

# ЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

УЧЕБНИК ДЛЯ БАКАЛАВРОВ

2–е издание

Под общей редакцией профессора **А. И. Нетрусова**

*Рекомендовано*

*Учебно–методическим объединением по классическому университетскому образованию в качестве учебника для студентов университетов, обучающихся по специальности 012400 «Микробиология» и другим биологическим специальностям*

Книга доступна в электронной библиотечной системе  
[biblio-online.ru](http://biblio-online.ru)

Москва ■ Юрайт ■ 2015

УДК 57  
ББК 28.4я73  
Э40

**Авторский коллектив**  
**кафедры микробиологии МГУ им. М. В. Ломоносова:**  
А. И. Нетрусов, Е. А. Бонч-Осмоловская, В. М. Горленко,  
М. В. Иванов, Г. И. Каравайко, П. А. Кожевин, Н. Н. Колотилова,  
И. Б. Котова, В. Н. Максимов, А. Н. Ножевникова, А. М. Семенов,  
Т. П. Турова, Т. Г. Юдина.

**Рецензенты:**

*Градова Н. Б.* — доктор биологических наук, профессор кафедры биотехнологии МХТУ им. Д. И. Менделеева;

*Цыганков Ю. Д.* — доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией генетики метилотрофных микроорганизмов ФГУП «ГосНИИГенетика».

**Экология микроорганизмов:** учебник для бакалавров / А. И. Нетрусов, Е. А. Бонч-Осмоловская, В. М. Горленко [и др.]; под общ. ред. А. И. Нетрусова — 2-е изд. — М. : Издательство Юрайт, 2015. — 268 с. — Серия : Бакалавр. Базовый курс.

ISBN 978-5-9916-2734-4

Учебник охватывает все разделы экологии микроорганизмов. В нем рассмотрены развитие микробов в их естественных средах обитания, механизмы приспособления микробов к экстремальным условиям, описаны современные молекулярно-биологические методы изучения микробного разнообразия в природных нишах, приемы изучения и измерения микробной активности в природе.

Соответствует Федеральному государственному образовательному стандарту высшего профессионального образования третьего поколения.

*Для студентов биологических направлений вузов. Может быть полезен всем, кто интересуется проблемами глобальной экологии.*

УДК 57  
ББК 28.4я73

---

---

**БАКАЛАВР**

---

---

## ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ УЧЕБНИКА

Необходимость изучения курса «Экология микроорганизмов» не нужно объяснять долго и пространно. Достаточно вспомнить факты, излагаемые в курсе общей микробиологии, который сейчас необходим в качестве обязательного для всех направлений биологии, что микроорганизмы по совокупной биомассе превышают совокупную биомассу растений и животных на Земле вместе взятых, они проводят гигантскую работу по переработке отмершей органической материи, принимают участие во всех основных циклах элементов на Земле — кислорода, углерода, азота, серы и др. Микроорганизмы населяют тела человека и животных в качестве симбионтов и превышают по числу клеток собственные клетки высших организмов в 15—20 раз. Микроорганизмы появились первыми на Земле после того как она остыла достаточно для развития живых существ (около 3,5 млрд лет назад).

Изучение экологии микроорганизмов открыло множество поразительных фактов обнаружения жизни прокариот в казалось бы невероятно экстремальных экологических нишах, существующих на Земле: с высокой или низкой температурой (от  $-36^{\circ}\text{C}$  до  $120^{\circ}\text{C}$ ), низким или высоким рН (от 0,5 до 11,5), высокого давления (до 1100 атм), солености (до 5,2 М NaCl — насыщенный раствор). Иногда многие из этих факторов действуют на клетку одновременно. Появляются сведения о длительном выживании микроорганизмов в условиях космического вакуума, действия солнечной радиации и низких температур при экспозиции контейнеров с тест-организмами на внешней стороне космической станции, что может служить подтверждением гипотезы о занесении жизни на Землю из космоса. Одной из задач экофизиологии микроорганизмов является раскрытие механизмов паразитической устойчивости микробов к внешним воздействиям окружающей среды. Микроорганизмы-экстремофилы могут явиться источником новых, более резистентных к экстремальным факторам ферментов, которые будут востребованы в биотехнологии.

Первое издание этой книги вышло в 2004 г. в издательстве «Академия» и довольно быстро разошлось. На середину 2012 г. оказалось, что эту книгу купить невозможно, а ее аналогов на рынке России нет. Это привело к необходимости выпуска второго, факсимильного, издания, и если оно быстро разойдется, то будет скоро выпущено и третье издание этого востребованного учебника — исправленное и дополненное.

Необходимость переиздания книги диктуют требования перестройки высшей школы и повсеместного введения двухуровневой системы подготовки специалистов с высшим образованием — бакалавров и магистров. И если для бакалавров этот учебник, как и спецкурс под идентичным или сходным названием, не является обязательным, а может быть рекомендован в качестве дополнительного, как дисциплина по выбору, то для магистерской программы он будет являться обязательным, входящим в федеральный или вузовский компонент. Особенно востребован этот учебник будет для преподавателей и студентов старших и высших курсов бакалавриата и магистрата, занимающихся по специальностям (направлениям) «микробиология», «биотехнология», «пищевые производства», «экология», «охрана среды» и сходным им специальностям и специализациям.

