

И. А. Шилов

Экология

УЧЕБНИК

7-е издание

*Рекомендовано Министерством образования
Российской Федерации в качестве учебника
для студентов высших биологических и медицинских
специальностей высших учебных заведений*

Москва • Юрайт • 2011

УДК 574
ББК 20.1
Ш59

Автор:

Шилов Игорь Александрович — доктор биологических наук, профессор, действительный член Российской академии наук. Является автором более 200 научных работ, в том числе 10 монографий и учебников.

Рецензенты:

Ивантер Э. В. — член-корреспондент РАН, профессор (Петрозаводский государственный университет);

Чернова Н. М. — доктор биологических наук, профессор (Московский педагогический государственный университет).

Шилов, И. А.

Ш59 Экология : учебник / И. А. Шилов. — 7-е изд. — М. : Издательство Юрайт, 2011. — 512 с. — (Основы наук).

ISBN 978-5-9916-0993-7

В книге рассматриваются фундаментальные проблемы экологии как биологической науки. Излагаются основные механизмы и закономерности устойчивого существования биологических систем разного уровня в условиях сложной и динамической среды. Анализ ведется на всех уровнях организации живой материи: организменном, популяционном, экосистемном и на уровне животных в целом. Материал подан в общей форме, без разделения на экологию животных и экологию растений. Проблемы современного антропогенного влияния на экосистемы освещаются в плане наиболее общих экологических закономерностей, определяющих научные основы охраны природы и рационального использования биологических ресурсов.

Для студентов биологических и медицинских специальностей высших учебных заведений.

УДК 574
ББК 20.1

Учебное издание

Шилов Игорь Александрович

ЭКОЛОГИЯ

Учебник

Формат 84×108¹/₃₂.
Гарнитура «Peterburg». Печать офсетная.
Усл. печ. л. 26,88. Тираж 1500 экз. Заказ №

ООО «Издательство Юрайт»

140004, Московская обл., г. Люберцы, 1-й Панковский проезд, д. 1.
Тел.: (495) 744-00-12. E-mail: izdat@urait.ru. www.urait.ru

ISBN 978-5-9916-0993-7

© Шилов И. А., 2000

© ООО «Издательство Юрайт», 2011

ПРЕДИСЛОВИЕ

Нельзя сказать, что преподавание экологии в высшей школе страдает от отсутствия учебной литературы. Только за последние 15 лет переведены крупные сводки Ю. Одума (1986), Р. Риклефса (1979), Э. Пианки (1981), М. Бигона, Дж. Харпера, К. Таунсенда (1989) и др. Отечественными учеными опубликован ряд общих учебников и учебных пособий, предназначенных для студентов университетов и педагогических вузов (Г.А. Новиков, 1979; В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов, 1980; Н.М. Чернова, А.М. Былова, 1988; А.О. Тарасов, 1990, и др.). Вышли и книги, посвященные экологии отдельных групп живых организмов: «Экология растений» И.М. Культиасова (1982); второе издание «Фитоценологии» Т.А. Работникова (1983); «Физиологическая экология животных» И.А. Шилова (1985); «Популяционная экология» А.М. Гилярова (1990) и др. Тем не менее «информационный голод» в преподавании экологии ощущается. В первую очередь это связано с растущим значением экологических проблем в жизни человека, а также с внедрением преподавания экологии во все большее число учебных заведений разного профиля.

Это обстоятельство и побудило автора сделать попытку поделиться опытом преподавания курса экологии животных на биологическом факультете Московского университета. За сорок лет чтения лекций этот курс неизбежно приобрел более общий характер, чему немало способствовал вариант, предназначенный для преподавателей вузов, занимающихся на факультете повышения квалификации. Сотрудничество со многими экологами различного направления в Совете по проблемам экологии биологических систем Отделения общей биологии Российской Академии наук также позволило расширить интересы автора за пределы «зооэкологии». Поэтому было относительно нетрудно написать книгу об общих проблемах экологии, тем более что в последнее время выявлен ряд генеральных закономерностей, в принципе единых в приложении ко всем таксонам органического мира.

