

А. П. Корж, канд. биол. наук, доц.

*Запорожский национальный университет, г. Запорожье, Украина,
e-mail:312922@rambler.ru*

ЕМКОСТЬ СРЕДЫ: РАЗВИТИЕ ПОНЯТИЯ И ЕГО СОДЕРЖАНИЕ

A. P. Korzh, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof.

*Zaporizhzhya National University, Zaporizhzhya, Ukraine
e-mail:312922@rambler.ru*

DEVELOPMENT OF CONCEPTS OF CARRYING CAPACITY

The concept of carrying capacity has been proposed as far back as the 30-th of the twentieth century by A. Leopold and is actively developed in the framework of environmental management. It is believed that the size of the population, wherein the rate of growth is equal to zero, is the capacity of the medium (K) which is determined by the available resources.

When the population reaches a size corresponding to the capacity of the environment, it's needs in resources become equal to the speed of their renewal. That is, the capacity of the environment may be imagined as a certain set of resources necessary for the organisms.

Apparently, the capacity of the environment could be considered in a dense environment link with other terms – ecological niche and adaptation. Adaptation is a set of adaptive characteristics of a certain type, which allows it to take up the definite ecological niche. Capacity of environment may be regarded as the limit of the adaptive features, realization within an ecological niche.

If ecological niche can be considered as a functional place of the species in the ecosystem, defined by its biotic potential and by a set of environmental factors to which it is fitted, the carrying capacity is a proof of the species, ability to the realization of the biotic potential in these conditions. That is, the capacity of the environment can be a qualitative characteristic of the ecological niche, realization of the relevant organisms – it can be regarded as a kind of species, «security».

The existing capacity of the environment accomplishes a specific pressure on the relevant group of organisms that may in some way limit the different manifestations of life. The formation of the capacity of environment for the same species may be performed in different ways.

This pressure may cause not only the limiting but also a stimulating effect and in particular for the implementation of the biotic potential. Examples include the increased fertility under the heavy load of the beast of prey or under active using, behavior change, etc.

Even in a completely controlled by a human artificial environment a concept of capacity is necessary. The success of the species breeding in artificial conditions is directly related to the human imagination about the totality of the limiting factors that cause the formation of the carrying capacity of this group of organisms in vitro. Inconsistency to real needs of organisms even of some determining factors can lead to disastrous consequences.

For any kind the carrying capacity of environment is determined by the combined action of many limiting factors, some of which, depending on the conditions, occur decisive. It the capacity of the environment is filled to a maximum a large part of individuals is in a state of vulnerability as a result of any possible adverse effects that a sharp decrease of their number.

Seasonal (temporary) carrying capacity allow periodically increase the number of this group of organisms for a limited time (season), then the excess animals is doomed to an extinction or migration.

Keywords: carrying capacity, adaptation, ecological niche, vulnerability, limiting factor, human impact.

А. П. Корж, канд. биол. наук, доц.

*Запорожский национальный университет, г. Запорожье, Украина,
e-mail: 312922@rambler.ru*

ЕМКОСТЬ СРЕДЫ: РАЗВИТИЕ ПОНЯТИЯ И ЕГО СОДЕРЖАНИЕ

Емкость среды связана с экологической нишей и адаптацией соответствующего вида. Из-за постоянного изменения комплекса лимитирующих факторов определение емкости среды в любых размерностях может характеризовать только ее сиюминутное состояние. При заполнении емкости среды до максимума значительная часть особей находится в состоянии уязвимости в результате любого возможного негативного воздействия, что может стать причиной резкого падения численности.

Ключевые слова: емкость среды, адаптация, экологическая ниша, уязвимость, лимитирующий фактор, антропогенное воздействие.

О. П. Корж, канд. биол. наук, доц.

Запорізький національний університет, м. Запоріжжя, Україна

ЄМНІСТЬ СЕРЕДОВИЩА: РОЗВИТОК ПОНЯТТЯ ТА ЙОГО ЗМІСТ

Ємність середовища пов'язана з екологічною нішею та адаптацією відповідного виду. Через постійну зміну комплексу лімітуючих факторів визначення ємності середовища у будь-яких розмірностях може характеризувати лише її тимчасовий стан. При заповненні ємності середовища до максимуму значна кількість особин знаходиться в стані вразливості внаслідок будь-якого негативного впливу, що може стати причиною різкого падіння чисельності.

