

# ЭКОСИСТЕМЫ

A vibrant landscape featuring a lush green field in the foreground, a single large tree on a rolling green hill in the middle ground, and a dramatic sky with white and blue clouds, a comet streak, and a starry night sky at the top.

Подготовил:  
Сергей Клинчук

# ПЛАН

- История термина
- Понятие экосистемы
- Строение экосистемы
- Механизмы функционирования экосистемы
- Пространственные границы экосистемы (хорологический аспект)
- Временные границы экосистемы (хронологический аспект)
- Ранги экосистем
- Искусственные экосистемы

# ИСТОРИЯ ТЕРМИНА

Идеи единства всего живого в природе, его взаимодействия и обуславливания процессов в природе ведут своё начало с античных времён. Однако приобретать современную трактовку понятие стало на рубеже XIX–XX веков. Так, немецкий гидробиолог К. Мёбиус в 1877 году описывал устричную банку как сообщество организмов и дал ему название «биоценоз». В классическом труде американского биолога С. Форбса озеро со всей совокупностью организмов определяется как «микрокосм» («Озеро как микрокосм» – «The lake as a microcosme», 1887). Современный термин впервые был предложен английским экологом А. Тенсли в 1935 году. В. В. Докучаев также развивал представление о биоценозе как о целостной системе. Однако в русской науке общепринятым стало введённое В. Н. Сукачёвым понятие о биогеоценозе (1944). В смежных науках существуют также различные определения, в той или иной степени совпадающие с понятием «экосистема», например, «геосистема» в геоэкологии или введённые примерно в тот же период другими учёными «голоцен» (Ф. Клементс, 1930) и «биокосное тело» (В. И. Вернадский, 1944).

# ПОНЯТИЕ ЭКОСИСТЕМЫ



*Пресноводное озеро на одном из островов Канарского архипелага как пример экосистемы (соседствует и взаимодействует с экосистемами окружающего её леса и другими экосистемами)*

## Определения

- Любое единство, включающее все организмы на данном участке и взаимодействующее с физической средой таким образом, что поток энергии создаёт чётко определённую трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот веществ (обмен веществами и энергией между биотической и абиотической частями) внутри системы, представляет собой экологическую систему, или экосистему (Ю. Одум, 1971).
- Экосистема – система физико-химико-биологических процессов (А. Тенсли, 1935 год).
- Сообщество живых организмов вместе с неживой частью среды, в которой оно находится, и всеми разнообразными взаимодействиями называют экосистемой (Д. Ф. Оуэн.).
- Любую совокупность организмов и неорганических компонентов окружающей их среды, в которой может осуществляться круговорот веществ, называют экологической системой или экосистемой (В. В. Денисов.).
- Биогеоценоз (В. Н. Сукачёв, 1944) – взаимообусловленный комплекс живых и косных компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергии.
- Иногда особо подчёркивается, что экосистема – это исторически сложившаяся система.

## Концепция экосистемы

*Экосистема* – сложная самоорганизующаяся, саморегулирующаяся и саморазвивающаяся система. Основной характеристикой экосистемы является наличие относительно замкнутых, стабильных в пространстве и времени потоков вещества и энергии между биотической и абиотической частями экосистемы. Из этого следует, что не всякая биологическая система может называться экосистемой, например, Таковыми не являются аквариум или трухлявый пенёк. Данные биологические системы не являются в достаточной степени самодостаточными и саморегулируемыми, если перестать регулировать условия и поддерживать характеристики на одном уровне, достаточно быстро она разрушится. Такие сообщества не формируют самостоятельных замкнутых циклов вещества и энергии, а являются лишь частью большей системы. Такие системы следует называть сообществами более низкого ранга, или же микрокосмами. Иногда для них употребляют понятие – фация (например, в геоэкологии), но оно не способно в полной мере описать такие системы, особенно искусственного происхождения. В общем случае в разных науках понятию «фация» соответствуют различные определения: от систем субэкосистемного уровня до понятий, не связанных с экосистемой, либо понятие, объединяющее однородные экосистемы, или почти тождественное определению экосистемы.



*Юджин Одум (1913–2000). Отец  
экосистемной экологии*



*В. Н. Сукачёв (1880—1967).  
Автор термина  
биогеоценоз*

Экосистема является открытой системой и характеризуется входными и выходными потоками вещества и энергии.  
Основа существования практически любой экосистемы — поток энергии солнечного света, который является следствием термоядерной реакции, — в прямом (фотосинтез) или косвенном (разложение органического вещества) виде, за исключением глубоководных экосистем: «чёрных» и «белых» курильщиков, источником энергии в которых является внутреннее тепло земли и энергия химических реакций.