В основе подхода автора к написанию этой книги лежит представление об экологии как науке прежде всего *биологической*. Современное антропоцентрическое представление об экологии как науке об окружающей человека среде возникло вторично, в первую очередь в результате крупных негативных последствий неразумного ведения

хозяйственной деятельности, составивших основу экологического кризиса. На первых порах антропоцентрический подход к экологии сыграл положительную роль, сконцентрировав на проблемах экологии внимание широкого круга ученых, государственных деятелей и населения в целом. Но со временем прикладной аспект этой науки оттеснил исследование ее фундаментальных проблем на второй план, и в настоящее время есть угроза «вырождения» экологии в систему природоохранных и санитарных мероприятий. Такое положение затрудняет развитие фундаментальной экологии; в данной книге сделана попытка осветить ее главные проблемы и закономерности.

Книга написана в качестве учебника, рассчитанного не на «выучивание» некоего набора фактов и положений, а на осмысливание основных механизмов и закономерностей существования биологических систем разного уровня в условиях сложной и динамичной среды. Приведенные в ней многочисленные фактические данные не требуют заучивания, а лишь должны помочь в понимании общей направленности экологических процессов. Если в результате работы с книгой у читателя-студента сформируется экологический образ мышления, автор будет считать свою задачу выполненной.

В период подготовки и чтения курса экологии большую помощь автору оказали В.Е. Соколов, В.Н. Большаков, С.А. Шилова, Г.Н. Симкин, А.М. Гиляров, Э.В. Ивантер, С.И. Розанов, С.П. Маслов, И.Н. Ивашкина, Д.Г. Дервиз, В.В. Коляскин и др. Всем этим людям автор глубоко признателен.

Не все в книге описано достаточно полно и подробно. Вероятно, специалисты найдут в ней ряд ошибок и недочетов. Автор будет благодарен за все замечания, которые следует направлять по адресу: 119899, Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных и общей экологии.

Академик И.А. Шилов

ВВЕДЕНИЕ

В наше время об экологии знают все. И при этом почти каждый человек понимает это слово по-своему. В подавляющем большинстве случаев под экологией подразумеваются негативные последствия, которые вносит человек в окружающую его среду. Переэксплуатация природных ресурсов, различные формы загрязнения воды и воздуха рассматриваются с позиций их отрицательного влияния на здоровье человека и условия его жизни. Такой *антропоцентрический* подход к экологии оправдан в современных условиях кризисного состояния биосферы; ликвидация вредных для человека последствий неправильного ведения хозяйства — важная задача сегодняшнего дня.

Однако негативные эффекты стихийного развития промышленности, транспорта и других форм деятельности человека имеют более широкое значение. Речь идет о нарушении функционирования природных сообществ живых организмов, совокупная деятельность которых обеспечивает саму возможность существования жизни как глобального явления. В этом плане человек представляет собой лишь одну из форм жизни — высокоразвитую, обладающую на современном этапе эффективными путями воздействия на природу, но не единственную. Именно влияние человечества на всю взаимосвязанную совокупность живых существ представляет наиболее фундаментальную опасность, поскольку оно не прекращается даже в условиях устранения прямых форм ухудшения среды.

Установить правильные взаимоотношения с природными процессами, обеспечивающими устойчивое поддержание жизни на нашей планете, можно лишь на основе знания законов формирования и поддержания активного функционирования биологических систем, обеспечивающих глобальный круговорот веществ. Такой *биоцентрический* подход отражает наиболее фундаментальные проблемы экологии как науки. Именно биоцентрическому аспекту экологии посвящена эта книга.

В ходе развития экологической науки понятие экологии претерпело существенные изменения. Сам термин был введен немецким зоологом-эволюционистом Эрнстом Геккелем (1866) в книге «Всеобщая морфология организмов»¹. Во 2-м томе этого обширного труда

¹ Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen—Wissenschaften, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz—Theorie, 1866. Bd. I. Allgemeine Anatomie der Organismen, 574 S; Bd. II. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen, 462 S.

Э. Геккель дал свое определение экологии как науки: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все «условия существования». Они частично органической, частично неорганической природы; но как те, так и другие... имеют весьма большое значение для форм организмов, так как они принуждают их приспособливаться к себе. К неорганическим условиям существования, к которым приспосабливаются все организмы, во-первых, относятся физические и химические свойства их местообитаний — климат (свет, тепло, влажность и атмосферное электричество), неорганическая пища, состав воды и почвы и т. д. В качестве органических условий существования мы рассматриваем общие отношения организма ко всем остальным организмам, с которыми он вступает в контакт и из которых большинство содействует его пользе или вредит. Каждый организм имеет среди остальных своих друзей и врагов, таких, которые способствуют его существованию, и тех, что ему вредят. Организмы, которые служат пищей остальным или паразитируют в них, во всяком случае относятся к данной категории органических условий существования» (E. Haeckel, 1866, Bd. II, S. 286¹).