Количество научных публикаций в области экологии микроорганизмов увеличивается с каждым годом и новое издание учебника «Экология микроорганизмов» будет так же востребовано, как и это, стереотипное. От читателей и преподавателей высшей школы зависит скорость, с какой новое издание появится на прилавках.

После ознакомления с материалом этого учебника студенты будут:

***знать***

- основные принципы функционирования биосферы Земли, которая во многом регулируется микроорганизмами;
- ареалы распространения микроорганизмов, включая экстремальные места обитания;

***уметь***

- ориентироваться в многочисленных процессах, которые протекают одновременно в биосфере и катализируются микроорганизмами — аэробами и анаэробами;
- применять на практике полученные знания, особенно для процессов биоремедиации и экобиотехнологий;

***владеть***

- навыками применения полученных знаний в области охраны среды и экобиотехнологии при работе на конкретном производстве.

*Редактор второго издания,  
заведующий кафедрой микробиологии,  
Заслуженный профессор МГУ им. М. В. Ломоносова,  
Заслуженный работник высшей школы РФ,  
А. И. Нетрусов*

## ВВЕДЕНИЕ

Одним из направлений современной микробиологии является экология микроорганизмов. В настоящее время эта наука бурно развивается, используя новые методы микроэлектродной техники для изучения микроокружения экологических ниш микробов, точные методы химического анализа с применением техники высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ), газовой хроматографии и масс-спектропии (ГХ-МС), методы молекулярной биологии в манипулировании и анализе экстрактов нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) из природных образцов, позволяющих с высокой избирательностью исследовать состав микробных сообществ на молекулярном уровне. Не теряют актуальности методы анализа микроорганизмов в отношении состава жирных кислот, клеточной стенки, отдельных липидов.

Исследователи, занимающиеся проблемами экологии микроорганизмов, доказали, что среда обитания последних охватывает весьма широкие зоны биосферы, часто с экстремальными условиями обитания, где не могут развиваться ни растения, ни животные. Микроорганизмы найдены в самых глубоких слоях океана, где рядом с подводными термальными источниками они формируют новые оазисы жизни, не основанной на первичной фототрофной продукции органического вещества, а полностью зависящей от образования органического вещества в результате деятельности хемолитотрофных микроорганизмов. В толще скальных пород на глубинах 4—6 км микроорганизмы осуществляют «водородный» и «метановый» циклы. Наконец, микроорганизмы обнаружены высоко в горах, вплоть до высоты 8 км, а также внутри метеоритных остатков.

Микроорганизмы часто рассматриваются в качестве первых обитателей Земли. Впервые за живыми микроорганизмами наблюдал под микроскопом А. Левенгук в 1776 г., а роль их в превращениях химических веществ и возникновении болезней была доказана в работах Л. Пастера и Р. Коха в конце XIX столетия. Постулаты Коха создали надежную основу для изучения роли микроорганизмов в инфекционном процессе. Хотя термин «экология микроорганизмов» («микробная экология») стали широко использовать в 60-х годах XX в., экологически ориентированные работы с микроорганизмами проводили уже давно. Еще Левен-

гук обнаружил микроорганизмы в каплях дождевой воды (их естественное местообитание) и выявил действие перца на микробы (влияние окружающей среды). В конце XIX — начале XX вв. С. Н. Виноградский и М. Бейеринк разработали принципы селективных культур, что можно определить как дату рождения науки, которую впоследствии стали называть «экология микроорганизмов». С. Н. Виноградскому принадлежит идея использовать градиенты света, сульфида и кислорода (знаменитая «колонка Виноградского») для изучения природных популяций сульфидоокисляющих фотоавтотрофных бактерий, сульфатовосстанавливающих и хемоавтотрофных сульфид- и сероокисляющих бактерий, одновременно присутствующих в одном местообитании и осуществляющих взаимозависимые процессы. Экология микроорганизмов является наукой, которая специальным образом изучает взаимоотношения между микроорганизмами и их биотическим или абиотическим окружением.

Последующее развитие микробиологии было связано с постоянным выделением микроорганизмов из их природных местообитаний, определением метаболического потенциала и изучением их роли в биогеохимических циклах азота и серы. Микроорганизмы стали находить в каждой пробе воды, почвы, воздуха, у животных и растений. Микроорганизмы продемонстрировали огромное разнообразие форм и мест заселений, включая экстремальные по температурам, давлению, солености и рН. За последние 30 лет стало понятно, что из определенных мест выделяют определенные микроорганизмы с определенными функциями. Тот факт, что в пробах, взятых в природе, почти никогда не находят микроорганизмов в виде чистых культур, позволил сделать вывод о взаимодействии микробных популяций друг с другом и микроокружением, с его быстро изменяющимися физико-химическими параметрами. Было также продемонстрировано, что микроорганизмы обладают сенсорами, т.е. способны к фото- и хемотаксису, и активно выбирают для себя наиболее выгодные места в градиентных местообитаниях.