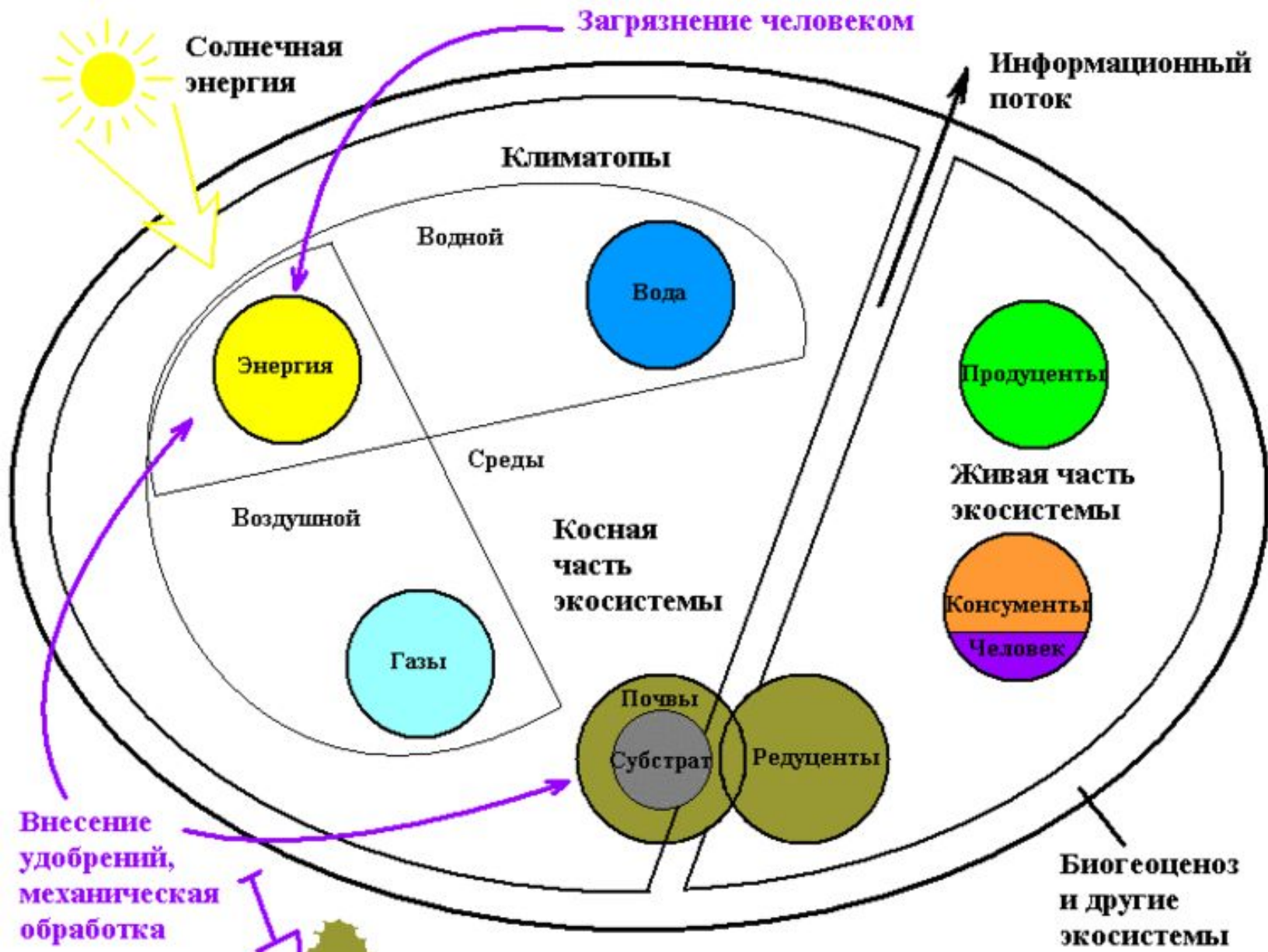
## Биогеоценоз и экосистема

В соответствии с определениями между понятиями «*экосистема*» и «*биогеоценоз*» нет никакой разницы, биогеоценоз можно считать полным синонимом термина экосистема. Однако существует распространённое мнение, согласно которому биогеоценоз может служить аналогом экосистемы на самом начальном уровне, так как термин «*биогеоценоз*» делает больший акцент на связь биоценоза с конкретным участком суши или водной среды, в то время как экосистема предполагает любой абстрактный участок. Поэтому биогеоценозы обычно считаются частным случаем экосистемы. Разными авторами в определении термина биогеоценоз перечисляются конкретные биотические и абиотические компоненты биогеоценоза, в то время как определение экосистемы носит более общий характер.

# СТРОЕНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ

В экосистеме можно выделить два компонента — биотический и абиотический. Биотический делится на автотрофный и гетеротрофный компоненты<sup>[4]</sup>, формирующие трофическую структуру экосистемы.

Единственным источником энергии для существования экосистемы и поддержания в ней различных процессов являются продуценты, усваивающие энергию солнца с эффективностью 0,1 — 1%, редко 3 — 4,5% от первоначального количества. Автотрофы представляют первый трофический уровень экосистемы. Последующие трофические уровни экосистемы формируются за счёт консументов и замыкаются редуцентами, которые переводят неживое органическое вещество в минеральную форму, которая может быть усвоена автотрофным элементом.



Строение экосистемы (биогеоценоза) по Реймерсу Н. Ф.

## Основные компоненты экосистемы

*С точки зрения структуры в экосистеме выделяют:*

- климатический режим, определяющий температуру, влажность, режим освещения и прочие физические характеристики среды;
- неорганические вещества, включающиеся в круговорот;
- органические соединения, которые связывают биотическую и абиотическую части в круговороте вещества и энергии;
- продуценты — организмы, создающие первичную продукцию;
- макроконсументы, или фаготрофы, — гетеротрофы, поедающие другие организмы или крупные частицы органического вещества;
- микроконсументы (сапротрофы) — гетеротрофы, в основном грибы и бактерии, которые разрушают мёртвое органическое вещество, минерализуя его, тем самым возвращая в круговорот.

Последние три компонента формируют биомассу экосистемы.

С точки зрения функционирования экосистемы выделяют следующие функциональные блоки организмов (помимо автотрофов):

- биофаги – организмы, поедающие других живых организмов,
- сапрофаги – организмы, поедающие мёртвое органическое вещество.

Данное разделение показывает временно-функциональную связь в экосистеме, фокусируясь на разделении во времени образования органического вещества и перераспределении его внутри экосистемы (биофаги) и переработки сапрофагами [2]. Между отмиранием органического вещества и повторным включением его составляющих в круговорот вещества в экосистеме может пройти существенный промежуток времени, например, в случае соснового бревна, 100 и более лет.

Все эти компоненты взаимосвязаны в пространстве и времени и образуют единую структурно-функциональную систему.