Эта большая цитата отчетливо показывает, что, формулируя понятие экологии как новой науки, Э. Геккель строил ее не на пустом месте, а на основании большого фактического материала, накопленного в биологии за время ее длительного развития. Действительно, весь предшествующий период становления биологических знаний шло накопление не только описаний отдельных видов, но и материалов по их образу жизни, а подчас и отдельных обобщений. Так, еще в 1798 г Т. Мальтус описал уравнение экспоненциального роста популяции, на основе которого строил свои демографические концепции. Уравнение логистического роста предложено П.Ф. Ферхюльстом в 1838 г. Ж.Б. Ламарк в «Гидрологии» фактически предвосхитил представление о биосфере. Французский врач В. Эдвардс (1824) опубликовал книгу «Влияние физических факторов на жизнь», которая положила начало экологической и сравнительной физиологии, а Ю. Либих (1840) сформулировал знаменитый «Закон минимума», не потерявший своего значения и в современной экологии.

В России профессор Московского университета Карл Францевич Рулье на протяжении 1841—1858 гг. дал практически полный перечень принципиальных проблем экологии, не найдя, однако, выразительного термина для обозначения этой науки. Он первый четко определил принцип взаимоотношений организма и среды: «Ни одно органическое существо не живет само по себе; каждое вызывается к жизни и живет

¹ Перевод по: Г.А. Новиков, 1980.

только постольку, поскольку находится во взаимодействии с относительно внешним для него миром. Это закон общения или двойственности жизненных начал, показывающий, что каждое живое существо получает возможность к жизни частию из себя, а частию из внешности»¹.

Развивая этот принцип, К.Ф. Рулье делит взаимоотношения со средой на две категории: «явления жизни особной» и «явления жизни общей», что соответствует современным представлениям об экологических процессах на уровне организма и на уровне популяций и биоценозов. В опубликованных лекциях и отдельных статьях он поставил проблемы изменчивости, адаптаций, миграций, ввел понятие «стация», рассмотрел влияние человека на природу и т. д. При этом механизмы взаимоотношений организмов со средой К.Ф. Рулье обсуждал с позиций, настолько близких к классическим принципам Ч. Дарвина, что его по праву можно считать предшественником Дарвина. К сожалению, К.Ф. Рулье умер в 1858 г., за год до выхода в свет «Происхождения видов». Труды его практически неизвестны за рубежом, но в России они имели огромное значение, послужив основой формирования мощной когорты экологов-эволюционистов, некоторые из которых были его прямыми учениками (Н.А. Северцов, А.П. Богданов, С.А. Усов).

И все же начало развития экологии как самостоятельной науки следует отсчитывать от трудов Э. Геккеля, давшего четкое определение ее содержания. Надо лишь отметить, что, говоря об «организмах», Э. Геккель, как это было тогда принято, не имел в виду отдельных особей, а рассматривал организмы как представителей конкретных видов. По существу, основное направление, сформулированное Э. Геккелем, соответствует современному пониманию *аутэкологии* — экологии отдельных видов. В течение долгого времени основное развитие экологии шло в русле аутэкологического подхода. На развитие этого направления большое влияние оказала теория Ч. Дарвина, показавшая необходимость изучения естественной совокупности видов растительного и животного мира, непрерывно перестраивающихся в процессе приспособления к условиям среды, что является основой процесса эволюции.

В аутэкологическом направлении начала — середины XX в. на фоне продолжающихся работ по изучению образа жизни выделяется серия исследований, посвященных физиологическим механизмам адаптации. В России это направление в основном сформировалось в

¹ Рулье К.Ф. Куда девалась городская ласточка? Отечественные записки. 1850. Т. 71. № 7. Отд. 8.

30-е годы трудами Н.И Калабухова и А.Д. Слонима. Первый из них — зоолог, пришедший к необходимости применения физиологических методов для изучения адаптаций; второй — физиолог, понявший необходимость исследования адаптивного значения отдельных физиологических процессов. Такие пути формирования физиологического направления в экологии характерны для мировой науки того времени. Эколо-физиологическое направление в экологии животных и растений, накопив огромный фактический материал, послужило основой появления большой серии монографий, «всплеск» которой приходится на 60—70-е годы.

