

**ГБОУ ВПО
Первый Московский государственный медицинский
университет им. И.М.Сеченова**

кафедра экологии и общей генетики

**Дисциплина по выбору
«Медико-биологические основы экологии»**

**Методические материалы по модулю №4
«Экология экосистем»**

Содержание:

4.1. Текстовая часть (см. Приложение 4.1.)

Оглавление

4.1.1. Понятие экосистем – структурно-функциональных единиц биосферы.	стр.3
2. Компоненты экосистем	стр.3
3. Пищевые цепи. Трофическая структура сообществ	стр.4
4. Основные характеристики экосистем.	стр.5
5. Закономерности переноса энергии в экосистемах	стр.6
6. Экологическая эффективность. Экологические пирамиды	стр.6
7. Энергетические субсидии	стр.8
8. Искусственные экосистемы - агроценозы	стр.9
9. Повышение продуктивности сельского хозяйства	стр.10
10. Расщепление органического вещества	стр.10
11. Основные биомы Земли. Закономерности формирования биомов	стр.11
12. Протекание процессов расщепления органического вещества в экосистемах разных типов.	стр.13
13. Средообразующая и средостабилизирующая роль биомассы	стр.14
14. Общая продуктивность экосистем Земли	стр.15
15. Развитие экосистем. Понятие экологических сукцессий.	стр.15
16. Первичные сукцессии	стр.16
17. Вторичные сукцессии	стр.17
18. Причины сукцессий. Стратегии г-отбора и К-отбора.	стр.18
19. Дальнейшее развитие климаксных сообществ. Влияние человека.	стр.18
4.2. Вопросы для самоконтроля (см. Приложение № 4.2)	стр. 20
4.3. Тестовые задания (см. Приложение № 4.3)	стр.21
4.4. Темы рефератов (см. Приложение № 4.4)	стр.23
4.5. Список литературы (см. Приложение № 4.5)	стр. 23

Приложение 4.1. Текстовая часть модуля 4 «Экология экосистем»

Содержание:

1. Оглавление

Оглавление

4.1.1. Понятие экосистем – структурно-функциональных единиц биосферы. стр.3	стр.3
20. Компоненты экосистем	стр.3
21. Пищевые цепи. Трофическая структура сообществ	стр.4
22. Основные характеристики экосистем.	стр.5
23. Закономерности переноса энергии в экосистемах	стр.6
24. Экологическая эффективность. Экологические пирамиды	стр.6
25. Энергетические субсидии	стр.8
26. Искусственные экосистемы - агроценозы	стр.9
27. Повышение продуктивности сельского хозяйства	стр.10
28. Расщепление органического вещества	стр.10
29. Основные биомы Земли. Закономерности формирования биомов	стр.11
30. Протекание процессов расщепления органического вещества в экосистемах разных типов.	стр.13
31. Средообразующая и средостабилизирующая роль биомассы	стр.14
32. Общая продуктивность экосистем Земли	стр.15
33. Развитие экосистем. Понятие экологических сукцессий.	стр.15
34. Первичные сукцессии	стр.16
35. Вторичные сукцессии	стр.17
36. Причины сукцессий. Стратегии r-отбора и K-отбора.	стр.18
37. Дальнейшее развитие климаксных сообществ. человека.	Влияние стр.18

4.1. Приложение 4 1

Текстовая часть модуля 4

«Экология экосистем»

4.1.1. Понятие экосистем – структурно-функциональных единиц биосферы.

Совокупность популяций организмов всех видов (растений, животных, микроорганизмов), проживающих совместно на одной территории и взаимодействующие между собой и окружающей средой, называют *сообществом* или *биоценозом* (от лат. *bios* - жизнь, *koinos* - вместе).

Территорию, на которой обитает биоценоз, называют *биотоп* или *экогон* (от лат. *topos* - место).

Термин "биоценоз" ввел в 1877 году немецкий биолог Карл Мёбиус, изучавший сообщество устричной отмели. К. Мёбиус заметил, что все обитающие в нём организмы взаимно зависят друг от друга и изменения, происходящие с каким-то одним видом, непременно сказываются на других.

Таким образом, термином "биоценоз" обозначают *взаимозависимые* сообщества организмов.

Совместно с окружающей их абиотической (неживой) средой, биоценозы образуют единые функциональные системы - экосистемы. Термин "экосистема" ввёл в 1935 году английский геоботаник Артур Тэнсли.

В общем смысле системами называют совокупности объектов (элементов систем), взаимодействие которых ведёт к появлению у системы как целого новых (эмергентных) свойств, какому-то выигрышу, выгоде - в веществе, энергии, информации.

Являясь элементами экосистем, организмы стабильно обеспечивают себя энергией и веществами для жизни, поскольку между их разными функциональными группами поделены функции по получению и возвращению в среду веществ и энергии. Никаким отдельным видам растений и животных весь комплекс этих свойств недоступен.

Таким образом, *экосистемой* называется такая совокупность организмов (автотрофов и гетеротрофов) и элементов абиотической среды, в которой могут совершаться круговорот веществ и поток энергии.

Понятие экосистемы является основополагающим понятием экологии.

Функциями экосистем являются:

- синтез органического вещества;
- его деструкция
- круговороты веществ
- поток энергии.

4.1.2. Компоненты экосистем.

Свои основные функции - круговорот веществ и поток энергии, экосистема

может осуществлять только при наличии в ней определённых компонентов:

1. **Комплекс элементов абиотической среды** - климатические условия, почва, вода, солнечный свет, неорганические вещества - CO₂, O₂, минеральные соли.

2. Организмы - **продуценты** (от англ. produce - производить) - синтезируют органические вещества из неорганических фотосинтезом или хемосинтезом, т.е. автотрофы (от лат. auto - сам, trophe - питаться).

Продуцентами являются зеленые растения и фото- и хемосинтетические бактерии.

3. Организмы - **консументы** (от англ. consume - потреблять), питающиеся другими организмами, т.е. готовыми органическими веществами.

Консументы экосистем относятся к нескольким уровням:

- консументы 1-го порядка - растительноядные животные, т.е. фитофаги (phitos - растение, fagos - пожирать);
- консументы 2-го порядка - плотоядные животные, питающиеся растительноядными;
- консументы 3-го и последующих порядков - питаются консументами предыдущих порядков.

4. Организмы - **редуценты** (от англ. reduce - использовать) питающиеся мёртвыми органическими остатками.

Редуцентов, разлагающих мертвые органические вещества до конечных продуктов - минеральных компонентов: CO₂, H₂O и минеральных солей, называют **деструкторами** (минерализаторами). Благодаря им все эти вещества возвращаются в биотоп и, таким образом, происходит их круговорот. Минерализаторами являются микроорганизмы и грибы.

Организмов, питающиеся другими организмами (живыми или мертвым), называют гетеротрофами (от лат. hetero - другой, trophe - питаться).

Таким образом, все функции по добыче из среды и возвращению в неё веществ и энергии оказывается поделёнными между тремя экологическими группами организмов: продуцентами, консументами и редуцентами. Только взаимодействие всех групп позволяет экосистеме осуществлять её функции - биогеохимические круговороты веществ и поток энергии. Ни одному виду или группе весь комплекс этих свойств не доступен.

Для стабильного существования экосистемы необходимы не только обязательное наличие всех компонентов, но и оптимальные соотношения между ними.