Ключові слова: ємність середовища, адаптація, екологічна ніша, уразливість, лімітуючий фактор, антропогенний вплив.

Концепция емкости среды была предложена еще А. Леопольдом (1933) в 30-х годах XX века и активно развивается в рамках рационального природопользования (Юргенсон, 1972). Зачастую она представляется как точка насыщения, превышение которой численностью популяции приводит к деградации среды ее обитания.

Яркий пример для чернохвостого оленя в США на плато Кайбаб на северо-западе Аризоны в окрестностях Большого каньона Колорадо приводит Ж. Дорст (1968): В 1906 году эта зона была объявлена федеральным заповедником и охота в ней была категорически запрещена, все хищники в заповеднике подлежали истреблению. Популяция, насчитывающая в 1906 году 4 тыс. особей, к 1925 году включала уже 100 тыс. Этот громадный прирост повлек за собой истощение пастбищ и деградацию местообитания. Олени, особенно зимой, стали голодать, и вскоре среди них начался падеж. Они гибли от различных заболеваний, истинной причиной которых было недоедание. К 1930 г животных осталось около 20 тыс., а к 40-му – около 10 тыс.

Считается, что размер популяции, при котором скорость ее роста равняется нулю, является емкостью среды (К), которая определяется имеющимися ресурсами (Солбриг, 1982). Достаточно четко указанная позиция прописана у Р. Риклефса (1979): когда популяция достигает численности, соответствующей емкости среды, потребности ее в ресурсах становятся равными скорости их возобновления. То есть, емкость среды представляется как некая совокупность ресурсов, необходимых для организмов.

В зависимости от своей предельной емкости территория может прокормить лишь определенное количество особей соразмерно с кормовыми ресурсами. Стоит только численности превысить границы предельной емкости, катастрофа становится неизбежной; оскудение растительного покрова, эрозия почв, опустошительные эпизоотии – таковы самые наглядные ее проявления (Дорст, 1968).

Однако существует мнение, что указанный подход охватывает лишь часть того, что следует понимать под емкостью среды в различных разделах современной экологии. Емкость среды – это вместимость конкретной экосистемы в отношении изучаемого компонента, измеряемая с помощью показателей содержания компонента (концентрация, плотность, масса и т.п.) либо коррелирующих с ними функциональных переменных (Заика, 1981).

По всей видимости, понимание емкости как «вместимости» следует признать механистическим и не имеющим ничего общего с реальным состоянием дел. Для водных экосистем представление о «вместимости» определенного водного пространства выглядит достаточно убедительным и доступным для понимания. В то же время, литровая банка с водой способна легко вместить карася массой в 100–200 г, однако подобная «вместимость» не имеет ничего общего с емкостью среды.

По мнению самого автора данного понятия А. Леопольда (1933), реальная емкость в природе практически никогда не бывает заполнена до возможного максимума. С практической точки зрения, данная концепция объясняет невозможность достижения популяциями «экологического оптимума» (Павлов, 1988). Более того, каждый последующий момент оптимальная плотность населения всех живых компонентов биогеоценоза – величина переменная, зависящая от большого числа факторов, к которым добавляется антропогенный пресс (Реймерс, 1972).

Так же, на наш взгляд, неоправданным является использование понятия емкости среды в отношении загрязнения биосферы. В частности, ее понимание как способности природной или антропогенной среды включать в себя (абсорбировать) различные вещества, сохраняя устойчивость (Дедю, 1990; Реймерс, 1991), размывает это понятие. Более уместным в данном значении является использование специальных терминов: самоочищение среды, деструкция, экологическое равновесие, поддержание гомеостаза и т.д.

Одним из применений термина «емкость среды» является обозначение способности дикой природы к выдерживанию рекреационной нагрузки (Wagar, 1964). При этом, особого внимания заслуживает мысль данного исследователя о необходимости управления как нагрузкой, так и состоянием природных объектов, с использованием указанного понятия. Так же, в свое время теория емкости среды привлекалась для объяснения динамики численности популяций (Яхонтов, 1964).

По всей видимости, емкость среды следует рассматривать в тесной экологической связи с другими терминами – экологической нишей и адаптацией. Адаптация – совокупность приспособительных характеристик определенного вида, позволяющая ему занять соответствующую экологическую нишу. Емкость же среды может рассматриваться как предел реализации адаптивных свойств в рамках экологической ниши.