Одновременно с этим в первой половине XX в. начались широкие работы по изучению надорганизменных биологических систем. Их основой послужило формирование концепции биоценозов как многовидовых сообществ живых организмов, функционально связанных друг с другом. Эта концепция в основном создана трудами К. Мёбиуса (1877), С. Форбса (1887) и др. В 1916 г. Ф. Клементс показал динамичность биоценозов и адаптивный смысл этого; А. Тинеманн (1925) предложил понятие «продукция», а Ч. Элтон (1927) опубликовал первый учебник-монографию по экологии, в котором четко выделил своеобразие биоценотических процессов, определил понятие трофической ниши и сформулировал правило экологических пирамид. В 1926 г. появилась книга В.И. Вернадского «Биосфера», в которой впервые была показана планетарная роль совокупности всех видов живых организмов — «живого вещества».

Начиная с 1935 г. с введением А. Тенсли понятия экосистема экологические исследования надорганизменного уровня стали развиваться особенно широко; примерно с этого времени стало практиковаться возникшее в самом начале XX в. деление экологии на *аутэкологию* (экологию отдельных видов) и *синэкологию* (экологические процессы на уровне многовидовых сообществ — биоценозов). Последнее направление широко использовало количественные методы определения функций экосистем и математическое моделирование биологических процессов — направление, позднее получившее название *теоретической экологии*. Еще раньше (1925—1926) А. Лотка и В. Вольтерра создали математические модели роста популяций, конкурентных отношений и взаимодействия хищников и их жертв. В России (30-е годы) под руководством Г.Г. Винберга велись обширные количественные исследования продуктивности водных экосистем. В 1934 г. Г.Ф. Гаузे опубликовал книгу «Борьба за существование» (*The struggle for existence. Baltimore, 1934*), в которой экспериментально и с помощью математических расчетов показал принцип конкурентного исключения и исследовал взаимоотношения типа хищник — жертва. Экосистемные исследования остаются одним из основных направлений в экологии и в наше время.

Уже в монографии Ч. Элтона (1927) впервые отчетливо выделено направление *популяционной экологии*. Практически все исследования экосистемного уровня строились на том, что межвидовые взаимоотношения в биоценозах осуществляются между популяциями конкретных видов. Таким образом, в составе экологии сформировалось популяционное направление, которое иногда называют *демэкологией*.

В середине нашего столетия стало ясно, что популяция — не просто «население», т. е. сумма особей на какой-то территории, а самостоятельная биологическая (экологическая) система надорганизменного уровня, обладающая определенными функциями и механизмами авторегуляции, которые поддерживают ее самостоятельность и функциональную устойчивость. Это направление наряду с интенсивным исследованием многовидовых систем занимает важное место в современной экологии (J. Christian, 1950, 1963; D. Chitty, 1960; J. Christian, D. Davis, 1970; V. Wynne-Edwards, 1962; Н.П. Наумов, 1967; И.А. Шилов, 1967, 1977; С.С. Шварц, 1969). Некоторые исследователи (F. Bodenheimer, 1958; С.С. Шварц, 1960; А. Макфедден, 1965) полагают, что исследования на популяционном уровне представляют центральную проблему экологии.

Раскрытие роли многовидовых совокупностей живых организмов в осуществлении биогенного круговорота веществ и поддержании жизни на Земле привело к тому, что в последнее время экологию чаще определяют как науку о надорганизменных биологических системах или же только о многовидовых сообществах — экосистемах (J. Carpenter, 1962; E. Odum, 1963; Н.П. Наумов, 1973; Ю. Одум, 1975). По-видимому, такой подход обедняет содержание экологии, особенно если учесть тесную функциональную связь организменного, популяционного и биоценотического уровней в глобальных экологических процессах (И.А. Шилов, 1981, 1985).

Вероятно, более правильно рассматривать экологию как *науку о закономерностях формирования, развития и устойчивого функционирования биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях с условиями среды*. При таком подходе экология включает в себя все три уровня организации биологических систем: организменный, популяционный и экосистемный; в последних сводках такой подход звучит все более четко (T. Lewis, L. Tylor, 1966; B. Collyer et al., 1974; И.А. Шилов, 1985; M. Begon et al., 1990).