Если баланс между группами будет нарушен, произойдёт разрушение экосистем. Так, если в экосистеме будет избыток консументов, они быстро уничтожат все растения и наступит деградация экосистемы. Чтобы этого не произошло, во всех экосистемах имеются регулирующие механизмы, поддерживающие численность всех популяций в динамическом равновесии.

4.1.3. Пищевые цепи. Трофическая структура сообществ.

Последовательности поедающих друг друга организмов называются **пищевыми цепями**. Места, занимаемые организмами в пищевой цепи, называют **трофическими уровнями**. Организмы, получающие энергию через одинаковое число этапов, считаются принадлежащими к одному трофическому уровню:

- первый трофический уровень (уровень продуцентов) занимают зелёные растения;
- второй уровень (первичных консументов) - все травоядные животные;

- третий (вторичных консументов) - хищники;
- четвёртый - вторичные хищники т.д.

Многие организмов являются **полифагами** (от лат. poly - много, fagos - пожирать), они питаются не одним, а многими видами пищи, поэтому многие пищевые цепи являются разветвленными и образуются **пищевые сети**.

Распределение организмов по трофическим уровням называют их **трофической (пищевой) классификацией**. При этом определяется **трофическая структура** сообщества. Трофическая классификация строится исключительно по функциональному принципу - роли организмов в сообществе и не зависит от их положения в таксономической классификации. Виды, относящиеся к одним и тем же таксонам, могут занимать разные трофические уровни. Например, разные виды членистоногих могут быть и травоядными и хищниками и редуцентами.

Поскольку многие организмы являются полифагами, они могут занимать сразу несколько трофических уровней, например, медведь и человек, питаются растительной и животной пищей, занимают и первый и другие трофические уровни, а растение росомаха, питающееся насекомыми и простейшее эвглена зелёная являются одновременно и продуцентами и консументами.

Таким образом, экологическая классификация делит на группы не сами виды, а типы их жизнедеятельности, определяет их ²профессии² в экосистеме.

Организмы, выполняющие одинаковые функции в экосистемах сходного типа, называются **экологическими эквивалентами**. Например, кенгуру в Австралии и копытные Азии, Америки и Африки выполняют одинаковые функции - первичных консументов в биомах степного типа.

Чем больше видовое разнообразие биоценоза и чем более разветвлены пищевые сети, тем устойчивей экосистема, поскольку разные виды могут замещать друг друга в пищевых цепях.

По виду начального звена различают два типа пищевых цепей: пастбищные и детритные.

1. **Пастбищными** называют цепи, начальным звеном в которых являются продуценты - зелёные растения.

Примеры: растение → заяц → лиса
 трава → корова → человек
 фитопланктон → зоопланктон → кит

2. **Детритными** называют цепи, начинающиеся с мёртвых органических остатков - детрита (от лат. detritus - изношенный): трупов организмов, фекалий, опавших листьев и других.

Пример: опавшие листья → дождевые черви → птицы → хищные птицы.

Организмов, питающихся детритом, называют детритофагами. Как уже указывалось, тех из них, кто разлагает детрит до конечных продуктов - CO₂, H₂O и минеральных солей, называют деструкторами. Деструкторам принадлежит важнейшая роль в пищевых цепях: возвращая в экосистему минеральные вещества, они обеспечивают непрерывность биогеохимических круговоротов.

4.1.4. Основные характеристики экосистем

Важнейшими экологическими характеристиками экосистем являются:

- продуктивность - скорость продуцирования органического вещества, экологические факторы, лимитирующие продукцию;
- величина потока энергии;
- наличная биомасса;
- трофическая структура;
- эффективность переноса энергии по трофическим уровням;
- видовое разнообразие;
- степень доминирования отдельных видов;
- численность и плотность отдельных популяций, определяющие их экологические факторы.

4.1.5. Закономерности переноса энергии в экосистемах

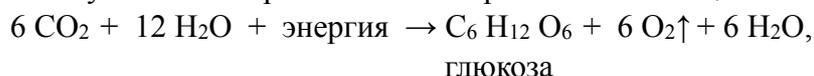
Энергия необходима организмам для их жизнедеятельности: роста, развития, обновления структур, размножения. Без обеспечения энергией не может быть ни жизни, ни экосистем.

Главным источником энергии для всех экосистем Земли является Солнце. Как пишет Ю.Одум (1975), ²экология, по сути дела, изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри систем ².

Ю.Одум отмечает также, что слова ²экономика² и ²экология² имеют общий корень ²ойкос² (от греч. ²дом²) и поэтому можно сказать, что экономика занимается финансовым хозяйством, а экология - хозяйством среды обитания организмов. При этом энергия играет в их хозяйстве роль ²экологической валюты ².

В отличие от минеральных веществ, циркулирующих в экосистеме посредством круговоротов, поведение энергии в ней напоминает улицу с односторонним движением: энергия движется однонаправленным потоком и при этом, согласно II закону термодинамики, на каждом этапе уменьшается в количестве.

В соответствии с **I законом термодинамики**, зелёные растения в процессе фотосинтеза превращают энергию солнечного света в химическую энергию, заключенную в молекулах синтезированных ими органических веществ:



Эффективность усвоения растениями энергии Солнца (КПД фотосинтеза) составляет всего 0,1 - 5%.

Консументы I порядка, съедая растения, расщепляют их сложные органические молекулы до простых веществ, а высвободившуюся энергию и простые вещества используют для жизнедеятельности и строительства своих тел.

В обоих процессах, в соответствии со **II законом термодинамики**, часть энергии рассеивается в виде тепла.

Аналогично поступают со своими предшественниками по пищевой цепи вторичные и третичные консументы и редуценты (рис.6.2).

Соответственно II закону термодинамики, при движении энергии по пищевой цепи, на каждом этапе цепи часть её теряется и на каждый новый этап цепи поступает,

в среднем, 10 % энергии с предыдущего. Эту закономерность называют ²правилом 10 процентов² (Линдеман Р.,1942).

В итоге через некоторое число этапов вся энергия оказывается безвозвратно рассеянной в пространстве. По причине больших потерь энергии хватает ненадолго и поэтому в большинстве пищевых цепей число звеньев не превышает 4-6.

Основоположником изучения переноса энергии в пищевых цепях является американский эколог Р.Линдеман (1942).

4.1.6. Экологическая эффективность. Экологические пирамиды

Показателями эффективности функционирования экосистем являются:

- продуктивность;
- биомасса;
- величина потока энергии;
- процент переноса энергии по трофическим уровням.

Чем больше энергии поступает на высшие трофические уровни, тем эффективнее работает экосистема.

Эффективность переноса энергии по уровням зависит от потребления организмами их пищевых ресурсов и превращения их в биомассу.

Она определяется качеством пищи, особенностями физиологии особей, экологическими условиями, в которых они находятся. Если экологические условия неблагоприятны, организм приходится тратить дополнительную энергию на их компенсацию: повышать теплопродукцию при низкой температуре, долго искать корм и т.д.

Трофической структурой экосистемы называют закономерности переноса энергии, распределение биомассы и числа организмов по трофическим уровням.

Все экосистемы имеют специфическую, свойственную только им трофическую структуру.

Для наглядного изображения трофической структуры американский эколог Чарльз Элтон (1927) предложил строить экологические пирамиды биомассы и численности. В дальнейшем к ним добавили пирамиды энергии.