Наибольшее пересечение емкости среды с экологической нишей наблюдается при ее понимании как спектра использования ресурсов (Джиллер, 1988). Однако, нишу и емкость среды нельзя рассматривать как синонимы – они характеризуют разные аспекты взаимодействия организмов с их окружением.

Если экологическую нишу можно рассматривать как функциональное место вида в экосистеме, определяемое его биотическим потенциалом и совокупностью факторов внешней среды, к которым он приспособлен (Дедю, 1990), то емкость среды является показателем способности соответствующего вида к реализации своего биотического потенциала в указанных условиях. То есть, емкость среды может выступать качественной характеристикой реализации экологической ниши соответствующих организмов – ее можно рассматривать как своеобразную «обеспеченность» видов.

Наиболее наглядно данное явление можно продемонстрировать в случае единства экологической ниши у нескольких близких видов. Имеется в виду, что эти виды имеют свою емкость среды в рамках единой экологической ниши –

наблюдается явление распределения ранее единой емкости среды между несколькими экологически близкими видами.

В данном случае мы прослеживаем некоторую связь с идеями С. Хубела (2001) о нейтральной теории биоразнообразия, предусматривающей формирование новых видов в рамках ограниченных размеров биотического сообщества. По его мнению, непринципиальным является, какими именно видами указанное сообщество будет составлено – главное, чтобы не происходило превышения указанных суммарных размеров сообщества. На наш взгляд, более обоснованным выглядит положение о том, что в этом случае каждый вид получает свою часть емкости среды от суммарной емкости сообщества.

Таким образом, наиболее часто емкость среды понимают как точку насыщения популяции (К), которая может измеряться не только численностью, но также биомассой, функциональными переменными экосистем (Заика, 1981). Но даже эти ученые признают, что ресурсы являются непостоянными, поэтому их качественные и количественные изменения вызывают соответствующие изменения и емкости среды (Заика, 1981; Риклефс, 1979; Солбриг, 1982).

По мнению Н. П. Наумова (1955), биологическая емкость сообщества является непостоянной. Она изменяется периодически по сезонам и в течение нескольких лет в соответствии с периодическими и непериодическими изменениями погоды, под влиянием расселения одних видов или сокращения других. Такие перестройки сообществ могут быть результатом хозяйственной деятельности человека, изменений климата и т.д. Возможность вселения и существования в сообществе любого вида зависит от удовлетворения его минимальных потребностей при имеющихся физико-химических и биологических условиях существования.

По мнению В. Е. Заики (1981), полезным является введение понятий о реальной и потенциальной емкостях среды. Реальная – та, что фактически регистрируется в экосистеме в период наблюдения. Потенциальная емкость может быть достигнута при некоторых естественных или искусственных изменениях в системе. И. И. Дедю (1990) поддерживает выделение такого понятия как сезонная емкость угодий.

Представления о структуре емкости среды получают дальнейшее развитие в работах О. С. Габузова (1992 и др.). По его мнению, следует различать несколько компонентов биологической емкости: годовую – способность угодий поддерживать определенное количество особей на протяжении всего года; сезонную – дополнительный объем среды, существующий только на протяжении нескольких сезонов (в нашей зоне, преимущественно, в летне-осеннее время); репродуктивную – способность угодий обеспечить животных условиями, необходимыми для полноценной репродукции. Однако, даже этот подход не раскрывает полностью понятие «емкости среды» как природного явления, по сути предлагая несколько точек насыщения.

Таким образом, возникает необходимость уточнения концепции емкости среды, которая могла бы стать теоретической основой управления состоянием популяций в природных и искусственных условиях. По нашему мнению, емкость среды является результирующей всех возможных влияний на популяцию, включая механизм обратной связи, обусловленный влиянием самой популяции на среду обитания (рис. 1). Огромное значение совокупного воздействия всех экологических факторов для организма давно отмечается разными специалистами (Бельгард, 1971; Реймерс, 1994; Травлеев, 2011 и т.д.).

Существующая емкость среды оказывает своеобразное давление на соответствующую группу организмов, которое может определенным образом ограничивать разные жизненные проявления. Это давление жизни является результирующим для функций живого вещества, по В. И. Вернадскому (1978). Указанное давление может оказывать не только ограничивающее, но и стимулирующее воздействие, в частности, для реализации биотического потенциала.