Экология как наука сложна и многогранна. Условно ее можно подразделять на отдельные направления. Так, одно из наиболее ранних направлений — *ландшафтная экология* — изучает приспособления организмов к разной географической среде, формирование биоценотических комплексов различных ландшафтов, биологические

характеристики этих комплексов, их влияние на среду обитания. Многие проблемы ландшафтной экологии имеют практическое значение, так как климатическими и иными физико-географическими условиями определяется набор видов, их продуктивность, возможность акклиматизации полезных форм, условия формирования и устойчивость природных очагов болезней и т. п.

Другое направление экологии исследует конкретные механизмы, с помощью которых осуществляется приспособление к изменчивым условиям среды, необходимое для бесперебойного функционирования биологических систем разного уровня. Это направление называют *функциональной* или *физиологической* экологией, так как большинство адаптивных механизмов имеет физиологическую природу. Изучение механизмов и закономерностей адаптации важно для решения ряда проблем медицины, животноводства и растениеводства, охотоведения и т. д.

В течение длительного времени функциональная экология охватывала лишь организменный уровень, однако постепенно сфера этого направления расширилась, включив физиологические механизмы, действующие в популяциях и биоценозах. Например, знание естественных механизмов регуляции численности на популяционном и биоценотическом уровнях важно при разработке стратегии и тактики контроля за численностью видов, имеющих значение в народном хозяйстве и медицине.

В наше время все более широкое значение получает *количественная экология*, изучающая динамику отдельных экологических систем, их продуктивность, а также включающая математическое моделирование отдельных экологических процессов. При большой роли стохастических явлений в экологии математический подход становится необходимым инструментом анализа. Моделирование структуры и динамики отдельных экосистем, составляющих их биоценотических комплексов (например, природных очагов заболеваний), а также динамики численности практически значимых видов открывает возможность построения экологических прогнозов, разработки мер по защите урожая, профилактики эпидемических ситуаций, повышению производительности рыбного и охотничьего хозяйства и т. д.

В теоретическом плане важно направление *эволюционной экологии*, основной задачей которой служит выявление экологических закономерностей эволюционного процесса, путей и форм становления видовых адаптаций, а также реконструкция экосистем прошлого Земли (палеоэкология) и выявление роли человека в их преобразовании (археоэкология).

В современной биосфере одним из наиболее значимых факторов определяющих ее состояние, стала деятельность человека. Это обстоятельство породило отмеченные выше антропоцентристические тенден-

ции в развитии экологии. Возникающие в связи с этим проблемы выходят за рамки экологии как биологической науки, приобретая все более направленный социальный и политический характер: многообразные формы борьбы за охрану окружающей человека среды, движение «зеленых», постановка экологических вопросов в повестку дня международных саммитов и т. п. Изучение процессов, протекающих на уровне ноосферы (В.И. Вернадский, 1944), не может ограничиваться только экосистемным подходом: оно должно включать все разделы естественных наук наряду с исследованием хозяйственно-экономических, социальных и политических аспектов проблемы. Последний круг вопросов часто обозначают термином *социальная экология*, в рамках которой особое положение занимает экология человека, призванная сочетать медико-биологический и социальный подходы к изучению положения современного человечества в глобальных экосистемах.

Часть I

БИОСФЕРА

Глава 1

БИОСФЕРА КАК СПЕЦИФИЧЕСКАЯ ОБОЛОЧКА ЗЕМЛИ

Биосфера — «область жизни», пространство на поверхности земного шара, в котором распространены живые существа. Термин был введен в 1875 г. австрийским геологом Эдуардом Зюссом. Обсуждая особенности Земли как планеты, он писал: «Одно кажется чужеродным на этом большом, состоящем из сфер небесном теле, а именно органическая жизнь... На поверхности материков можно выделить самостоятельную биосферу»¹. Э. Зюсс, таким образом, рассматривал биосферу в чисто топологическом смысле — как пространство, заполненное жизнью. Термин вошел в обиход, не имея четкого определения.

Еще раньше, в 1802 г., знаменитый французский ученый Ж.Б. Ламарк, не употребляя термина «биосфера», отметил планетарную роль жизни в формировании земной коры как в настоящее время, так и в прошлые этапы истории планеты, предвосхитив таким образом современный взгляд на это понятие. На рубеже XIX—XX вв. идея о глобальном влиянии жизни на природные явления была обоснована в трудах крупнейшего ученого-почвоведа В.В. Докучаева.