В большинстве своем современные экологи были вначале зоологами, ботаниками или микробиологами. Это обстоятельство приводило их к специализации в области экологии растений или животных (макроэкология) или экологии микроорганизмов. Однако изучение экосистем и глобальных процессов требует более интегративного подхода. В учебниках по экологии объяснение феноменов экологии растений и животных удовлетворительно объединено в одно целое, тогда как объяснение процессов с участием микробов все еще рудиментарно, если вообще приведено. В лучшем случае объяснены процессы биодegradации органического вещества и циклы минералов с участием микроорганизмов (хотя пока не более чем с позиций «загадки черного ящика»).

Не вызывает сомнений, что в будущем экология микроорганизмов интегрируется в общую экологию, но этот процесс требует длительного времени. Одной из причин исторического разделения макро- и микроэкологии являются значительные различия в методологическом аппарате этих двух частей одной науки. Макроэкологи используют полевые наблюдения и количественные оценки состава и разнообразия видов в качестве основного методического подхода. Лабораторные исследования лишь помогают им обрабатывать данные и позволяют проводить некоторые химические анализы. Напротив, эколог-микробиолог помимо сбора образцов для анализа мало что может сделать в поле. Основную работу он проводит в лаборатории. Немногие экспериментаторы одинаково владеют приемами и методами макроэкологии и экологии микроорганизмов, что заставляет организовывать совместные проекты, где работают большие группы специалистов разного профиля и развиваются научно-методологические контакты между макроэкологами и микробными экологами.

Хотя микроорганизмы часто не попадают в поле зрения классических экологов вследствие своего малого размера и быстрых скоростей размножения, они имеют значительные преимущества как объекты при изучении динамики популяций. Знаменитые эксперименты были проведены Г. Ф. Гаузе (1934) по изучению динамики равновесия системы хищник — жертва с *Paramecium caudatum* и *Didinium nasutum*, в которой последний организм питался инфузорией, а также системы *Schizosaccharomyces pombe* (дрожжи) и *Paramecium bursaria* (реснитчатые), в которой простейшее выполняет роль хищника.

В то время эти эксперименты едва были замечены микробиологами, однако вызвали живую дискуссию среди зоологов и экологов.

Экология микроорганизмов имеет дело с популяциями и взаимоотношениями популяций в их экологических нишах. Наиболее полно и глубоко в этом плане изучена микробиология рубца жвачных животных. Огромный вклад в эти исследования профессора Р. Хангейта признан во всем мире и неоспорим. Разработанные им приемы («техника Хангейта») сделали возможной работу со строгими анаэробами и позволили описать сложную пищевую микробную цепь, формирующуюся в рубце и приводящую к образованию метана. При изучении популяций строгих анаэробов была разработана концепция «синтрофных микроорганизмов», позволяющих совместными усилиями проводить такие реакции и перерабатывать вещества, которые не под силу переработать ни одному члену сообщества в отдельности. При этом возникла концепция «межвидового переноса водорода», позволяющая существовать синтрофным ассоциациям микроорганизмов за счет термодинамически сложных процессов. Микробные процессы, приво-

дящие к перевариванию целлюлозы в рубце, стали также примером взаимоотношения микроорганизмов и животных. Впоследствии аналогичное взаимоотношение было обнаружено при изучении пищевой цепи термиты — ассоциации микробов — высшие организмы. Пищевые цепи, подобные этим, приводящие к разложению мортмассы, обнаружены в морских и пресноводных осадках, а также в системах очистки стоков в анаэробных метантенках.

В природе микробные сообщества растут, образуя биопленки, о чем впервые сообщили К. Зобэлл и М. Андерсон еще в 50-х годах XX столетия, однако документированные подтверждения уникальности проходящих там процессов были получены лишь в последние 20 лет благодаря в основном развитию техники микроэлектродов. В настоящее время общепринято, что при развитии в природе биопленки преобладают над свободноживущими микроорганизмами как в численном отношении, так и по уровню метаболизма. Доказано, что клетки в составе биопленки фенотипически отличаются от свободноживущих и что способностью к образованию биопленок обладают все представители домена бактерий. Тесные структурные ассоциации клеток в составе биопленок ведут к интенсивному обмену метаболитами (химическая коммуникация) и, возможно, генетическим материалом, что может приводить к адаптивной изменчивости функций всего сообщества.

Фундаментальным подходом к изучению экологии высших растений и животных являются количественные наблюдения за развитием отдельных популяций в различных условиях среды. За более чем 100 лет наблюдений экологи растений и животных приобрели ценный опыт, который позволяет предсказывать появление и направление развития отдельных популяций растений и животных в зависимости от смены условий существования. Были построены модели развития той или иной популяции и взаимоотношений между популяциями. К сожалению, наши знания о микробных сообществах пока находятся на «эмбриональном уровне» как в отношении описания систем, так и в плане предсказания их развития.