Примерами могут быть повышенная плодовитость при интенсивной нагрузке хищников или активном опромышлении, изменение поведения и т.д.

При данном понимании емкости среды утрачивает смысл определение ее числовых выражений в связи с постоянными флуктуационными изменениями. В зависимости от условий изменяется не только сила действия отдельных факторов, но и сами факторы. Поэтому достаточным является определение направленности данных изменений – стабильность, повышение или понижение емкости. Эти представления полностью укладываются в систему взглядов Н. Ф. Реймерса (1972) о переменности оптимальной численности организмов, о чем уже упоминалось выше.

Следует также учитывать, что формирование емкости среды для одних и тех же видов может осуществляться разными путями. Организмы никогда не реагируют на все существующие раздражители из-за многих ограничений – им присуща так называемая избирательность стимулов (Мак-Фарленд, 1988). Во многих случаях нет необходимости создавать всю среду определенного вида – достаточно обеспечить его необходимыми компонентами, которые и воспринимаются им, в первую очередь, как соответствующие ресурсы.



Рис. 1. Схема взаимосвязи состояния популяции и емкости ее среды через механизм обратной связи (потребление ресурсов, конкуренция и т.д.) (Корж, 2001)

По мнению В. Е. Заики (1981), понятие «емкости среды» наиболее уместно при поиске путей искусственного увеличения продуктивности экосистем. Однако, смена лимитирующих факторов, производимая человеческим вмешательством, приводит к замене самой экосистемы – создается культиватор, обеспечивающий максимальную емкость среды в отношении культивируемого вида.

Следует не согласиться с подобной точкой зрения как минимум по двум позициям. Прежде всего, повышение емкости среды не должно вести к перестройке экосистем. Более того, сам вопрос о подобном искусственном повышении емкости уместен лишь в случае серьезного нарушения соответствующей экосистемы, и в первую очередь, утраты ею репродуктивной емкости, которую восстановить наиболее сложно. Конечно, работы по повышению емкости среды не обязательно ведут к восстановлению соответствующей экосистемы в ее первоначальном виде. Однако, они не выступают первопричиной ее кардинального преобразования.

Так же следует остановиться на проблеме емкости среды для культивируемых видов. Даже в полностью контролируемой человеком искусственной среде понятие емкости является необходимым. Успех выращивания того или иного вида в искусственных условиях непосредственно зависит от представлений человека обо всей совокупности лимитирующих факторов, которые и обуславливают формирование емкости среды данной группы организмов в искусственных условиях. Несоответствие реальным потребностям организмов даже некоторых определяющих факторов может привести к плачевным последствиям. Так, для охотничьего фазана среди подобных факторов можно назвать наличие сквозняков, низкая температура, повышенная влажность, большие группы совместного содержания (более 500 птенцов), уплотненная посадка (более 25 ос./м²), недостаток сырого протеина в

корме, излишняя соленость, повышенная кислотность кормов и т.д. Любой из перечисленных факторов может привести к повышенной смертности птенцов, совокупность нескольких подобных типов негативных воздействий может сделать фазановодство абсолютно нецелесообразным.

Наиболее полное представление о емкости среды дает модель иерархии уязвимости Б. Смита и Дж. Вандел (2006) с некоторыми изменениями (рис. 2).