Развернутое учение о биосфере создано и разработано акад. В.И. Вернадским, опубликовавшим в 1926 г. свой классический труд «Биосфера». Принципиальные положения учения В.И. Вернадского о биосфере органически сочетают подходы его предшественников. С одной стороны, он рассматривает биосферу как оболочку Земли, в которой существует жизнь. В этом плане В.И. Вернадский различает газовую (атмосфера), водную (гидросфера) и каменную (литосфера) оболочки земного шара как составляющие биосфера, области распространения жизни. С другой стороны, В.И. Вернадский подчеркивал, что биосфера — не просто пространство, в котором обитают живые организмы; ее состав определяется деятельностью живых организмов, представляет собой результат их совокупной химической активности в настоящем и в прошлом.

Всю совокупность живых организмов он обозначил термином *живое вещество*, противопоставляя его *косному веществу*, к которому

¹ Цит. по: А.В. Лапо, 1987.

относил все геологические образования, не входящие в состав живых организмов и не созданные ими. Третья категория вещества в биосфере, по В.И. Вернадскому, это *биокосное вещество*. Сюда он причислял комплекс взаимодействующих живого и косного веществ (океанические воды, нефть и т. п.; важнейшее значение как биокосное вещество имеет почва). Наконец, существует *биогенное вещество* — геологические породы, созданные деятельностью живого вещества (известняки, каменный уголь и т. п.). В.И. Вернадский считал, что земная кора представляет собой остатки былых биосфер.

Фундаментальным отличием живого вещества от косного является охваченность его эволюционным процессом, непрерывно создающим новые формы живых существ. Многообразие форм жизни и их многофункциональность создают основу устойчивого круговорота веществ и канализированных потоков энергии. В этом специфика и залог устойчивости биосферы как уникальной оболочки земного шара.

Таким образом, *биосфера, по В.И. Вернадскому, представляет собой одну из геологических оболочек земного шара, глобальную систему Земли, в которой геохимические и энергетические превращения определяются суммарной активностью всех живых организмов — живого вещества*. Человечество входит в эту систему как ее составная часть. «Человечество как живое вещество непрерывно связано с материально-энергетическими процессами определенной геологической оболочки Земли — с ее биосферой. Оно не может физически быть от нее независимым ни на одну минуту» (В.И. Вернадский, 1944).

1.1. БИОСФЕРА КАК АРЕНА ЖИЗНИ

Активная деятельность живых организмов охватывает относительно небольшой слой поверхностных оболочек нашей планеты. Его границы определяются комплексом условий, допускающих устойчивое существование сообществ живых организмов. Как уже отмечено, в состав биосферы входят нижняя часть атмосферы, гидросфера и поверхностные слои литосферы, преимущественно подвергшаяся выветриванию с участием живых организмов ее часть — *почва* (педосфера, или эдафосфера).

Каждая из этих геологических оболочек планеты имеет свои специфические свойства, которые определяют не только набор форм живых организмов, обитающих в данной части биосферы, но и их основные морфофизиологические особенности, формируя своим влиянием принципиальные пути эволюции и становление фундаментальных черт жизненных форм наземных, водных и почвенных организмов. Таким образом, воздушная, водная и почвенная оболочки земного шара представляют собой не просто пространство, заполненное жизнью, но выступают как основные среды жизни, активно формирующие ее состав и биологические свойства.

Гидросфера. В понятие гидросферы включают все типы водоемов. В наиболее общем виде принято деление гидросферы на Мировой океан, континентальные воды и подземные воды. Поскольку основная масса воды сосредоточена в водоемах океанического типа (табл. 1.1), свойства водной среды обычно рассматривают на примере *Мирового океана*. Океан занимает около 71 % поверхности Земли, тогда как на внутренние водоемы приходится лишь около 5 %.