# Экотоп

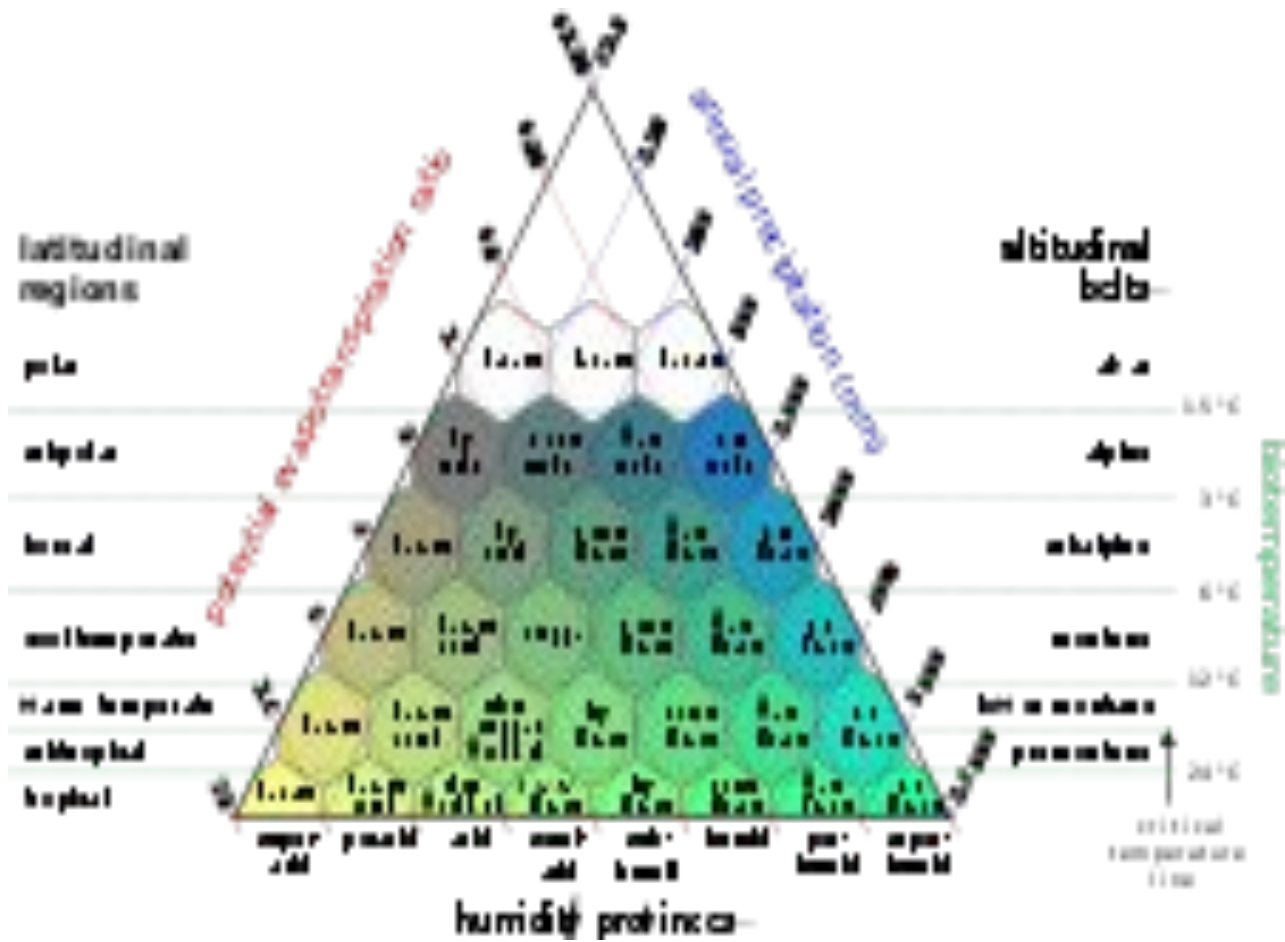


*Изливающаяся  
в океан лава на  
острове Гавай  
и формирует  
новый  
прибрежный  
экотоп*

Обычно понятие *экотоп* определялось как местообитание организмов, характеризующееся определённым сочетанием экологических условий: почв, грунтов, микроклимата и др. Однако, в этом случае это понятие фактически почти идентично понятию *климатоп*.

На данный момент под экотопом в отличие от биотопа понимается определённая территория или акватория со всем набором и особенностями почв, грунтов, микроклимата и других факторов в неизменённом организмами виде. Примерами экотопа могут служить наносные грунты, новообразовавшиеся вулканические или коралловые острова, вырытые человеком карьеры и другие заново образовавшиеся территории. В этом случае *климатоп* является частью экотопа.

# Климатоп



Зонирование территорий по типу климата (по Лесли Холдриджу)



Изначально «*климатоп*» был определён В. Н. Сукачёвым (1964) как воздушная часть биогеоценоза, отличающаяся от окружающей атмосферы своим газовым составом, особенно концентацией углекислого газа в приземном биогоризонте, кислорода там же и в биогоризонтах фотосинтеза, воздушным режимом, насыщенностью биологами, уменьшенной и изменённой солнечной радиацией и освещённостью, наличием люминесценции растений и некоторых животных, особым тепловым режимом и режимом влажности воздуха.

На данный момент это понятие трактуется чуть более широко: как характеристика биогеоценоза, сочетание физических и химических характеристик воздушной или водной среды, существенных для населяющих эту среду организмов. Климатоп задаёт в долговременном масштабе основные физические характеристики существования животных и растений, определяя круг организмов, которые могут существовать в данной экосистеме.

## Эдафотоп

Под *эдафотопом* обычно понимается почва как составной элемент экотопа. Однако более точно это понятие следует определять как часть косной среды преобразованной организмами, то есть не всю почву, а лишь её часть. Почва (эдафотоп) является важнейшей составляющей экосистемы: в нём происходит замыкание циклов вещества и энергии, осуществляется перевод из мёртвого органического вещества в минеральные и их вовлечение в живую биомассу<sup>1</sup>. Основными носителями энергии в эдафотопе выступают органические соединения углерода, их лабильные и стабильные формы, они в наибольшей степени определяют плодородие почв.

Биотоп — преобразованный биотой экотоп или, более точно, участок территории, однородный по условиям жизни для определённых видов растений или животных, или же для формирования определённого биоценоза.

Биоценоз — исторически сложившаяся совокупность растений, животных, микроорганизмов, населяющих участок суши или водоёма (биотоп). Не последнюю роль в формировании биоценоза играет конкуренция и естественный отбор. Основная единица биоценоза — консорция, так как любые организмы в той или иной степени связаны с автотрофами и образуют сложную систему консортов различного порядка, причём это сеть является консортом всё большего порядка и может косвенно зависеть от всё большего числа детерминантов консорций.