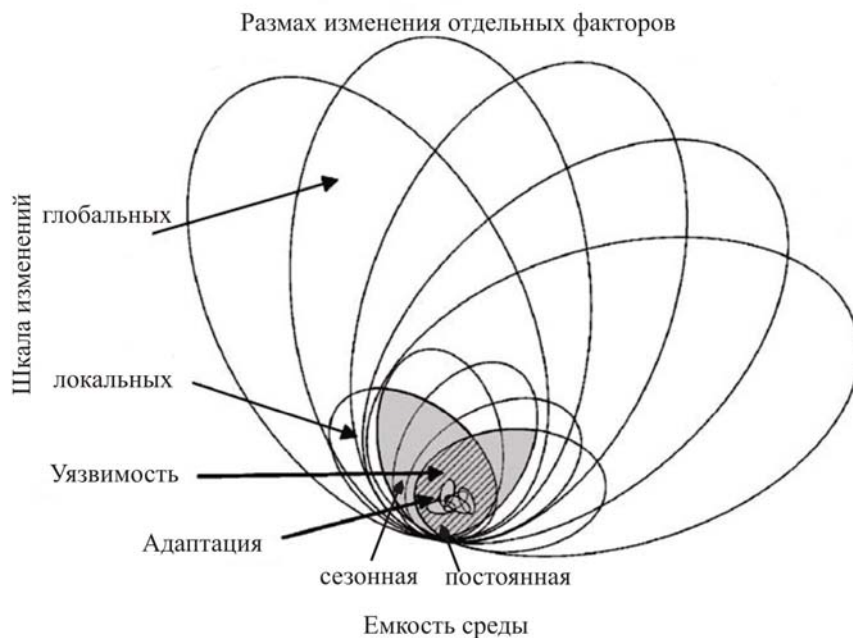


Рис. 2. Схема формирования емкости среды для популяций (Smit, Wandel, 2006, с изменениями)

Для любого вида емкость среды определяется совокупным действием многих лимитирующих факторов, из которых, в зависимости от условий, некоторые выступают определяющими. Только очень узкие рамки диапазона факторов формируют постоянную емкость, часть которой полностью соответствует адаптивным возможностям данного вида, часть же имеет серьезную уязвимость. То есть, при заполнении емкости среды до максимума (наиболее наглядным примером является человечество на современном этапе развития, а также вспышки численности некоторых видов) значительная часть особей находится в состоянии уязвимости в результате любого возможного негативного воздействия, что может стать причиной резкого падения численности. Сезонная (временная) емкость среды позволяет периодически резко увеличивать численность данной группы организмов на протяжении ограниченного времени (сезона), после чего избыток особей обречен на вымирание или миграционные процессы.

ВЫВОДЫ

1. Емкость среды связана с экологической нишей и адаптацией соответствующего вида. Адаптация – совокупность приспособительных характеристик определенного вида, позволяющая ему занять соответствующую экологическую нишу. Емкость же среды может рассматриваться как предел реализации адаптивных свойств в рамках экологической ниши.

2. В связи с постоянным изменением комплекса лимитирующих факторов определение емкости среды в любых размерностях может характеризовать только ее сиюминутное состояние. Поэтому достаточным является определение общих тенденций и векторности изменений емкости.

3. При заполнении емкости среды до максимума значительная часть особей находится в состоянии уязвимости в результате любого возможного негативного воздействия, что может стать причиной резкого падения численности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Бельгард А. Л.** Степное лесоведение / А. Л. Бельгард. – М. : Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
Belgard, A. L., 1971, "Steppe Forestry", Moscow, Forest Industry, 336 p.
- Вернадский В. И.** Живое вещество / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1978. – 258 с.
Vernadsky, V. I., 1978, "Living substance", Moscow, Nauka, 258 p.
- Габузов О. С.** Основы искусственного дичеразведения и разведения редких видов животных / О. С. Габузов // Автореф. дис. ... докт-ра биол. наук. – М., 1992. – 44 с.
Gabuzov, O. S., 1992, "Fundation of the artificial game breeding and breeding of the rare animals", Abstract. dis. Doctor biol. Science, Moscow, 44 p.
- Дедю И. И.** Экологический энциклопедический словарь / И. И. Дедю. – Кишинев : Гл. ред. МСЭ, 1990. – 408 с.
Dediu, I. I., 1990, "Environmental encyclopedic dictionary", Chisinau, Ch. Ed. ITU, 408 p.
- Джиллер П.** Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер. – М. : Мир, 1988. – 184 с.
Giller, P., 1988, "Community structure and ecological niche", Moscow, Verlag, 184 p.
- Дорст Ж.** До того как умрет природа / Ж. Дорст. – М. : Редакция литературы по географии, 1968. – 415 с.
Dorst, J., 1968, "Prior to die nature", Moscow, Revision of the literature on geography, 415 p.
- Заика В. Е.** Емкость среды – содержание понятия и его применение в экологии / В. Е. Заика // Экология моря. – 1981. – Вып. 7. – С. 3–9.
Zaika, V. E., 1981, "Capacity of environment – the content of the concept and its application in ecology", *Ecology of the sea*, 7, pp. 3–9.
- Корж О. П.** Флуктуация емкости среды как универсальный механизм регуляции численности популяции / О. П. Корж // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя, 2001. – Вип. 6, № 1. – С. 72–79.
Korzh, O. P., 2001, "Fluctuations of the environment capacity as a universal mechanism for the regulation of population size", *Problems of bioindicators and environment*, Zaporizhzhja, 6, no. 1, pp. 72–79.
- Мак-Фарленд Д.** Поведение животных / Д. Мак-Фарленд. – М. : Мир, 1988. – 520 с.
Mc Farland, D., 1988, "Animal Behavior", Moscow, Verlag, 520 p.
- Наумов Н. П.** Экология животных / Н. П. Наумов. – М. : Советская наука, 1955. – 530 с.
Naumov, N. P., 1955, "Animal Ecology", Moscow, Soviet science, 530 p.
- Павлов М. П.** Условия повышения роли биотехники в интенсификации охотхозяйственного производства / М. П. Павлов // Вопросы интенсификации охотничьего хозяйства. – М. : Из-во ЦНИЛ Главохоты, 1988. – С. 30–47.
Pavlov, M. P., 1988, "The conditions of enhancing the role of biotechnology in the intensification of the hunting from production", *Questions of intensification hunting of from*, Moscow, Publishing House of Central Research Laboratory Glavohoty, pp. 30–47.
- Реймерс Н. Ф.** Экологические сукцессии и промысловые животные / Н. Ф. Реймерс // Охотоведение. – М. : Лесная промышленность, 1972. – С. 67–108.
Reimers, N. F., 1972, "Ecological succession and commercial animals", *Game management*, Moscow, Forest Industry, pp. 67–108.
- Реймерс Н. Ф.** Популярный биологический словарь / Н. Ф. Реймерс. – М. : Наука, 1991. – 544 с.
Reimers, N. F., 1991, "Popular Biological Dictionary", Moscow, Nauka, 544 p.