В 1956 г. голландский профессор А. Клюйвер предположил, что половина существующей на Земле «живой протоплазмы» принадлежит клеткам микроорганизмов. В настоящее время эта догадка научно обоснована, но даже существующие современные методы все еще не дают возможности экологам-микробиологам наблюдать за развитием микроорганизмов в их микроокружении, не нарушая последние в процессе наблюдений. Так же трудно подсчитать количество живых и неживых клеток микроорганизмов в их природных местообитаниях. Новые методы исследований позволяют глубже понять принципы функционирования микробных сообществ в их естественных местообитаниях, однако до сих пор эти методы далеки от идеала. С приходом методов молекулярной

биологии стало возможным определять количество микроорганизмов и находить новые без их выделения в чистые культуры. Эти же методы поставили микробиологов перед шокирующим фактом, что выделенных чистых культур по отношению ко всей численности видов в природе удивительно мало: они составляют лишь менее 0,1 % от общего количества. Некоторые расчеты показывают, что при существующей скорости описания новых видов все растения и животные будут описаны в течение ближайших 50 лет, тогда как на описание всех микроорганизмов потребуется 10 000 лет! Сколько интересных открытий должно таиться в остающихся невыделенными и неизученными 99,9 % микроорганизмов, которые вызовут к жизни новые биотехнологические процессы и приведут к открытию новых веществ, полезных для практики.

Микробы и их сообщества рассматривали в качестве универсальных «химических машин», которым под силу расщепить любые органические молекулы аэробно либо анаэробно. И если данное положение верно для любых природных молекул, сколь бы сложны они ни были, то для препаратов антропогенного происхождения этого сказать нельзя. Появление таких практически неподдающихся микробному разложению веществ, как ДДТ или полихлорированные бифенилы (ПХБ), привело к возникновению концепции о применении в качестве гербицидов, пестицидов или антимикробных препаратов только таких субстанций, которые впоследствии могут быть расщеплены в природе до простых молекул.

Толчком к развитию методов экологии микроорганизмов послужили также исследование космического пространства и поиск микробной жизни на других планетах. Проверку приборов и систем, которые были призваны определить наличие жизни вне Земли, проводили в жестких условиях высокой или низкой температуры, высокого давления или экстремальной солености и кислотности среды. Такие тесты позволили обнаружить жизнь микробов в Антарктике при  $-36^{\circ}\text{C}$ , на дне океанов при давлении более 800 атм, в горячих вулканических, наземных и подводных источниках при рН 0,5, солености 30‰ и температуре до  $113^{\circ}\text{C}$ .

Часто говорят, что успехи экологии микроорганизмов ограничены методами, которые применяют для анализа микробных систем. И хотя постоянное развитие микроэлектродной техники и оптических методов увеличивает наши возможности измерять и наблюдать микроорганизмы в их природных экологических нишах, попытки создать более тонкие и чувствительные инструменты исследований должны продолжаться для более точного понимания изменений в микробных сообществах и для предсказания влияния таких изменений на функции сообщества. Значительная часть исследований связана с восстановлением участков окружающей среды, загрязненных вследствие антропогенной активнос-

ти. Умелое использование свойств природных микробных сообществ может в значительной степени помочь процессу ремедиации (лечения) загрязненных территорий, что является предметом прикладного направления экологии микробов.

Вышеперечисленные аспекты современной экологии микроорганизмов требуют дальнейшей работы, направленной на более глубокое понимание структурных и функциональных особенностей микробных сообществ. Ощущается острая необходимость в ускоренном развитии методов, позволяющих лучше понимать характер изменений в микроокружениях сообществ при смене физико-химических условий. Это фактически и составляет предмет и задачи экологии микроорганизмов, которым посвящен настоящий учебник.

## ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ

Термин «экология» ввел в научный обиход один из крупнейших немецких биологов Эрнст Геккель. В 1866 г. в книге «Всеобщая морфология организмов» он предложил это название, происходящее от двух греческих слов («oikos» — жилище или местообитание и «logos» — учение, слово), для отрасли биологии, которой дал определение, сохраняющее свое значение и по сей день. Геккель писал: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все условия существования». Далее ученый разъяснял, что он имел в виду под «условиями существования», разделив их на неорганические и органические. К неорганическим Геккель относил физические и химические свойства местообитаний: свет, тепло, влажность и другие климатические условия, состав воды, почвы, содержание биогенных элементов. Под органическими условиями подразумевалась совокупность отношений данного организма со всеми остальными организмами, с которыми он встречается в природе.

За прошедшие 130 лет несколько изменилась лишь терминология: вместо «неорганических условий» говорят об «*абиотических факторах*»; «*биотические факторы*» в современных учебниках экологии — это то же самое, что «органические условия» у Э. Геккеля. Развитие экологии как науки пошло по различным направлениям в зависимости от того, какие именно факторы внешней среды выбирали исследователи в качестве объекта изучения. Так обособилась «*факториальная экология*», предмет которой — изучение влияния внешних физико-химических условий (абиотических факторов) на организмы. Иногда ее называют *аутэкологией* (от англ. «*aut*» — внешний). Самостоятельным направлением стала *синэкология*, изучающая взаимоотношения организмов данного вида с окружающими их особями других видов, т. е. влияние биотических факторов на эти организмы.

Возникли и другие направления экологии, существенно дополнившие наши представления о предмете и содержании этой науки. Назовем прежде всего *популяционную экологию (демэкологию)*, объектом которой является уже не индивидуальный орга-

низм, а *популяция*. Она рассматривается как некоторая целостность, т. е. система «надорганизменного» уровня со свойствами, не сводящимися к сумме свойств отдельных индивидуумов. В свою очередь, популяции как составные части (подсистемы), связанные разнообразными биотическими отношениями, образуют *сообщество*, или *биоценоз*. В единстве с абиотической средой обитания сообщество образует *экосистему*, или *биогеоценоз*, — объект *системной экологии*. В этом разделе последовательно рассматриваются важнейшие представления, лежащие в основе каждого из названных направлений современной экологии.