Также возможно разделение биоценоза на фитоценоз и зооценоз. Фитоценоз — это совокупность растительных популяций одного сообщества, которые и формируют детерминантов консорций. Зооценоз — это совокупность популяций животных, которые и являются консортами различного порядка и служат механизмом перераспределения вещества и энергии внутри экосистемы (см. функционирование экосистем).

Биотоп и биоценоз вместе формируют биогеоценоз/экосистему.

# МЕХАНИЗМЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ

## **Устойчивость экосистем**

Экосистема может быть описана комплексной схемой прямых и обратных связей, поддерживающих гомеостаз системы в некоторых пределах параметров окружающей среды. Таким образом, в некоторых пределах экосистема способна при внешних воздействиях поддерживать свою структуру и функции относительно неизменными. Обычно выделяют два типа гомеостаза: резистентный — способность экосистем сохранять структуру и функции при негативном внешнем воздействии и упругий — способность экосистемы восстанавливать структуру и функции при утрате части компонентов экосистемы.

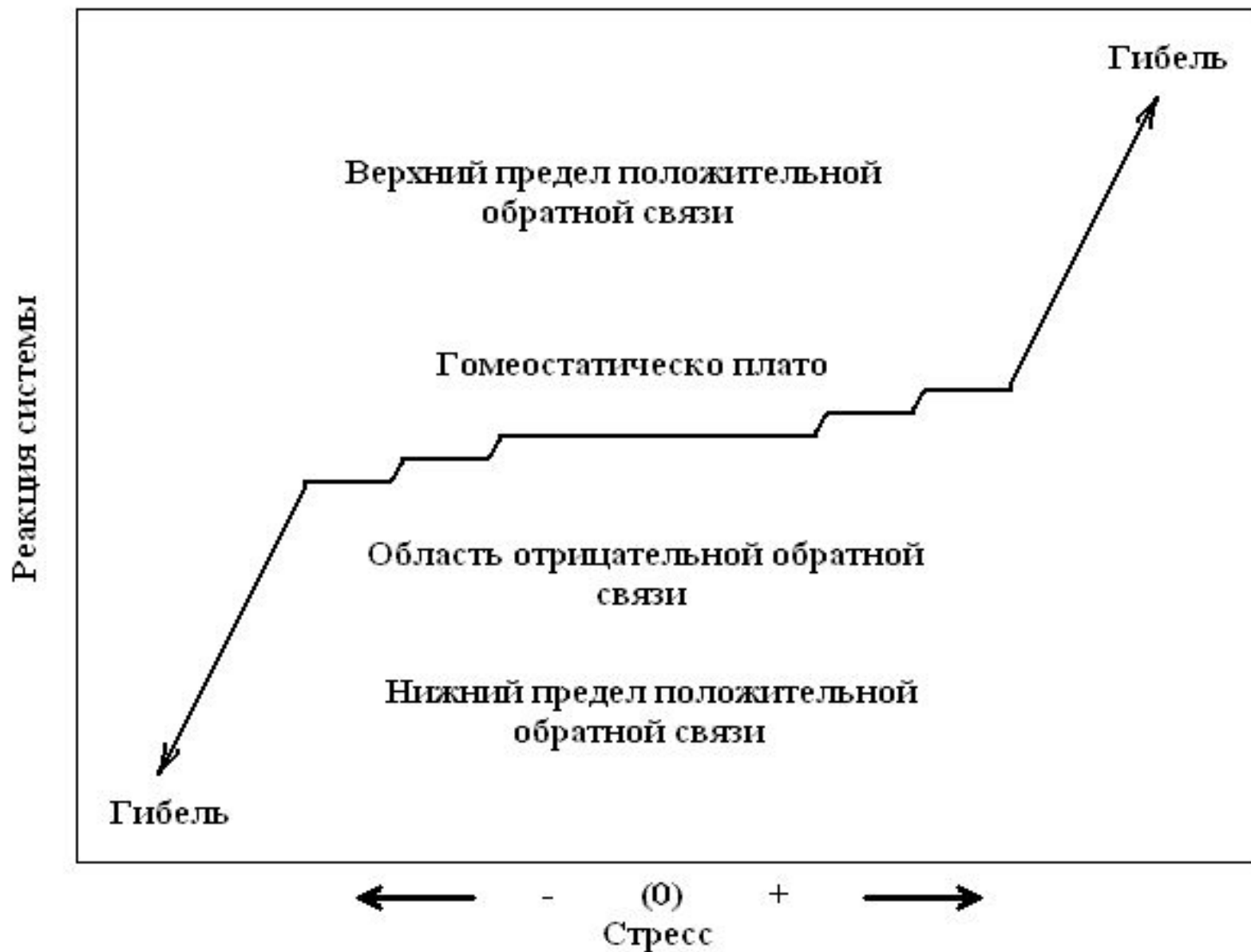


Схема гомеостаза системы по Ю. Одуму



*Коралловые рифы — пример хрупкости биоразнообразия*

Иногда выделяют третий аспект устойчивости — устойчивость экосистемы по отношению к изменениям характеристик среды и изменению своих внутренних характеристик. В случае, если экосистема устойчиво функционирует в широком диапазоне параметров окружающей среды и в экосистеме присутствует большое число взаимозаменяемых видов, такое сообщество называют *динамически прочным*. В обратном случае, когда экосистема может существовать в весьма ограниченном наборе параметров окружающей среды, и большинство видов незаменимы в своих функциях, такое сообщество называется *динамически хрупким*<sup>1</sup>. Необходимо отметить, что данная характеристика в общем случае не зависит от числа видов и сложности сообществ. Классическим примером может служить Большой Барьерный риф у берегов Австралии, являющийся одной из «горячих точек» биоразнообразия в мире — симбиотические водоросли кораллов, динофлагелляты, весьма чувствительны к температуре. Отклонение от оптимума буквально на пару градусов ведёт к гибели водорослей, а до 50-60% питательных веществ полипы получают от фотосинтеза своих мутуалистов.



*Различные положения равновесия систем (иллюстрация)*

У экосистем существует множество состояний, в которых она находится в динамическом равновесии; в случае выведения из него внешними силами, экосистема совершенно необязательно вернётся в изначальное состояние, зачастую её привлечёт ближайшее равновесное состояние, хотя оно может быть очень близким к первоначальному.