Экологическими пирамидами называют поставленные друг на друга прямоугольники, соответствующие разным трофическим уровням. Длина прямоугольников пропорциональна величине отображаемых показателей на данном уровне.

1. Пирамиды энергии - показывают величину потока энергии, поступающей на каждый трофический уровень .

Соответственно II закону термодинамики, нижний прямоугольник (первого трофического уровня), всегда самый большой, а верхний (последнего уровня) - самый маленький.

Во всех стабильных экосистемах пирамиды энергии имеют этот ²классический" вид² - широкое основание и узкую вершину.

Величина потока энергии - важнейшая характеристика экосистем, поэтому пирамиды энергии являются для экологов самыми значимыми.

2. Пирамиды биомассы - показывают общую биомассу организмов на разных трофических уровнях.

Поскольку на нижние уровни поступает энергии больше, то и их биомасса является самой большой, отчего пирамиды биомассы в большинстве природных наземных экосистем также имеют ²классический² вид.

²В связи с этим неудивительно, - пишет американский эколог Р. Риклефс, - что если собрать в кучу всю траву Африки, то она будет огромной по сравнению с кучей, образованной всеми кузнечиками, газелями, зебрами, гну, носорогами и другими травоядными. Что же касается жалкой кучки львов, гепардов и гиен, то мы её можем просто не заметить рядом с кучами травы и растительных животных² (1981).

Таким образом, из II закона термодинамики о потерях энергии, теоретически вытекает следствие, что на конце пищевых цепей не может быть большой биомассы.

Однако в реальности форма пирамид биомассы зависит не только от величины её продукции, но и от наличия биомассы в экосистеме в конкретный момент времени. Количество "наличной" биомассы зависит от степени выедания растений травоядными и сроков жизни составляющих биомассу особей.

На пастбищах наличная биомасса растений всегда мала, намного меньше, чем в лесах, поскольку интенсивно выедается крупными травоядными.

Сходная картина имеется и в водных экосистемах, где продуцентами являются одноклеточные водоросли - фитопланктон. Фитопланктон очень быстро выедается консументами, а сроки жизни его особей малы (менее суток), из-за этого наличная биомасса первого трофического уровня всегда меньше, чем последующих.

По этой причине пирамиды биомассы океанов и глубоких озер имеют ²перевернутый² вид.

Однако продуктивность фитопланктона настолько высока, что обеспечивает консументов, намного превосходящих его по биомассе.

3. Пирамиды чисел - показывают число организмов на разных уровнях.

На нижних уровнях организмов обычно больше, чем на верхних, так как добыча меньше по размеру, чем её потребитель.

Однако в лесах, где продуцентами являются крупные деревья, а консументами - мелкие животные, преимущественно членистоногие, пирамида чисел имеет нестандартный вид.

Перевернутые пирамиды биомассы и чисел имеются и в пищевых цепях, где участвуют паразиты: паразиты меньше своих хозяев и на одном хозяине их может быть множество.

Подводя итоги, нужно отметить, что самыми информативными для экологов являются пирамиды энергии: их форма не зависит от скорости выедания, размеров и сроков жизни отдельных особей.

Классическим примером экологических пирамид энергии, биомассы и численности являются пирамиды пищевой цепи

люцерна → телята → мальчик (Одум Ю., 1975).

Пирамиды показывают, что если мальчик весом 48 кг будет питаться только телятиной, ему потребуется в год 4,5 теленка, а им - 8 211 кг люцерны, занимающей площадь 4 га.

Из законов переноса энергии по трофическим уровням вытекают следующие выводы (Одум Ю., 1975):

- С энергетической точки зрения намного выгоднее потреблять продукцию с начальных этапов пищевых цепей.

- На конце пищевых цепей не может быть большой биомассы.
- Для повышения производства сельскохозяйственной продукции нужно стремиться увеличивать не валовую продукцию, а только чистую. Для этого необходимо снижать энерготраты на "дыхание" - оптимизировать условия выращивания растений и животных, выводить специальные сорта и породы.
- Потребление биомассы (энергии) на всех уровнях должно быть строго сбалансировано. Если какой-то вид чрезмерно размножится, он потребит слишком много пищевых ресурсов и этим нарушит функционирование экосистемы.

В настоящее время энергетический баланс, имеющийся в природе, нарушен человеком: человек потребляет для себя и разводимых им домашних животных огромные количества биомассы и энергии, чем нарушает стабильность функционирования экосистем.

4.1.7. Энергетические субсидии

В большинстве экосистем Земли эффективность фотосинтеза не превышает 0,1-0,3%, её ограничивают неблагоприятные значения экологических факторов: недостаток воды, минеральных солей, низкие температуры и другие. Кроме того, в неблагоприятных условиях растут энерготраты организмов ²на дыхание², что также снижает выход их чистой продукции - биомассы.

Высокая эффективность фотосинтеза - 1-5%, имеется только в некоторых экосистемах: тропических лесах, болотах, устьях рек - эстуариях.

Высокая продуктивность этих экосистем связана с наличием в них дополнительных источников энергии - *энергетических субсидий*. Они позволяют экосистемам компенсировать неблагоприятные факторы среды, снижают траты на самоподдержание - ²дыхание². При этом доля энергии, переходящая в биомассу, возрастает.

Источниками добавочной энергии являются:

1. *Естественные:*

- сложные взаимодействия температуры, влажности и движения воздуха в тропических лесах;
- приливы и отливы в прибрежной зоне морей, перемешивающие воду и обогащающие её кислородом и питательными веществами;
- вертикальные морские течения - апвеллинги (от англ. up - поднимать), поднимающие питательные вещества со дна океана в верхние слои воды, где идёт фотосинтез;
- привнесение речными водами в устья рек (эстуарии) питательных веществ со всей площади водосбора.

2. *Искусственные:* внесение дополнительной энергии человеком в виде вспашки, полива, внесения минеральных удобрений и др.(см. далее).

4.1.8.. Искусственные экосистемы - агроценозы

Агроценозами называют искусственные экосистемы - поля, сады, пастбища, рыбоводческие пруды, парки и другие, созданные человеком для своих целей, удовлетворения своих пищевых и других потребностей.

В настоящее время агроценозами занято более 10% мировой суши.

Агроценозы отличаются от естественных экосистем тремя основными признаками:

1). Резко сниженным видовым разнообразием организмов.

Наибольший процент агроценозов составляют сельскохозяйственные поля, засеянные одним видом растений - монокультурой. Из-за этого они не могут использовать ресурсы среды так полно, как это делают многовидовые сообщества и без внесения человеком дополнительной энергии, продуктивность агроценозов, как правило, низка.

2) Скопление одного вида растений (животных) способствует массовому размножению их консументов и паразитов. Нежелательных ему организмов, человек называет «вредителями»² и уничтожает всевозможными химическими и механическими средствами. Таким образом, стратегии природы и человека разнонаправлены: природа стремится повысить видовое разнообразие экосистемы, а человек - понизить.

3) В конце каждого сезона человек вывозит из агроэкосистем произведенную ею биомассу (урожай) и засеивает новые растения. Таким образом человек поддерживает агроценозах ранние стадии развития (сукцессии), что позволяет получать относительно высокие урожаи (см. далее). По этой причине агроценозы имеют все неблагоприятные свойства незрелых экосистем: нестабильны, уязвимы для неблагоприятных факторов, не способны эффективно усваивать ресурсы среды.