Таблица 1.1. Распределение запасов воды в гидросфере (по М.И. Львовичу 1967)

Составляющие части гидросферы	Объем тыс. км ³	Процент от общего объема
Океан	1 370 322	93,96
Подземные воды	60 000	4,12
Ледники	24 000	1,65
Озера	230	0,016
Почвенная влага	75	0,005
Пары атмосферы	14	0,001
Речные воды	1,2	0,0001

По мнению большинства современных ученых, жизнь зародилась в океане; свойства водной океанической среды во многом определили химико-физическую эволюцию всех форм жизни. В частности, набор химических элементов, а нередко и количественное соотношение отдельных ионов в тканях живых организмов, близки к составу морской воды даже у наземных животных и растений. Но в большинстве случаев количественное содержание ионов в теле даже морских организмов может отклоняться от соотношения их в морской воде (табл. 1.2). Это объясняется активным характером обмена веществ живых организмов, их способностью избирательно извлекать из среды и задерживать в своем теле определенные соли. Некоторые из них идут на построение раковин или иных скелетных структур, другие циркулируют в составе протоплазмы и иных жидкостей организма. Ионы некоторых солей, напротив, активно выводятся из организма.

Таблица 1.2. Средняя концентрация наиболее распространенных ионов, ммоль/кг, в морской воде и в теле некоторых морских животных (по W. Potts, G. Parry, 1964)

Виды	Na ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻
Морская вода	478,3	54,5	10,5	10,1	558,4	28,8
Медуза <i>Aurelia</i>	474,0	53,0	10,0	10,7	580,0	15,8
Полихета <i>Aphrodite</i>	476,0	54,6	10,5	10,5	557,0	26,5
Морской еж <i>Echinus</i>	474,0	53,5	10,6	10,1	557,0	28,7
Моллюск мидия <i>Mytilus</i>	474,0	52,6	11,9	12,0	553,0	28,9
Кальмар <i>Logio</i>	456,0	55,4	10,6	22,2	578,0	8,1
Равноногий рак <i>Ligia</i>	566,0	20,2	34,9	13,3	629,0	4,0
Краб <i>Maia</i>	488,0	44,1	13,6	12,4	554,0	14,5
Краб <i>Carcinus</i>	531,0	19,5	13,3	12,3	557,0	16,5
Омар <i>Nephrops</i>	541,0	9,3	11,9	7,8	552,0	19,8
Миксина <i>Myxine</i>	537,0	18,0	5,9	9,1	542,0	6,3

Химизм воды имеет большое значение и как фактор, обуславливающий осмотические отношения организма в водной среде. Практически у всех водных организмов существуют проницаемые для воды участки поверхности, через которые идет осмотический поток воды. Направленность и сила его зависят от разницы концентраций солей и других осмотически активных веществ между водной средой и жидкостями организма. Большинство растений и морских животных изотоничны среде, но у ряда видов первичноводных животных фактор солености среды предопределил принципиальные пути эволюции органов выделения (особенно это характерно для позвоночных), а у вторичноводных — серию адаптаций, направленных на ограничение осмотического обмена с окружающей средой.

Наконец, постоянное наличие в воде растворенных и взвешенных веществ имеют большое значение как фактор питания; выделение в воду продуктов метаболизма не только освобождает организм от ненужных веществ, но и широко используется водными животными как средство химической коммуникации. Таким образом, в понятие воды как среды жизни включается обязательное наличие растворенных и взвешенных в ней веществ, в том числе имеющих органогенное происхождение.

Большое экологическое значение имеют высокая плотность и вязкость воды. Удельная масса воды соизмерима с таковой тела живых организмов (например, удельная масса тела хрящевых рыб составляет 1,002—1,008 г/см³). Плотность воды примерно в 800—1000 раз выше плотности воздуха. В результате водные организмы (особенно активно движущиеся животные) сталкиваются с достаточно мощными силами гидродинамического сопротивления, что направило эволюцию многих групп животных на формирование органов и биомеханических типов движения, снижающих лобовое сопротивление и повышающих таким образом эффективность энергозатрат на плавание.

В связи с высокой плотностью водной среды ее обитатели лишены облигатной связи с субстратом, столь характерной для наземных форм и вызванной силами гравитации. Это открывает возможность существования растений и животных в толще воды без обязательной связи с дном или другим субстратом. В толще Мирового океана и других водоемов сложились комплексы живых организмов, «парящих» в воде и вполне самостоятельно поддерживающих круговорот веществ.

Благодаря всему этому жизнь распространена в гидросфере по всей ее толщине, встречаясь даже в самых глубоководных океанических впадинах — на глубине до 11 км. Здесь, в условиях полной темноты и колоссального — более 100 атм ($1 \cdot 10^8$ Па) — давления, обнаружены устойчивые и достаточно богатые видами сообщества, содержащие бактерий, одноклеточных и многоклеточных животных (Г.М. Беляев, 1986).