## 1.1. Абиотические факторы (аутэкология)

Абиотические факторы по их физической природе и механизму действия на организмы могут принципиально отличаться друг от друга, тем не менее характер зависимости показателей жизнедеятельности организма от уровней этих факторов при всем их многообразии во многом очень сходен.

Для любого абиотического фактора можно найти интервал изменений, в пределах которого показатели состояния организма меняются мало или не меняются вовсе, оставаясь на уровне, называемом оптимальным. Соответственно и сам интервал получил название «*зона, или область, оптимума*». Более низкие уровни фактора не обеспечивают полноценное функционирование организма (ограничивают интенсивность процессов жизнедеятельности), и соответствующий интервал называют *зоной лимитирования*. В свою очередь, избыточные уровни фактора могут подавлять жизнедеятельность организма. Этот интервал называют *зоной ингибирования*.

Физиологи предпочитают называть зону оптимума *зоной (областью) адаптации*, имея в виду, что слово «оптимум» означает «наилучший», тогда как далеко не всегда можно точно определить, что для организма «хорошо», а что «плохо». Адаптация же (независимо от ее конкретного механизма) проявляется именно в том, что при изменении силы внешнего воздействия в определенном интервале некоторый показатель жизнедеятельности организма остается практически неизменным.

Существуют такие экстремально низкие или экстремально высокие уровни фактора, при которых жизнь организма становится невозможной. Крайние пределы изменений фактора, которые организм еще способен перенести, принято называть *пределами толерантности*. Различные организмы имеют значительно различающиеся пределы толерантности по отношению к одному и тому же экологическому фактору. Организмы с широкими пределами толерантности называются *эврибионтами*, а организмы, способные

существовать только в относительно узких пределах изменений экологического фактора, — *стенобионтами*.

Для стенобионтов следует также принимать во внимание и положение их зоны оптимума на всей шкале возможных изменений данного фактора. В частности, среди стенотермных организмов различают *психрофилов*, чей температурный оптимум находится в области низких температур (т. е. близких к 4 °С и порой даже ниже 0 °С), и *термофилов* с оптимальными температурами в некотором интервале около точки кипения воды (70—110 °С!).

Впрочем, приходится упомянуть о существовании огромного числа абиотических факторов, для которых понятие экологического оптимума в принципе лишено смысла. К ним относятся так называемые *ксенобиотики* — вещества, как правило, ядовитые. В большинстве своем они вообще не существовали в природе до того, как были синтезированы человеком.

Рассмотренные выше зависимости отражают наши представления о действии на организм каждого экологического фактора как единственного, т. е. вне зависимости от действия других факторов или по крайней мере на фоне постоянства уровней остальных факторов. Между тем реакция организма на изменение любого внешнего фактора может в сильнейшей степени зависеть от того, на каком уровне находятся остальные факторы. Подобная зависимость действия одного фактора от уровня другого называется *взаимодействием факторов*.

Наличие взаимодействий факторов создает серьезные трудности при изучении их влияния на организмы, так как требует постановки многофакторных опытов, в которых необходимо варьировать одновременно и независимо друг от друга все исследуемые факторы. Соответствующие планы эксперимента оказываются чрезвычайно громоздкими. Например, для получения наиболее простого нелинейного описания — модели 2-го порядка — зависимости роста микробной культуры всего от семи факторов необходимо поставить примерно 150 вариантов опытов. Между тем в окружающей нас среде обитания действуют десятки абиотических факторов. К их числу приходится, к сожалению, относить и так называемые *антропогенные факторы*, которые представляют собой множество самых разнородных воздействий результатов деятельности человека, — от возделывания сельскохозяйственных угодий и вырубки лесов до загрязнения атмосферы, почвы и водоемов многочисленными отходами промышленного производства. Последние в большинстве своем относятся к категории вышеупомянутых ксенобиотиков.

Есть, однако, и другое, не менее принципиальное затруднение, возникающее при любой попытке исследовать влияние даже единственного фактора на какой-либо конкретный организм. Речь идет о выборе того самого показателя жизнедеятельности орга-

низма, по изменению которого собственно и определяют зону адаптации и пределы толерантности этого организма по отношению к данному фактору. Во-первых, показателей жизнедеятельности может быть много (во всяком случае, больше одного), а конкретный вид зависимости каждого из них от любого экологического фактора может быть весьма различным даже у одного и того же индивидуума.

Во-вторых, — и это, наверное, наиболее важно — хорошо известно, что характер изменений любого физиологического показателя состояния организма в ответ на любое внешнее воздействие может заметно различаться у особей одного и того же вида. Чтобы получить более или менее ясное представление о реакции особей данного вида на изменение экологического фактора, необходимо многократно повторять измерения выбранного показателя жизнедеятельности в экспериментах с группой особей этого вида. Тогда можно вывести некоторые обобщенные оценки, относящиеся уже не к отдельной особи, а к группе особей, принадлежащих одному и тому же виду. Таким образом, переходим от *экологии особей* (а правильнее — от *экологической физиологии*) к *экологии популяций*.

