сыграли положительную роль в истории экологии.

В средние века науки о живой природе развивались крайне медленно из-за религиозного догматизма и схоластики.

В эпоху Возрождения интерес к научным исследованиям, к накоплению знаний о природе проявляется с новой силой. Этот период знаменуется великими путешествиями, открытиями и описаниями новых земель с их растительным миром. Карл Линней (1707—1778) закладывает основы научной систематики, Ж. Л. Бюффон (1707—1788) в «Естественной истории» (13 томов) много внимания уделяет связям организма и среды, влиянию погодно-климатических факторов на организм. Ж. Ламарк (1744—1829) обращает внимание на значение внешних условий в эволюции животных и растений, а А. Декандоль (1806—1893) в «Ботанической географии» (1855) описывает влияние абиотических факторов на растительные организмы.

Большой вклад в развитие экологических представлений внесли русские естествоиспытатели П. С. Паллас (1741—1811), И. И. Лепехин (1740—1802), С. П. Крашенинников (1711—1755) и многие другие. В их трудах описывается животный и растительный мир Сибири, Дальнего Востока, Урала, Казахстана, делаются широкие сообщения с экологической точки зрения. М. В. Ломоносов (1711—1765) также высказывает идею о влиянии среды на организмы. А. А. Каверзnev\* в книге «О перерождении животных» (1775) с материалистических позиций рассматривает вопрос об изменяемости животных. А. Т. Болотов (1738—1833) в труде «Примечания о травах вообще и о различии их» разработал классификацию местообитаний растений, не потерявшую своего смысла и в наши дни.

В XIX в. происходит дальнейшая дифференциация биологических наук. Выделяются в самостоятельные дисциплины география растений и география животных, что имело особое значение для развития экологии. Этот

\* Годы жизни А. А. Каверзнева неизвестны.

период связан с деятельностью немецкого естествоиспытателя А. Гумбольдта (1769—1859). В 1807 г. он издает труд «Идеи о географии растений», где разрабатывает положения об изолиниях, физиономических формах растений, ассоциациях и ряде других по существу экологических понятий, которые позже широко использовались другими исследователями.

Особое место в развитии прогрессивных биологических взглядов в это время занимает деятельность профессора Московского университета К. Ф. Рулье (1814—1858). Рулье по праву считается одним из предшественников Ч. Дарвина и основоположником экологии животных. Он написал более 160 работ. Через все эти работы проходит мысль, что развитие органического мира обусловливается воздействием изменяющейся внешней среды. Рулье заложил основы экологии животных (сам термин тогда еще не употреблялся), которая вызвала значительный интерес у последователей.

Ученик Рулье Н. А. Северцов (1827—1885) в 1855 г. опубликовал магистерскую диссертацию под названием «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии». Эта классическая работа в 1950 г. была переиздана. В предисловии к новому изданию отмечается, что данная «книга — первое детальное экологическое исследование в мировой зоологической литературе, многие годы не имевшее себе равных и не утратившее своего значения до наших дней».

Другой ученик и последователь Рулье — А. Н. Бекетов (1825—1902) возглавлял школу русских фитогеографов. В 1896 г. он издал «Географию растений».

В 1859 г. увидела свет книга Ч. Дарвина (1809—1882) «Происхождение видов». Значение этого труда для всей биологической науки общеизвестно. Эволюционное учение Ч. Дарвина революционизировало всю биологию и явилось мощным толчком для развития экологии на качественно новой основе.

Однако сам термин «экология» был предложен выдающимся немецким дарвинистом Э. Геккелем (1834—1919), работы которого очень высоко в свое время оценивал Ф. Энгельс. «...представление об естественном отборе,— писал он,— было расширено, особенно благодаря Геккелю, и изменчивость видов стала рассматриваться

как результат взаимодействия между приспособлением и наследственностью, причем приспособление изображается как та сторона процесса, которая производит изменения, а наследственность — как сохраняющая их сторона».\*

В 1877 г. немецкий гидробиолог К. Мёбиус (1825—1908) разработал учение о биоценозе как о сообществе организмов, теснейшим образом связанных между собой, а в 1895 г. датский ботаник Е. Варминг (1841—1924) ввел термин «экология» в ботанику.