# Биоразнообразие и устойчивость в экосистемах

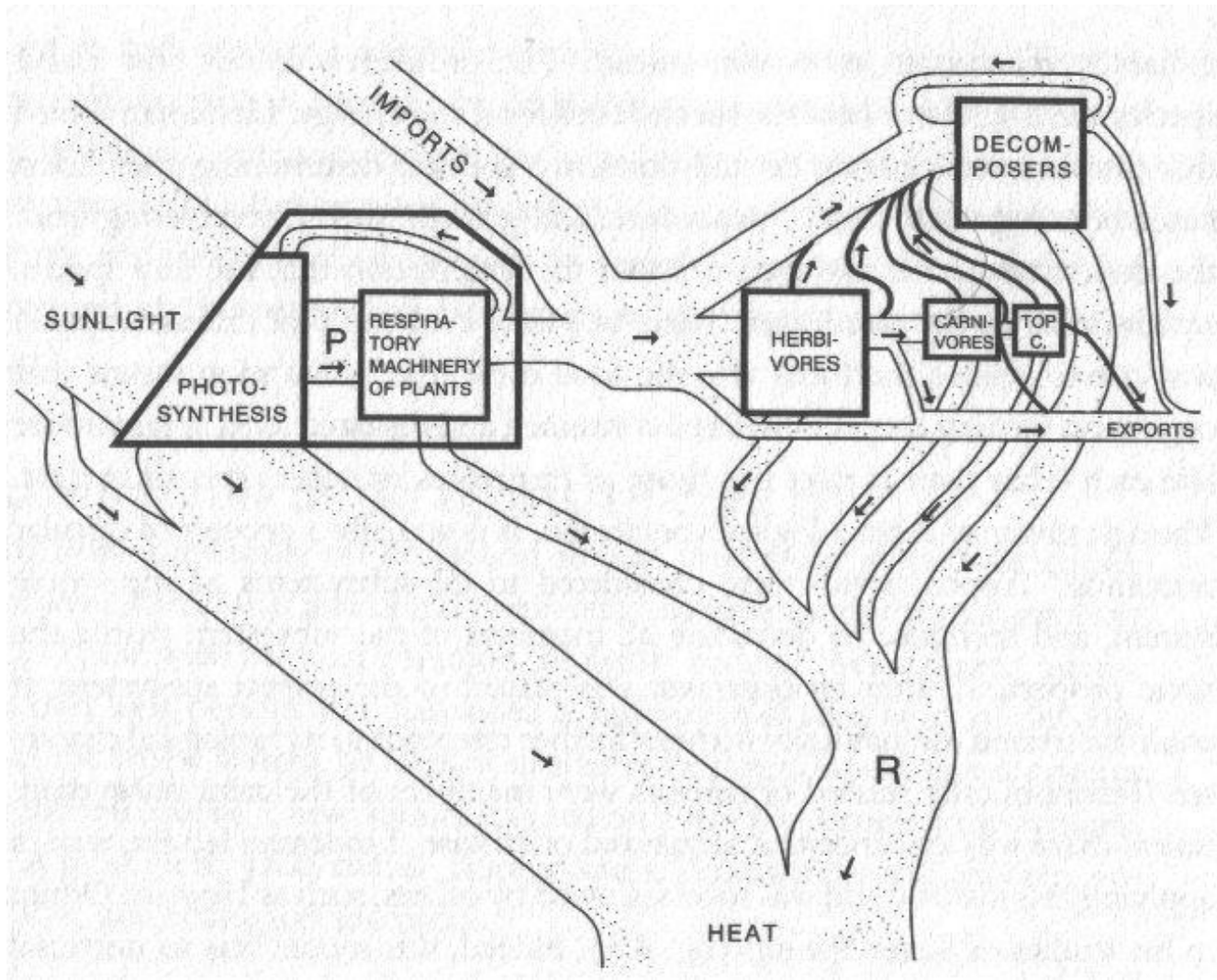


*Дождевые леса Амазонии, как и влажные экваториальные леса, являются местами наибольшего биоразнообразия*

Обычно устойчивость связывали и связывают с биоразнообразием видов в экосистеме то есть, чем выше биоразнообразие, чем сложнее организация сообществ, чем сложнее пищевые сети, тем выше устойчивость экосистем. Но уже 40 и более лет назад на данный вопрос существовали различные точки зрения, и на данный момент наиболее распространено мнение, что как локальная, так и общая устойчивость экосистемы зависят от значительно большего набора факторов, чем просто сложность сообществ и биоразнообразие. Так, на данный момент с повышением биоразнообразия обычно связывают повышение сложности, силы связей между компонентами экосистемы, стабильность потоков вещества и энергии между компонентами.

Важность биоразнообразия состоит в том, что оно позволяет формировать множество сообществ, различных по структуре, форме, функциям, и обеспечивает устойчивую возможность их формирования. Чем выше биоразнообразие, тем большее число сообществ может существовать, тем большее число разнообразных реакций (с точки зрения биогеохимии) может осуществляться, обеспечивая существование биосферы в целом.

# Потоки вещества и энергии в экосистемах



*Принципиальная схема потоков вещества и энергии в экосистеме, на примере системы ручьев Сильвер Спринг . По Одуму, 1971.*

# ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ГРАНИЦЫ ЭКОСИСТЕМЫ (ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ)

В природе не существует чётких границ между различными экосистемами. Всегда можно указать на ту или иную экосистему, но выделить дискретные границы, если