## 1.2. Популяции (демэкология)

Совокупность особей одного вида представляет собой самостоятельный объект исследования. У данного объекта имеются свойства, которые можно измерить, но которых нет у одной отдельной особи. Это, например, количество особей в совокупности, скорость изменения их обилия, средний размер особи в совокупности и т. п.

Русскому слову «совокупность» соответствует английское слово «population», которое при употреблении в обычной повседневной речи переводится, как «население». Объединяя особей одного вида в группы и обращая при этом особое внимание на то, где и в каком количестве данные особи обитают, англоязычные экологи называли их, естественно, тем же словом «population», но при переводе соответствующих статей и книг на русский язык с самого начала было использовано как термин иностранное слово «*популяция*».

В разных учебниках экологии можно встретить различные определения популяции. Подробное обсуждение причин такого положения и различные варианты определений приведены в книге А. М. Гилярова «Популяционная экология» (М.: Изд-во МГУ, 1990), поэтому здесь мы ограничимся только одним определением, предложенным в этой книге в качестве своего рода «усредненной» формулировки, наиболее пригодной для использования в экологических исследованиях:

«*Популяция* — любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида».

### 1.2.1. Характеристики популяции

Важнейшие характеристики популяции — это *численность* и *плотность* (т. е. число особей на единицу занимаемой территории). Добавим к ним такие специфические характеристики популяции, как *соотношение полов*, распределение особей по возрасту (*возрастная структура*), размерам (*размерная структура*) и особенности пространственного распределения особей (*пространственная структура*). Эти показатели относятся к категории *статических* характеристик популяции. Слово «статический» вовсе не означает постоянство этих характеристик во времени, а лишь отражает то обстоятельство, что их измерение дает нам сведения о состоянии популяции, подобные фотографическому снимку. Мы как бы фиксируем положение, к которому пришла популяция в момент измерения, как итог всей предшествующей истории этой популяции.

Для того же, чтобы оценить изменения во времени, происходящие в популяции, надо, очевидно, провести серию измерений через определенные интервалы времени. Тогда можно оценить скорости соответствующих процессов в популяции. Эти скорости также являются групповыми характеристиками популяции, и их принято называть *динамическими*. К ним относятся такие важнейшие показатели, как *рождаемость* — количество особей в популяции, родившихся за единицу времени; *смертность* — количество особей, погибших в той же популяции за единицу времени. Добавим к ним также скорость изменения численности популяции (чаще всего ее называют не совсем точно *скоростью роста*), количество потребляемой пищи за определенный период времени (например, *суточный рацион*), количество органического вещества, синтезированного организмами данной популяции за единицу времени, — это будут соответственно *суточная, сезонная или годовая продукция* популяции.

Рассмотрим процессы, которые непосредственно определяют численность популяции. Это — *рождаемость*, *смертность*, *иммиграция* (вселение) и *эмиграция*. Ясно, что прирост численности популяции может происходить только за счет размножения и вселения извне, а убыль численности — за счет гибели (выедания, возрастной смертности, болезней) и эмиграции. Введем обозначения:  $B$  — рождаемость,  $D$  — смертность,  $I$  — иммиграция,  $E$  — эмиграция. Тогда вышеприведенное высказывание можно записать в виде простого алгебраического выражения:

$$\Delta N = N_1 - N_0 = B + I - D - E, \quad (1)$$

где  $N_0$  — исходная численность популяции в момент времени  $t_0$ ;  $N_1$  — численность популяции в момент времени  $t_1$ , т.е. через интервал времени  $\Delta t = t_1 - t_0$ .

Введем величину  $R$  — *удельный прирост*, или прирост, приходящийся (в среднем!) на одну особь в популяции:  $R = \Delta N/N_0 = (B + I - D - E)/N_0$ . Удельный прирост часто служит тем самым показателем жизнедеятельности (см. выше), по изменению которого можно судить о влиянии экологических факторов (как биотических, так и абиотических) на популяцию.

Для математического описания динамики численности популяции нужно сформулировать некоторую гипотезу относительно величины  $R$  как характеристики популяции. Простейшее из предположений сводится к тому, что удельный прирост не зависит от плотности популяции, иными словами,  $R = \text{const}$  при любых значениях  $N$ . Такую гипотезу можно принять как правдоподобную только для изолированной, не подверженной каким-либо внешним воздействиям популяции в стабильных условиях, к тому же не ограниченной каким-либо ресурсом. Тогда можно предположить, что  $I = E = 0$ , и в соответствии с уравнением (1) следует принять, что смертность  $D$  и рождаемость  $B$  не зависят от плотности популяции.

Эта гипотеза приводит к не слишком очевидному выводу (по крайней мере для людей, не искушенных в математике) о росте численности такой популяции в геометрической прогрессии. Конечно, в природе ничем не ограниченный рост численности невозможен, поэтому вместо гипотезы  $R = \text{const}$  (биологически совершенно неоправданной) предлагаются различные альтернативные гипотезы о зависимости удельного прироста  $R$  от плотности популяции  $N$ .