3). Для повышения продуктивности агроценозов, человек вносит в них дополнительную энергию – энергетические субсидии (см. далее). Чтобы возделываемые растения и животные лучше реагировали на энергетические субсидии, человек выводит приспособленные для этого сорта и породы.

4). В агроценозах действует не естественный, как в природных, а искусственный отбор, производимый человеком в своих целях: человек культивирует признаки, полезные ему, а не растениям и животным. В результате у выведенных пород и сортов снижена выживаемость в естественных условиях и при попадании в природную среду они быстро гибнут. Таким образом, искусственно выведенные сорта и породы не могут существовать без поддержки человека.

4.1.9. Повышение продуктивности сельского хозяйства

Для повышения продуктивности агроценозов, человек вносит в них дополнительную энергию - энергетические субсидии.

Энергетические субсидии направлены на оптимизацию для возделываемых организмов условий окружающей среды: обеспечение их водой, питательными веществами и др. Они позволяют снизить до минимума непроизводительные траты организмов на добычу этих веществ из среды, компенсировать другие неблагоприятные факторы и, таким образом, направлять больше энергии на производство биомассы.

Способами внесения дополнительной энергии являются.

В растениеводстве:

- вспашка, рыхление почв, полив, удаление сорняков, внесение минеральных удобрений, применение пестицидов и гербицидов для борьбы с вредителями и сорняками;
- селекционная работа - выведение новых устойчивых и продуктивных сортов, способных эффективно использовать ресурсы среды и источники дополнительной энергии.

В животноводстве:

- применение высокопитательных кормов и пищевых добавок;
- оптимизация температур в помещениях, где содержатся животные;
- выведение устойчивых и высокопродуктивных пород и другие.

Ведение сельского хозяйства с применением этих средств называют **интенсивным** или **индустриальным**, так как при этом затрачиваются огромные количества энергии.

Общее количество внесённой в агроценозы энергии, складывается из энергии для двигателей сельскохозяйственных машин, насосов для воды, энергии для производства минеральных удобрений, пестицидов, пищевых добавок, обогревателей теплиц и хлевов и других. В конечном итоге, большая часть этой энергии оказывается энергией ископаемого топлива.

Таким образом, как отмечает Ю.Одум (1975), высокие урожаи при интенсивном ведении сельского хозяйства, вовсе не означают прогресса в интенсификации фотосинтеза (такие работы ведутся, но они пока неэффективны), а означает только увеличение общего потока энергии, проходящего в экосистеме.

Интенсивное ведение сельского хозяйства очень энергоёмко и, следовательно, дорогостояще. Для удвоения урожая зерновых требуется повышение энерготрат в 10 раз, а для дальнейшего увеличения они возрастают ещё сильнее, что делает высокие уровни продукции невыгодными "золотыми". Эту закономерность называют "законом снижения эффективности энерготрат" К.Тюрго.

Кроме того, внесение избыточных количеств удобрений, пестицидов, воды и других веществ, неблагоприятно для растений, почв и качества получаемой продукции.

4.1.10. Расщепление органического вещества.

За производством в экосистеме органического вещества следует его расщепление - **деструкция**. Деструкцию органики до конечных продуктов - минеральных компонентов: CO₂, воды, аммиака NH₃ и минеральных солей называют **минерализацией**.

Мертвые тела организмов (детрит) - листья и части растений, трупы животных, органические остатки их жизнедеятельности (фекалии, моча и др.) поступают в биотоп, где образуют на поверхности почвы её верхний слой - **подстилку**. Подстилкой кормятся организмы-редуценты, с которых начинаются детритные пищевые цепи. При смешении органических остатков различных степеней разложения с минеральными частицами образуется плодородный слой почвы.

Полуразложившееся органическое вещество, находящееся в почве, называется **гумусом**.

Расщепление мёртвого органического вещества идёт в три этапа:

1. Измельчение подстилки - образование грубого гумуса.

2. Образование истинного гумуса - гумификация.
3. Минерализация гумуса - его расщепление до минеральных компонентов - CO₂, H₂O, аммиака, солей металлов.

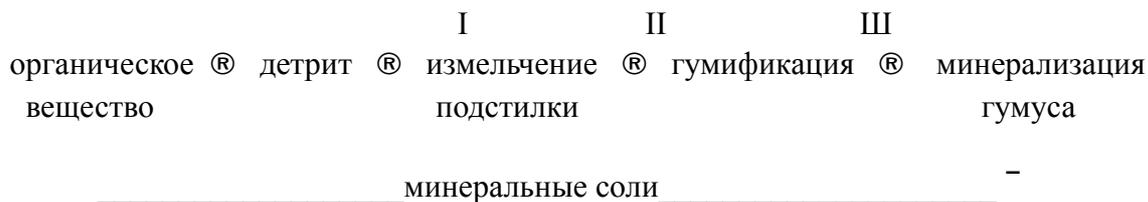
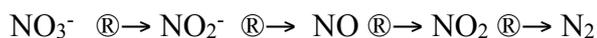


Рис.4.1.10. Круговорот веществ в почве

Минерализацию гумуса производят разные группы бактерий и грибов.

Минерализация гумуса включает два процесса:

- а) минерализация его углеродных составляющих - до CO₂, H₂O и солей металлов, её ведут особые группы бактерий, актиномицетов и грибов;
- б) минерализацию органического азота, идёт в несколько этапов, её осуществляют несколько групп бактерий.



Бактерии-денитрификаторы

Образующийся аммиак частично удаляется в атмосферу, а частично окисляется в нитриты и нитраты - формы, усваиваемые растениями. Часть нитратов превращается в газообразный азот и его окислы, которые улетучиваются в атмосферу.

4.1.13 Основные биомы Земли. Закономерности формирования биомов.

Сложные взаимодействия между климатом, субстратом и живыми организмами приводят к образованию специфических региональных сообществ - биомов.

Биомы - крупные региональные экосистемы с характерным типом растительности и другими особенностями ландшафта.

Современная биосфера (экосфера) является совокупностью всех биомов.

В соответствии со средой обитания организмов, выделяют наземные, пресноводные и морские биомы.

Тип наземных биомов определяют по зрелому (климаксному) растительному сообществу, название которого и служит названием биома, тип водных биомов - по геологическим и физическим особенностям.

Основные типы современных биомов и их продуктивность показаны в таблице 4.1.11.

Главным фактором, определяющим формирование биома, является его географическое положение: оно обуславливает тип климата (температуру, количество осадков) и почвенные (эдафические) факторы.

В зависимости от годового количества осадков формируются следующие типы экосистем:

0	- 250 мл	- пустыни
250	- 750 мл	- степи, саванны
750	- 1250 мл	- сухие леса
более	1250	- влажные леса

В соответствии с учением В.Н. Докучаева (1899), климат в значительной степени определяет тип почв данной местности: температура и количество осадков определяют скорость и направление процессов почвообразования - разрушение материнской породы и миграцию в почве минеральных солей и частиц. От климата также зависит видовой состав .

В силу различий между площадями суши и моря в Северном и Южном полушариях, структура биомов Северного полушария не является зеркальным отображением биомов Южного. В Южном полушарии практически нет биомов тундры, тайги и листопадных лесов умеренного пояса, поскольку на этих широтах там расположен океан.