К этому же периоду относится деятельность знаменитого русского ученого, одного из основоположников почвоведения В. В. Докучаева (1846—1903). Его учение о природных зонах имело исключительное значение для развития экологии. В целом работы В. В. Докучаева легли в основу геоботанических исследований, положили начало учению о ландшафтах, дали толчок широким исследованиям взаимоотношений растительности и почвы.

Развитие экологии связано с именами таких ученых Московского университета, как С. А. Усов, Н. А. Северцов, М. А. Мензбир, П. П. Сушкин, Б. М. Житков, Д. Н. Кашкаров, В. В. Станчинский, Г. П. Дементьев, Н. П. Наумов, А. Н. Формозов, Н. И. Калабухов и многих других.

В конце XIX в. профессором Казанского университета Н. Ф. Леваковским были заложены основы экспериментальной геоботаники; С. И. Коржинский, А. Я. Гордягин разработали вопрос о роли растительности в изменении условий среды; И. К. Пачоский, А. Н. Краснов, Н. И. Тан菲尔ев, П. Н. Крылов и другие внесли существенный вклад в изучение растительных сообществ.

Особенно бурное развитие экологии характерно для нынешнего столетия, когда начинают издаваться специальные экологические журналы, появляются капитальные труды по экологии растений и животных.

Исключительно плодотворной была деятельность Г. Ф. Морозова (1867—1920), создавшего капитальный труд «Учение о лесе» (1920), где лес определяется как «общежитие» растений и животных. Это послужило

---

\* Энгельс Ф. Анти-Дюриング.— Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 20, с. 71.

ярким примером широкого экологического подхода к природным биокомплексам.

Большую роль сыграли исследования Д. Н. Кашкарова. Его работы «Среда и сообщество» (1933) и «Основы экологии животных» (1938) до сих пор не утратили актуальности.

В 1935 г. англичанин А. Тенсли разработал учение об экосистемах, а в 1942 г. советский ботаник В. Н. Сукачев выдвинул понятие о биогеоценозе как о едином комплексе организмов и абиотического окружения. С этого времени начинает развиваться энергетическое направление в экологии; на новой экологической основе оценивается учение В. И. Вернадского о биосфере как о глобальной экосистеме.

Большой вклад в развитие отечественной экологии внесли Л. А. Зенкевич, С. А. Зернов, Г. Г. Винберг, Г. В. Никольский, В. И. Жадин, Б. Г. Иоганзен (экология водных организмов); М. С. Гиляров (экология почвенных организмов); И. В. Кожанчиков, Г. Я. Бей-Биенко, В. В. Яхонтов, Г. А. Викторов (экология насекомых); В. В. Догель, Е. Н. Павловский, В. Н. Беклемишев (экологические основы паразитологии); А. Г. Банников, Н. И. Калабухов, П. В. Терентьев, Н. П. Наумов, А. Н. Промтov, А. Н. Формозов, Г. А. Новиков, С. С. Шварц (экология пресмыкающихся, птиц и млекопитающих); В. Н. Сукачев, Б. А. Келлер, В. В. Алехин, Н. В. Дылיס, Л. Г. Раменский, А. А. Молчанов, П. Д. Ярошенко (экология растений) и многие другие.

Особое значение имеют работы Г. И. Поплавской «Краткий курс экологии растений» (1937, 1948), А. П. Шенникова «Экология растений» (1950) и «Введение в геоботанику» (1964), Б. Г. Иоганзена «Основы экологии» (1959), Н. П. Наумова «Экология животных» (1955, 1963), С. С. Шварца «Эволюционная экология животных» (1969), М. С. Гилярова «Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых» (1949) и «Зоологический метод диагностики почв» (1965), Г. А. Новикова «Очерк истории экологии животных» (1980) и «Основы общей экологии и охраны природы» (1979), Т. А. Работникова «Фитоценология» (1978), Т. К. Горышиной «Экология растений» (1978) и др.