Согласно наиболее популярной гипотезе, удельный прирост уменьшается с ростом плотности популяции по линейному закону:

$$R = R_{\max} - sN. \quad (2)$$

Тогда при  $N = R_{\max}/s$  получаем  $R = 0$ , т.е. при достижении некоторой предельной плотности популяции рост ее численности прекращается. Величины  $R_{\max}$  и  $s$  можно определить экспериментально, измеряя рост численности популяции на стадии активного роста. Следовательно, получаем возможность заранее предсказать, каков будет в данных условиях предел роста численности популяции. Коэффициенты в уравнении (2) имеют и некоторый биологический смысл. При  $N$ , близком к 0 (т.е. при очень малой плотности популяции), удельный прирост  $R$  будет близок к максимально возможному значению  $R_{\max}$ . Эта константа называется *биотический потенциал*.

Смысл линейного коэффициента  $s$  можно понять, если предположить, что ограничение роста популяции объясняется исчерпанием некоего ресурса. Предположим, что для роста численности популяции необходим ресурс, исходное количество которого равно  $Q$ . Если каждая особь за свою жизнь должна потребить  $q$  единиц этого ресурса, то предельная численность популяции  $K$  будет достигнута, когда ресурс будет исчерпан, т. е.  $K = Q/q$ . Поэтому константу  $K$  называют *емкостью среды*. Это также означает, что чем больше «прожорливость»  $q$  каждой особи, тем меньше будет их максимальная численность в конце роста. К этому же сводится и содержание понятия «*внутривидовая конкуренция за ресурс*» — одного из фундаментальных понятий популяционной экологии. В то же время по модели (2) предел роста  $K = R_{\max}/s$ . Так как  $Q$  и  $R_{\max}$  — постоянные,  $s$  должен быть пропорционален  $q$ , поэтому величину  $s$  можно с некоторой долей условности назвать *коэффициентом внутривидовой конкуренции*.

Поскольку наш объект — это гипотетическая популяция, изолированная от окружающего мира и состоящая из абсолютно одинаковых особей, в равной степени способных к размножению и потребляющих абсолютно одинаковое количество ресурса, трудно найти реальную популяцию, поведение которой можно было бы сопоставить с поведением модели, основанной на уравнении (2). Пожалуй, ближе всего к такой идеализированной популяции может быть лабораторная популяция бактерий, растущих в пробирке или колбе на полноценной питательной среде в термостате при оптимальной температуре. И действительно, в огромном числе работ по микробиологии так называемая логистическая модель, основанная на гипотезе (2), обеспечивает вполне удовлетворительное согласие теоретических и экспериментальных данных. Заметим, однако, что в этой модели не учитывается наличие лаг-фазы и фазы отмирания культуры, а поэтому весьма велико количество работ, в которых предлагаются совсем иные модели роста.

Следует также вспомнить о биотических факторах, т. е. о возможном влиянии на изучаемую популяцию других популяций, населяющих то же местообитание. Вообще говоря, в рассмотренной выше модели изолированной популяции в неявном виде присутствовала по крайней мере еще одна популяция (а может быть, и две). Действительно, что скрывается за емкостью среды  $K$ ? Мы говорили — ресурс или, в более узком смысле, — количество пищи. Но за исключением зеленых растений и некоторых бактерий — фото- и хемосинтетиков — все остальные живые существа потребляют в пищу другие организмы или продукты их жизнедеятельности. Значит, емкость среды — это прежде всего обилие популяции (возможно, и многих популяций) организмов, которые служат пищей организмам рассматриваемой популяции. С дру-

гой стороны, в соответствии с основным уравнением динамики (1) мы рассматривали прирост численности изолированной популяции как разность между рождаемостью и смертностью. Но смертность сама по себе есть сумма нескольких слагаемых, одно из которых — выедание хищниками, т. е. тоже эффект влияния на нашу популяцию какой-то другой популяции.

### 1.2.2. Взаимодействие популяций

Разнообразие взаимодействий двух популяций достаточно велико, поэтому, как принято в таких ситуациях, полезно провести некоторую классификацию этих взаимодействий, хотя бы для того, чтобы установить определенный порядок в их рассмотрении. Воспользуемся здесь подходом, который был предложен Ю. Одумом в его известной книге «Экология». За основной признак предлагается принять изменение удельной скорости роста численности каждой из популяций как результат их взаимодействия. Таким образом, мы рассматриваем каждую из популяций как биотический фактор внешней среды, а скорость роста популяции — как показатель ее жизнедеятельности, аналогично тому, как это делают при рассмотрении влияния на организмы абиотических факторов.

Если две популяции сосуществуют на одном и том же местобитании, то присутствие каждой из них может, очевидно, либо способствовать ускорению роста второй, либо замедлять его, но, возможно, скорость роста одной из популяций никак не меняется при наличии второй. Обозначим ускорение роста знаком «+», замедление роста знаком «-», а отсутствие влияния — «0». Тогда получим шесть основных типов межпопуляционных взаимодействий.

- (00)-Взаимодействие, или *нейтрализм*. Как говорят математики, это «вырожденный» вариант: взаимодействие, при котором каждая из популяций никак не влияет на скорость роста другой популяции.

- (0+)-Взаимодействие, или *комменсализм*. В присутствии первой популяции вторая растет быстрее, но это никак не отражается на скорости роста первой.