Таб. 4.1.11. Основные типы биомов Земли и их продуктивность (Уиттикер Р., Лайкенс Д., 1975).

Название биомов	Биомасса тонн/га	Продуктивность г/м ² год

Наземные биомы:		
Тундра: арктическая и альпийская	6	10-400
Северные (бореальные) хвойные леса - тайга	350	400-2000
Листопадные леса умеренной зоны	300	600-2500
Степи умеренной зоны	40	200-2000
Тропические травяные сообщества и саванны (степи с одиноко стоящими деревьями или группами деревьев)	40	200-2000
Средиземноморские формации - районы с дождливой зимой и засушливым летом (чаппараль, маки, скрэб)	60	250-1200
Полупустыни и пустыни	7	10-250
Тропические сезонные полувечнозеленые леса	350	100-2500
Тропические влажные вечнозеленые леса.	450	1000-3500
Пресноводные экосистемы:		
Стоячие водоёмы - озера, пруды.	0,2	100-1500
Текучие воды - реки, ручьи.	0,2	100-1500
Болота и болотистые леса.	150	800-3500
Морские экосистемы:		
Открытый океан	0,03	2-400
Континентальный шельф (прибрежные воды)	0,1	200-600
Коралловые рифы	20	500-4000
Районы апвеллинга (зоны поднятия придонных вод к поверхности)	0,2	400-1000
Эстуарии (устья рек, впадающих в моря)	10	200-3500

Важнейшими экологическими факторами определяющими продуктивность экосистем суши, являются:

- температура;
- свет;
- наличие воды (влажность);
- наличие в почвах биогенных минеральных веществ,

а факторами, лимитирующими продуктивность водных экосистем является "большая тройка" :

- наличие света (освещенность);
- наличие (доступность) биогенных веществ;
- температура.

Изучением биомов занимается *экология биомов* или, *ландшафтная экология*.

4.1.12. Протекание процессов расщепления органики в экосистемах разных типов и их значение для биосферы

Скорости протекания трех стадий расщепления органики различны: первые две стадии идут относительно быстро, а третья - минерализация гумуса, чрезвычайно медленно, поскольку гумусовые вещества очень устойчивы. Конкретные сроки разложения зависят от климатических факторов, главным образом, от температуры.

Так, в тундре полная переработка растительных остатков в гумус проходит до 100 лет, в почвах таежных лесов - 20 - 30 лет, в лиственных лесах умеренного пояса 2-3 года, в тропических лесах - несколько раз в течение года.

Медленная минерализация гумуса имеет важнейшее значение для биосферы: она обуславливает общее запаздывание темпов разложения органики над её продукцией, что делает возможным аккумуляцию в гумусе огромных масс углерода. Это способствует поддержанию в атмосфере высоких концентраций кислорода, поскольку в противном случае, если бы разложение органики не было замедлено, расходовался бы весь кислород, образующийся при фотосинтезе и кислород не смог бы накапливаться в атмосфере.

В почвах умеренных широт возраст гумуса достигает 700 - 1000 лет и поэтому они являются важнейшим депо органического углерода в биосфере. В противоположность им, в почвах тропиков круговороты веществ идут очень быстро и весь образующийся там кислород расходуется. В связи с этим именно экосистемы умеренного пояса - степи, леса, болота являются истинными ²легкими планеты².

Быстрое разложение органики возможно только при достаточном количестве кислорода. В болотах, где мертвое органическое вещество пропитано водой, деятельность аэробных бактерий подавлена. Это ведёт к накоплению неразложившихся остатков в виде торфа. Подавлению бактерий способствуют антисептические фенольные вещества, выделяемые сфагновыми мхами. Полуразложившиеся остатки растений сохраняются в торфе тысячи лет.

Изучение закономерностей функционирования экосистем - синтеза и деструкции ими органического вещества показывает, что все входящие в экосистемы виды образуют жестко скоординированные функциональные цепи, где продукты жизнедеятельности одних видов служат пищей для других. Все виды занимают в этих цепях эволюционно определённые места, ²играют свои роли в экономике природы².

При исчезновении из экосистем каких-то видов возможно нарушение функций отдельных этапов, поэтому наиболее устойчивы экосистемы с большим числом видов.

Нарушение функций экосистем возможно и в случаях, если какой-то вид чрезмерно размножится и потребит слишком много ресурсов. Чтобы этого не произошло во всех природных экосистемах действуют внутри- и межвидовые регулирующие механизмы .

4.1.13. Средообразующая и средостабилизирующая роль биомассы.

Продукция биомассы и её объёмы играют огромную средообразующую и средостабилизирующую роль: продукция кислорода и поглощение углекислого газа при фотосинтезе влияет на газовый состав атмосферы, транспирация растениями влаги регулирует влагообороты - количество осадков, смягчает колебания климатических факторов – определяет степень поглощения поверхностью Земли солнечных лучей (альбедо)

Континентов	149	7,73	115,0	123,0	1837,0	7,8	0,909	1,005
Океана	361	1,52	55,0	0,1	3,9	20,2	3,025	0,997
Всего	510	3,33	170,0	3,6	18,41	28,0	3,934	2,002
Возделываемые земли	14	6,50	9,1	10,0	14	0,009	0,009	0,006

Биомасса животных суши составляет менее 1% от биомассы растений, в то время как в океане - наоборот, биомасса животных составляет с биомассой растений величину одного порядка. Это объясняют тем, что большая часть биомассы суши представлена крупными деревьями, а её потребителями являются животные, намного меньшие их по размеру - основными потребителями древесины являются беспозвоночные. По этой причине биомасса растений суши намного выше биомассы животных.

В то же время на большей части Мирового океана преобладающими продуцентами являются микроскопические водоросли - фитопланктон, а его потребителями более крупные животные - зоопланктон, рыбы. Выедаемость фитопланктона очень высока, а сроки жизни отдельных его особей малы (менее суток). По этой причине, несмотря на очень высокую продуктивность фитопланктона, его наличная биомасса мала.

4.1.15. Развитие экосистем.

Понятие экологических сукцессий

Экосистемы не являются статичными образованиями. Любой биоценоз постоянно изменяется и развивается под действием различных факторов - внешних и внутренних.

На примере геологической летописи Земли можно проследить, как на протяжении эр и периодов происходила постепенная смена видов растений и животных: одни виды вымирали, а их место занимали другие.

Процессы последовательной смены биоценозов во времени называются *сукцессией* (от лат. *successio* - последовательность).

Смена биоценозов, связанная с вымиранием видов в процессе биологической эволюции и замещением их другими видами, называется *эволюционной сукцессией*. Она происходит в длительные, эволюционно значимые промежутки времени.

Смены биоценозов, не связанные с эволюцией видов и происходящие в короткие промежутки времени, называют *экологическими сукцессиями*.

Цепи сменяющихся друг друга биоценозов носят название *сукцессионных рядов* или *сукцессионных серий*.

Общая стратегия развития экосистем сходна с общей стратегией эволюции живого - усиление контроля над физической средой и приобретение максимальной устойчивости к ее изменениям, защищенности экосистем от внешних воздействий.

Каждый последующий биоценоз в сукцессионном ряду является более совершенным в плане устойчивости и эффективности усвоения ресурсов среды, чем предшествующий.

Наиболее совершенные биоценозы, способные устойчиво существовать в течение длительного времени, называются **климаксными сообществами** (от лат. *climax* - покой).