- Реймерс Н. Ф.** Экология (теории, законы, правила принципы и гипотезы) / Н. Ф. Реймерс. – М. : Россия Молодая, 1994. – 367 с.
Reimers, N. F., 1994, “Ecology (theories, laws, rules, principles and hypotheses)”, Moscow, Russia Young, 367 p.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии / Р. Риклефс – М. : Мир, 1979. – 424 с.
Ricklefs, R., 1979, “Foundation of General Ecology”, Moscow, Verlag, 424 p.
- Солбриг О.** Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг – М. : Мир, 1982. – 488 с.
Solbrig, O., Solbrig, D., 1982, “Population biology and evolution”, Moscow, Verlag, 488 p.
- Травлев А. П.** Новітні принципи відновлення порушених промисловістю екосистему межах виконання кластерної інноваційної програми НАН України «Родючість ґрунтів» / А. П. Травлев, В. М. Зверковський, Н. А. Білова та ін. // Екологія та ноосферологія. – 2011. – Т. 22, № 3-4. – С. 28–42.
Travleyev, A. P., Zverkovskij, V. N., Bilova, N. A., 2011, “Latest principles of industry disturbed ecosystem restorationen the network of cluster innovation program execution of NAS of Ukraine «Soil fertility»”, *Ecology and noosferology*, 22, no. 3-4, pp. 28–42.
- Юргенсон П. Б.** Прикладное значение учения о популяциях охотничьих животных / П. Б. Юргенсон // Охотоведение. – М. : Лесная промышленность, 1972. – С. 49–66.
Jurgenson, P. B., 1972, “Practical significance of the doctrine about the populations of game animals”, *Game management*, Moscow, Forest Industry, pp. 49–66.
- Яхонтов В. В.** Экология насекомых / В. В. Яхонтов. – М. : Высшая школа, 1964. – 459 с.
Yakhontov, V. V., 1964, “Ecology of insects”, Moscow, Higher School, 459 p.
- Hubbell, S. P., 2001**, “The unified neutral theory of biodiversity and biogeography”, Princeton NJ, Princeton University Press, 2001.
- Leopold, A., 1933**, “Game Management”, New York, Scribner, 481 p.
- Smit, B., Wandel, J., 2006**, “Adaptation, adaptive capacity and vulnerability”, *Global Environmental Change*, no. 16, pp. 282–292.
- Wagar, J. A., 1964**, “The Carrying Capacity Of Wild Lands For Recreation”, *Forest Science Monographh*, 24 p.

Рекомендує до друку
ак. НАНУ, д-р біол. наук В. Г. Радченко

Надійшла до редколегії 14.11.12