- (0-)-Взаимодействие, или *аменсализм*. В присутствии первой популяции рост второй замедляется, но это никак не отражается на скорости роста первой.

- (++)-Взаимодействие, имеющее в природе разные формы своего проявления и в зависимости от этого называемое по-разному. Если две популяции не только взаимно ускоряют рост численности друг друга, но и вообще друг без друга существовать не могут, то такое «взаимовыгодное сотрудничество» называют *мутуализ-*

мом. Если же такое взаимодействие возникает при более или менее случайной встрече и не является остро необходимым, его называют *протокооперацией*.

- (+-)-Взаимодействие, проявляемое также в двух видах, названия которых говорят сами за себя: *хищничество* и *паразитизм*. Общее между этими видами взаимодействий сводится к тому, что для одной из популяций присутствие второй несомненно «+», так как и для хищника, и для паразита жертва или соответственно хозяин служит пищей. Для второй популяции присутствие первой очевидный «-», так как деятельность хищника сокращает численность жертвы, а деятельность паразита, если и не приводит обязательно к гибели хозяина, то может снизить его биотический потенциал в результате истощения организма.

- (--)-Взаимодействие, называемое чаще всего *конкуренцией*. Такое взаимодействие проявляется в том, что при совместном существовании скорость роста каждой из популяций оказывается меньше, чем в отсутствие конкурента. В разных учебниках экологии можно встретить определения конкуренции, иногда существенно отличающиеся друг от друга. Выше мы уже обсуждали содержание понятия внутривидовой конкуренции при рассмотрении модели роста популяции при ограничении по ресурсу. По сути конкуренция между двумя популяциями — *межвидовая конкуренция* — отличается от внутривидовой только тем, что дефицитный ресурс распределяется между особями разных видов. Поэтому наиболее точным представляется определение, данное Р. Риклефсом в его учебнике «Основы общей экологии»: «Конкуренцию можно определить как использование некоего ресурса (пищи, воды, света, пространства) каким-либо организмом, который тем самым уменьшает доступность этого ресурса для других организмов».

В некоторых учебниках экологии знаки «+» и «-» в обозначении типов взаимодействий трактуются как «польза» или соответственно «вред» одному из видов от присутствия другого. Этот явный антропоморфизм совершенно не оправдан. На простейших математических моделях показано, что (+-)-взаимодействия могут быть причиной возникновения *колебаний численности* популяций («волн жизни»). При этом отрицательное воздействие хищника на скорость роста жертвы может быть полезно для популяции последней. В то же время (++)-взаимодействия (якобы взаимно полезного) теоретически способны привести к неограниченному росту численности обеих популяций, и только недостаток ресурса у каждой из них (т. е. внутривидовая конкуренция) может стабилизировать такую систему.

Наиболее сложной оказывается роль межвидовой конкуренции, которая в определенных условиях может приводить к полному вытеснению одного из видов из данного местообитания в соот-

ветствии с широко известным *принципом конкурентного исключения* Г. Ф. Гаузе. Однако анализ математических моделей конкуренции показывает, что этот принцип отнюдь не универсален, и в тех случаях, когда внутривидовая конкуренция сильнее межвидовой (что кажется вполне естественным), устойчивое сосуществование двух конкурирующих видов вполне возможно. Таким образом, «взаимно отрицательное взаимодействие» как между видами, так и между особями одного и того же вида оказывается для двухвидовой системы единственным фактором, обеспечивающим ее стабильность.

Конечно, рассмотренные шесть типов межпопуляционных взаимодействий даже с теми разновидностями, которые были здесь упомянуты, не отражают всей пестроты взаимоотношений видов в реальных природных условиях, где число популяций, населяющих одно и то же местообитание, измеряется сотнями, а то и тысячами.

### 1.3. Сообщества (синэкология)

В 1877 г. профессор зоологии Кильского университета Карл Мёбиус, описывая совокупность видов и условия их существования на устричной отмели, предложил термин «*биоценоз*» для обозначения такого сообщества, «в котором сумма видов и индивидуумов, ограничивающих друг друга и подвергающихся постоянному отбору под влиянием внешних условий жизни, благодаря размножению устойчиво занимает некоторую определенную территорию».

Обстоятельства сложились так, что в англоязычной литературе этот термин так и не прижился, и в современных учебниках экологии, изданных в Англии и США, он практически не встречается. Но принятый в них термин «*community*» — «*сообщество*» — по своему содержанию мало отличается от термина «*биоценоз*». Наиболее важно, что независимо от названия биоценоз, или сообщество, — это система надорганизменного уровня, имеющая специфические свойства и характеристики, отличающие ее от популяции и тем более от организма.

Первая из таких характеристик — *видовой состав* сообщества, или перечень видов, из которых оно состоит. Ясно, что два разных сообщества различаются по набору видов. Никто не затруднится отличить березовую рощу от соснового бора или ковыльнюю степь от мохового болота — названия этих сообществ говорят сами за себя. При более внимательном анализе можно убедиться, что эти сообщества отличаются не только по тем видам, которые бросаются в глаза (так как преобладают и по численности, и по размерам особей), но и по набору остальных, менее обильных или бо-