Различают два вида экологических сукцессий - первичные и вторичные.

- **Первичные сукцессии** - процессы развития и смены биоценозов на первично свободных субстратах – не заселенных ранее участках.
- **Вторичные сукцессии** - восстановление экосистем, ранее уже существовавших на данном участке, но удаленных с него.

4.1.16. Первичные сукцессии

Первичные сукцессии возникают на субстрате, изначально не содержащем органического вещества: голой скале, застывшем лавовом потоке, вулканических островах, песчаной дюне, месте отступившего ледника и д.

Организмов, поселяющихся здесь первыми, называют **пионерами** (от лат. *pioneer* - первый), их главной задачей является образование почвы. Пионерами являются бактерии, лишайники, водоросли и мхи, споры и частицы которых приносятся ветром. Поскольку у них нет корней, в почве они не нуждаются. Под действием солнца, ветра, воды и выделяемых пионерами органических кислот скала разрушается (выщелачивается) и образуется минеральная пыль при смешении которой с отмирающими остатками растений образуется почва. Почва является субстратом, на котором могут расти сосудистые растения, имеющие корни.

Ход первичной сукцессии на первично свободном субстрате:

**Субстрат → бактерии → мхи → травянистые растения → деревья
водоросли
лишайники**

Таким образом, деятельность первых колонистов создает основу для внедрения в формирующуюся экосистему новых видов. Смена растений ведет смену животных. На каждой стадии сукцессии видовое богатство биоценоза возрастает, но на поздних стадиях несколько снижается из-за конкуренции.

Итоговые стадиисукцессий - **климаксные сообщества**, отличаются высоким видовым разнообразием, значительной их биомассой, обилием и сложностью пищевых цепей. Это позволяет им использовать ресурсы среды наиболее полно и придаёт устойчивость к внешним воздействиям.

Развитие биоценоза на месте быстро отступающего ледника описано на Аляске (Р. Риклефс, 1979). За 250 лет наблюдений ледник отошел на 100 км, а на его месте шла сукцессия:

мхи → осоки → стелющиеся ивы → кустарниковые ивы → ольха → ель

Время развития - примерно 100 лет.

К первичной сукцессии относят также зарастание прудов, озер и болот.

Возникновение озёр связано с заполнением водой углублений и трещин в земной коре. С течением времени на дне накапливаются донные отложения когда они оказываются совсем близко к поверхности, в них укореняются береговые растения: водная экосистема превращается а наземную. Этот процесс характерен и неизбежен для всех озер, особенно, искусственных - водохранилищ, созданных человеком.

4.1.17. Вторичные сукцессии

Вторичные сукцессии происходят на субстратах, с которых были удалены ранее существовавшие на них сообщества и являются восстановительными - направлены на восстановление повреждений как естественных так и искусственных . Вторичные сукцессии идут намного быстрее первичных поскольку в субстрате имеются готовые органические вещества - почва.

Сукцессия на субстрате содержащем органическое вещество, называется **гетеротрофной**, но если при пожаре вся органика выгорела, то сукцессия идет по типу первичной - **автотрофная сукцессия**.

Примером вторичной сукцессии является развитие леса на заброшенном человеком поле: на первом году на нем прорастают семена трав, затем светолюбивые деревья - березы и осины. Вырастая и смыкая свои кроны,они создают тень, неблагоприятную для трава, но в тени берез уже могут прорасти семена ели. Ель вселяется на поле через 30-50 лет.. Проростки ели развиваются и когда они превышают березы по росту, светолюбивые березы погибают и образуется климаксное сообщество - еловый лес.

Весь процесс занимает 80-120 лет.

Данный вид сукцессии является самым распространенным в средней полосе России. При этом березы обычно заселяют широкий спектр условий, а осины - более плодородные почвы.

В более южных районах на заброшенных полях развиваются дубово-буковые леса:

травы → сосны → смешанный лес → широколиственный лес (дуб, бук, граб)

Процесс также занимает около 100 лет.

Часто из-за изменений почвы, рельефа, климата и других факторов, конечные стадии вторичных сукцессий сильно отличаются от **первичных** климаксных сообществ, в большинстве случаев они беднее их.

При длительном воздействии на экосистемы стрессовых факторов скорость сукцессий может замедляться и даже останавливаться. Это явление называют "снятием климаксной фазы". Особенно медленным течением отличаются сукцессии в северных экосистемах - тундре. Период формирования климакса здесь составляет до тысячи лет. В связи с этим тундровые экосистемы считаются наиболее ранимыми, трудно залечивающими повреждения.

4.1.17. Причины сукцессий. Значение стратегий r- и K- отбора.

В настоящее время считают, что ведущую роль в сукцессиях играют биотические факторы - изменения в среде, производимые организмами: они делают её менее пригодной для себя, но пригодной для заселения другими видами. Изменения касаются освещенности (затенение), увлажнённости, кислотности, состава почв и др.

В зависимости от вызвавших сукцессии причин, их классифицируют на:

- **автогенные сукцессии** (от лат. auto - сам) - вызванные внутренними процессами, происходящими в экосистемах;
- **аллогенные** (от лат. allos - другой) - вызванные внешними причинами.

Виды организмов, участвующих в ходе сукцессий, подразделяют по их месту в сукцессионном ряду:

виды пионеры → ранние сукцессионные виды → поздние сукцессионные виды → климаксные виды.

Места, занимаемые видами в сукцессионных рядах, определяются:

- их требованиями к среде;
- скоростью заселения ими новых мест обитания (следование стратегиям r- или K- отбора);
- изменениями, производимыми ими в среде.

Виды-пионерами обычно являются быстрорастущие светолюбивые растения, производящие много мелких, легко разносимых ветром семян или спор. Для пионеров характерно следование стратегии r-отбора - быстрый рост и размножение по экспоненциальному типу с целью как можно более быстрого заселения среды. Под влиянием пионеров в среде развиваются изменения, делающие её пригодной для заселения следующими - **сукцессинными видами**.

Таб.4.1.17.1 Характеристики растений, свойственных ранним и поздним стадиям сукцессии (Р. Риклефс, 1979, с изменениями).

<i>Характеристики растений</i>	<i>Стадии сукцессии</i>	
	Ранние	Поздние
Стратегия отбора	r-отбор	K-отбор
Количество семян	много	мало
Размер семян	мелкие	крупные
Расселение	ветром, прикрепляются к животными	под действием силы тяжести, заглатываются животными
Выживаемость семян	длительная	слабая

Отношение к свету	светолюбивые	теневыносливые
Скорость роста	быстрая	медленная
Размеры растений	мелкие	крупные

Для видов средних и поздних стадий сукцессий характерна К-стратегия - высокая конкурентоспособность за счет производства небольшого числа хорошо защищенных потомков. Размножаясь, К-стратеги вытесняют пионеров. Далее процесс идет пока в сообщество не вселятся **климаксные виды**, которыми, как правило, являются долго живущие деревья.

Климаксные сообщества являются наиболее стабильными и способны длительно существовать в равновесии со средой. Они сохраняются пока на экосистемы не подействуют внешние факторы: изменятся климатические условия, произойдут стихийные бедствия, внедрятся новые виды, человек и др.

Видовое разнообразие экосистем складывается из наличия в них видов разных стадий сукцессий, что позволяет быстро залечивать повреждения.