они не представлены различными ландшафтными факторами (обрывы, реки, различные склоны холмов, выходы скальных пород и т. п.), не представляется возможным, всегда существуют плавные переходы от одной экосистемы к другой. Это обусловлено относительно плавным изменением градиента факторов среды (влажность, температура, увлажнённость и прочее). Иногда переходы из одной экосистемы в другую могут фактически являться самостоятельной экосистемой. Обычно сообщества, образующиеся на стыке различных экосистем, называются экотонами. Термин «экотон» введён Ф. Клементсом в 1905 году.

## ЭКОТОНЫ

Экотоны играют существенную роль в поддержании биологического разнообразия экосистем за счёт так называемого краевого эффекта — сочетания комплекса факторов среды различных экосистем, обуславливающее большее разнообразие условий среды, следовательно, лицензий и экологических ниш. Тем самым возможно существование видов как из одной, так и из другой экосистемы, а также специфичных для экотона видов (например растительность прибрежно-водных местообитаний).

## ВРЕМЕННЫЕ ГРАНИЦЫ ЭКОСИСТЕМЫ (ХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ)

На одном и том же биотопе с течением времени существуют различные экосистемы. Смена одной экосистемы на другую может занимать как довольно длительные, так относительно короткие (несколько лет) промежутки времени. Длительность существования экосистем в таком случае определяется этапом сукцессии. Смена экосистем в биотопе может быть обусловлена и катастрофическими процессами, но в таком случае, существенно изменяется и сам биотоп, и такую смену не принято называть сукцессией (за некоторыми исключениями, когда катастрофа, например, пожар — естественный этап циклической сукцессии).

## Сукцессия

*Сукцессия* — это последовательная, закономерная смена одних сообществ другими на определённом участке территории, обусловленная внутренними факторами развития экосистем. Каждое предыдущее сообщество предопределяет условия существования следующего и собственного исчезновения. Это связано с тем, что в экосистемах, которые являются переходными в сукцессионном ряду, происходит накопление вещества и энергии, которые они уже не в состоянии включить в круговорот, преобразование биотопа, изменение микроклимата и других факторов, и тем самым создаётся вещественно-энергетическая база, а также и условия среды, необходимые для формирования последующих сообществ. Однако, есть и другая модель, которая объясняет механизм сукцессии следующим образом: виды каждого предыдущего сообщества вытесняются лишь последовательной конкуренцией, ингибируя и «сопротивляясь» внедрению последующих видов. Тем не менее, эта теория рассматривает лишь конкурентные отношения между видами, не описывая всю картину экосистемы в целом. Безусловно, такие процессы идут, но конкурентное вытеснение предыдущих видов возможно именно из-за преобразования ими биотопа. Таким образом, обе модели описывают разные аспекты процесса и верны одновременно.

Сукцессия бывает автотрофной и гетеротрофной. На ранних стадиях автотрофной сукцессионной последовательности соотношение  $P/R$  много больше единицы, так как обычно первичные сообщества обладают высокой продуктивностью, но структура экосистемы ещё не сформировалась полностью, и нет возможности утилизировать эту биомассу. Последовательно, с усложнением сообществ, с усложнением структуры экосистемы, расходы на дыхание ( $R$ ) растут, так как появляется всё больше гетеротрофов, ответственных за перераспределение вещественно-энергетических потоков, соотношение  $P/R$  стремится к единице и фактически является таковым у терминального сообщества (экосистемы). Гетеротрофная сукцессия обладает обратными характеристиками: в ней соотношение  $P/R$  на ранних этапах много меньше единицы и постепенно увеличивается по мере продвижения по сукцессионным стадиям.





*Пример стадии автотрофной сукцессии — лес вырастает на месте **залежи***



*Пример стадии гетеротрофной сукцессии — заболоченный луг*

# РАНГИ ЭКОСИСТЕМ

Вопрос ранжирования экосистем достаточно сложен. Выделение минимальных экосистем (биогеоценозов) и экосистемы наивысшего ранга – биосферы не вызывает сомнений. Промежуточные же выделения довольно сложны, так как сложности хронологического аспекта не всегда однозначно позволяют определить границы экосистем. В геоэкологии (и ландшафтоведении) существует следующее ранжирование: фация – урочище (экосистема) – ландшафт – географический район – географическая область – биом – биосфера. В экологии существует сходное ранжирование, однако, обычно считается, что корректно выделить лишь одной промежуточной экосистемы – биома.

## Биомы

**Биом** — крупное системно-географическое (экосистемное) подразделение в пределах природно-климатической зоны (Реймерс Н. Ф.). Согласно Р. Х. Уиттекеру — группа экосистем данного континента, которые имеют сходную структуру или физиономию растительности и общий характер условий среды. Это определение несколько некорректно, так как существует привязка к конкретному континенту, а некоторые биомы присутствуют на разных континентах, например, тундровый биом или степной.

На данный момент наиболее общепринятое определение звучит так: «Биом — совокупность экосистем со сходным типом растительности, расположенных в одной природно-климатической зоне» (Акимова Т. А., Хаскин В. В.).

Общим в этих определениях является то, что в любом случае биомом называется совокупность экосистем одной природно-климатической зоны.



*Биосфера охватывает всю поверхность Земли,  
покрывая её плёнкой живого вещества*

## Биосфера

Биосфера охватывают всю поверхность Земли, покрывая её плёнкой живого вещества

Термин *биосфера* был введён Жаном-Батистом Ламарком в начале XIX века, а в геологии предложен австрийским геологом Эдуардом Зюссом в 1875 году. Однако создание целостного учения о биосфере принадлежит русскому учёному Владимиру Ивановичу Вернадскому.

Биосфера — экосистема высшего порядка, объединяющая все остальные экосистемы и обеспечивающая существование жизни на Земле.

В состав биосферы входят: атмосфера, гидросфера, литосфера, педосфера.

# ИСКУССТВЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ



*Пашня — типичная искусственная экосистема, неразрывно соседствует с естественным лугом*

**Искусственные экосистемы** — это экосистемы, созданные человеком, например, агроценозы, природно-хозяйственные системы или Биосфера 2.

Искусственные экосистемы имеют тот же набор компонентов, что и естественные: продуценты, консументы и редуценты, но есть существенные отличия в перераспределении потоков вещества и энергии.