Таб.4.1.17.2 Характеристики растений, свойственных ранним и поздним стадиям сукцессии (Р. Риклефс, 1979, с изменениями).

Характеристики растений	Стадии сукцессии	
	Ранние	Поздние
Стратегия отбора	г-отбор	К-отбор
Количество семян	много	мало
Размер семян	мелкие	крупные
Расселение	ветром, прикрепляются к животными	под действием силы тяжести, заглатываются животными
Выживаемость семян	длительная	слабая
Отношение к свету	светолюбивые	теневыносливые
Скорость роста	быстрая	медленная
Размеры растений	мелкие	крупные

4.1.18. Дальнейшее развитие климаксных сообществ Влияние человека.

Даже самые устойчивые климаксные сообщества не являются вечными, все они носят преходящий характер и изменяются под действием внешних и внутренних причин.

С течением времени меняются климат, почвы, рельеф, гидрогеологические условия, в экосистемы вселяются новые виды или могут размножиться насекомые, грызуны и др.

Взаимодействие компонентов экосистем ведет к их развитию и смене.

Постепенно изменяясь, Земля приобрела свой современный облик.

Большинство климаксных сообществ является мозаикой более мелких, развивающихся участков, находящихся в динамическом равновесии: падают от старости и других причин, открываются поляны, на них идут сукцессии.

В естественных условиях сукцессии идут медленно и система остается сбалансированной. Но возможны внезапные, резкие изменения. Иногда имеет место не сукцессия, а нарушение экосистем или даже их гибель. Часто причиной является человек..

Так, чрезмерный выпас скота может превратить климакс степи в пустыню, сброс сточных вод в водоём - вызвать его преждевременное зарастание, выброс токсических веществ - привести к гибели биоценозов.

При действии стрессовых факторов сукцессия может пойти в обратном направлении и на месте климакса возникает какая-то промежуточная фаза. Такие сукцессии называют *регрессивными* или *дигрессивными*. В отличие них, сукцессии в направлении климакса являются *прогрессивными*.

Например, перевыпас скота на Черных Землях Калмыкии привел к превращению их в первую на территории Европы пустыню. Конечно, затем на повреждённых местах пойдет вторичная сукцессия, но когда, вредные воздействия не прекращаются и климакс не достигается.

Вторичные климаксные сообщества, образующиеся в результате восстановительных вторичных сукцессий обычно отличаются от **первичных** климаксных: более бедным видовым составом, меньшей биомассой, меньшей величиной потока энергии и другими показателями.

Приложение 4.2 Вопросы для самоконтроля модуля 4 «Экология экосистем»

1. Что является элементарными структурно-функциональными единицами биосферы?

2. Что такое биоценоз, биотоп, экосистема? Кто ввел в употребление эти понятия?

3. Какую выгоду получают организмы взаимодействуя в экосистеме?

4. Назовите все компоненты экосистем и их функции

5. Что необходимо для стабильного функционирования экосистем?

6. Что такое пищевые цепи и пищевые сети? Придумайте примеры пастбищных и детритных пищевых цепей.

7. Что такое поток энергии? Каким законам термодинамики подчиняется поведение энергии в экосистемах? Сформулируйте эти законы. Из скольких звеньев обычно состоят пищевые цепи и почему?

8. Что такое экологические пирамиды? Назовите виды экологических пирамид. Для чего экологи строят экологические пирамиды?.
9. Что является основными характеристиками экосистем?
10. Какое значение имеет продуктивность экосистем для стабильного функционирования биосферы? В чем состоит средообразующая роль производства биомассы?
11. Как человек влияет на производство биомассы в глобальных масштабах и в отдельных экосистемах?
12. Назовите основные типы региональных экосистем – биомов. Каковы особенности биомов разных типов?
13. Какие природные биомы наиболее продуктивны и почему?
14. Что такое экологические сукцессии? Какова классификация экологических сукцессий? Назовите примеры первичных и вторичных сукцессий.
15. Каково влияние человека на ход экологических сукцессий. Приведите примеры.
16. Что такое агроценозы? Каковы отличительные признаки агроценозов от природных экосистем?
17. Почему природные экосистемы устойчивее агроценозов?
18. Назовите способы введения энергетических субсидий в агроценозах: в растениеводстве и животноводстве? Почему необходимы эти субсидии?

Приложение 4.3. Тестовые задания модуля 4 «Экология экосистем»

Выберите один или несколько правильных ответов:

- 001 Экологическая единица из разных групп организмов и их физического окружения -
1) биоценоз 2) биотоп 3) экосистема 4) экотоп 5) биогеоценоз
002. Пищевая цепь это -
1) набор пищевых объектов, необходимых для данного потребителя
2) взаимодействие хищников и их жертв в биоценозе
3) процесс рассеивания энергии в ряду трофических уровней
4) последовательность поедающих друг друга организмов
5) взаимодействие продуцентов и хищников
003. С увеличением числа видов в экосистеме её устойчивость -
1) не изменяется 2) повышается 3) снижается
4) подвергается колебаниям
5) сначала снижается, а затем повышается
004. Совокупность совместно обитающих микроорганизмов, животных, растений и окружающей их абиотической среды это -
1) биогеоценоз 2) биоценоз 3) биотоп
4) экосистема 5) экотоп
005. Совокупность всех видов организмов обитающих на одной территории -

- 1) биогеоценоз 2) биоценоз 3) биотоп 4) экосистема 5) экотоп
006. Участок абиотической среды, где обитают организмы -
 1) биогеоценоз 2) биоценоз 3) биотоп
 4) экосистема 5) экотоп
007. В процессе экологической сукцессии -
 1) повышается разнообразие видов в биоценозе
 2) возрастает разнообразие видов в ходе эволюции
 3) расширяется ареал вида в связи с повышением его численности
 4) последовательно развиваются биоценозы во времени
 5) увеличивается число видов в таксономической группе
008. По правилу экологической пирамиды -
 1) количество энергии по ходу цепи питания постоянно
 2) биомасса каждого последующего звена цепи питания меньше предыдущего
 3) биомасса каждого последующего звена цепи питания больше предыдущего
 4) цепь питания включает 5 - 7 звеньев
 5) биомасса каждого звена цепи питания одинакова
009. Первичная экологическая сукцессия -
 1) скала → лишайники → мхи → сосудистые растения
 2) пожарище → травы → кустарники → деревья
 3) олиготрофное озеро в трещине земной коры → эвтрофное озеро → болото → луг
 4) заброшенное поле → травы → кустарники → деревья
 5) песчаная дюна → травы → кустарники
010. Вторичная экологическая сукцессия -
 1) скала → лишайники → мхи → сосудистые растения
 2) пожарище → травы → кустарники → деревья
 3) олиготрофное озеро в трещине земной коры → эвтрофное озеро → болото → луг
 4) заброшенное поле → травы → кустарники → деревья
 5) песчаная дюна → травы → кустарники
011. По ходу экологической сукцессии продуктивность экосистемы -
 1) уменьшается 2) повышается 3) не изменяется
 4) колеблется 5) сначала снижается, а затем повышается
012. По ходу экологической сукцессии видовое разнообразие экосистемы -
 1) уменьшается 2) повышается 3) не изменяется
 4) колеблется 5) сначала снижается, а затем повышается
013. В природных экосистемах через трофические уровни осуществляется -
 1) круговорот веществ и энергии 2) круговорот веществ и поток энергии
 3) круговорот энергии и поток веществ 4) потоки веществ и энергии
 5) последовательное увеличение числа участвующих организмов
014. Детритные пищевые цепи -
 1) листья капусты → гусеница → дрозд → кот
 2) труп животного → муха → мухоловка-пеструшка → ястреб
 3) опавшие листья → дождевой червь → курица → лисица
 4) ветки кустарника → лось → волк
 5) пень → червь → ёж → лисица
015. Пастбищные пищевые цепи -

- 1) листья капусты → гусеница → дрозд → кот
 - 2) труп животного → падальная муха → мухоловка-пеструшка → ястреб
 - 3) опавшие листья → дождевой червь → курица → лисица
 - 4) ветки кустарника → лось → волк
 - 5) пень → опёнок → червь - ёж
016. В пищевой цепи примерно 10% энергии -
- 1) изначально поступает от солнца
 - 2) рассеивается в виде тепла
 - 3) расходуется в процессах дыхания
 - 4) идёт на построение новой биомассы
 - 5) выделяется назад в космическое пространство
017. Первичные консументы в экосистеме -
- 1) растительноядные насекомые
 - 2) растительноядные млекопитающие
 - 3) все растительноядные и плотоядные организмы
 - 4) все растительноядные организмы
 - 5) цианобактерии
018. Вторичные консументы в экосистеме -
- 1) плотоядные млекопитающие и хищные птицы
 - 2) все плотоядные животные
 - 3) плотоядные насекомые и млекопитающие
 - 4) паразиты животных и растений
 - 5) организмы-хемосинтетики
019. Первичные продуценты в экосистемах -
- 1) высшие фотосинтезирующие растения
 - 2) цианобактерии и высшие фотосинтезирующие растения
 - 3) низшие фотосинтезирующие растения
 - 4) все фотосинтезирующие организмы
 - 5) организмы-хемосинтетики

Приложение 4.4. Темы рефератов модуля 4

«Экология экосистем»

1. Продуктивность экосистем земли. Средообразующая роль продуцирования органического вещества. Влияние человека на продукцию органического вещества биосферой.
3. Экологические сукцессии Понятие об экологических сукцессиях. Виды сукцессий. Причины сукцессий.
4. Значение стратегий r- и K- отбора. Основные тенденции развития экосистем. Влияние человека на ход экологических сукцессий.

Приложение 4.5. Список литературы модуля 5

«Экология экосистем»

1. Чебышев Н.В., Филиппова А.В. Основы экологии./Новая волна, 2010, 335 стр.

Основная литература

1. Валентайн Дж. У. Эволюция многоклеточных растений и животных // В сб.: «Эволюция». — М.: Мир, 1981.
2. Вальтер Г. Общая геоботаника. — М.: Мир, 1982.
3. Вернадский В. И. Биосфера: Очерки первый и второй. — Л.: Научно-техн. изд-во, 1926.
4. Воронов А. Г., Дроздов Н. Н. и др. Биогеография с основами экологии. — М.: Изд-во МГУ, 1999.
5. Глобальная экологическая перспектива 3. — М.: ЗАО «Интердиалект», 2002.
6. Дажо Р. Основы экологии. — М.: Прогресс, 1975.
7. Добровольский В. В. Основы биогеохимии. — М.: Высшая школа, 1999.
8. Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. — М.: Прогресс, 1968.
9. Капица С. П. Общая теория роста человечества. — М.: Наука, 1999.
10. Кауричев И. С. Почвоведение. — М.: Колос, 1982.
11. Красилов В. А. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. — М.: Ин-т охраны природы и заповедного дела, 1992.
12. Леме Ж. Основы биогеографии. — М.: Прогресс, 1976.
13. Лозановская И. Н., Орлов Д. С., Садовникова Л. К. Экология и охрана биосферы при химическом загрязнении. — М.: Высшая школа, 1998.
14. Меерсон Ф. 3. Адаптация, стресс, профилактика. — М.: Наука, 1981.
15. Миллер Т. Жизнь в окружающей среде. Т. 1—3. — М.: Галактика, 1993.
16. Небел Б. Наука об окружающей среде. Т. 1, 2. — М.: Мир, 1993.
17. Никаноров А. М., Хоружая Т. А. Экология. — М.: Приор, 1999.
18. Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981.
19. Одум Е. Экология. — М.: Просвещение, 1968.
20. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975.
21. Одум Ю. Экология. Т. 1, 2. — М.: Мир, 1986.
22. Рамад Ф. Основы прикладной экологии. — Л.: Гидрометеониздат, 1981.
24. Риклефс Р. Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. зональный кризис. — М.: Мир, 1993.
25. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. — М.: Медицина, 1960.
26. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980.
27. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. — М.: Изд-во МГУ, 1980.
28. Чернова Н. М., Былова А. М. Экология. — М.: Мир, 1981.
28. Шопф Дж. У. Эволюция первых клеток // В сб.: «Эволюция». — М.: Мир, 1981.

Дополнительная литература

1. Агаджанян Н. А. Проблема адаптации и экологии человека // Экология человека. Основные проблемы. — М.: Наука, 1988.
2. Агаджанян Н. А., Торшин В. И. Экология человека. — М.: ММП «Экоцентр», 1994.
3. Акимова Т. А., Хаскин В. В. Экология. — М.: Изд-во ЮНИТИ, 1998.
4. Алексеев В. П. Очерки экологии человека. — М.: Изд-во МНЭПУ, 1998.
5. Андруз Дж., Бримблекумб П., Джикелз Т., Лисе П. Введение в химию окружающей среды. — М.: Мир, 1999.
6. Анохин П. К. Принципиальные вопросы общей теории функционирования систем. — М., 1971.
7. Арский О. М., Данилов-Данильян В. И., Залиханов М. И. и др. Экологические проблемы: что происходит, кто виноват и что делать? —

- М.: МНЭПУ, 1977.
8. *Бабьева И. П., Зенова Г. Б.* Биология почв. — М.: Изд-во МГУ, 1989.
 9. *Банников А. Г., Вакулин А. А., Русспапов А. К.* Основы экологии и охрана окружающей среды. — М.: Колос, 1996.
 10. *Беклемишев В. Н.* О классификации биоценологических связей // Бюлл. МОИП. Т. 56, 1956, № 5.
 11. *Берталанфи Л. фон.* Общая теория систем: обзор проблем и результаты // Системные исследования. — М.: Наука, 1969.
 12. *Бигон М., Харпер Д., Таудсен К.* Экология. Т. 1, 2. — М.: Мир, 1989.
 13. *Вальтер Г.* Растительность земного шара. — М.: Прогресс, 1968.
 14. *Виноградов Б. В.* Основы ландшафтной экологии. — М.: ГЕОС, 1998.
 15. *Воронков Н. А.* Экология. — М.: Агар, 1999.
 16. *Воронцов Н. Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. — М.: Прогресс-Традиция, 1999.
 17. *Гаузе Г. Ф.* Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonychia mytilus* // Зоол. журн. Т. 13, 1934.
 18. *Глазовская М. А.* Геохимические основы типологии и методики исследования природных ландшафтов. — М.: Изд-во МГУ, 1964.
 19. *Глазовский Н. Ф.* Переход к устойчивому развитию: глобальный, региональный и локальный уровни. — М.: Изд-во КМК, 2002.