

§ 46. Экологические пирамиды. Правило Линдемана

- **Вспомните**, какие типы цепей питания существуют в экосистеме и чем они различаются.
- **Как вы думаете?** Почему пастбищные цепи питания не бывают длинными?
- **Вы узнаете** о закономерностях превращения вещества и энергии в пастбищных цепях (правило Линдемана), о типах экологических пирамид.

Правило Линдемана. Как вы уже знаете из предыдущего параграфа, вещества в экосистеме используются многократно, превращаясь по принципу круговорота. Это происходит благодаря взаимосвязи пастбищных и детритных цепей питания. Причем в круговороте веществ главную роль играют живые организмы. Он начинается с поступления химических элементов из почвы (вода и минеральные соли) и атмосферы (углекислый газ) в живые организмы — продуценты. Продуценты синтезируют органические вещества, часть которых передается дальше по пищевой цепи консументам. Определенное количество органических веществ продуцентов и консументов возвращается в почву с отмершими остатками, экскрементами (детрит). В результате деятельности редуцентов они превращаются в минеральные вещества, атомы которых снова вовлекаются продуцентами в круговорот. Но совершенно замкнутым круговорот веществ быть не может. Атомы некоторых химических элементов могут на длительное время выводиться из круговорота, накапливаясь в литосфере в составе известняка (мела), каменного угля, природного газа, нефти, торфа, руд различных металлов.

Превращение энергии в цепях питания экосистемы идет несколько иначе, чем превращение веществ. Поток солнечной энергии, поступивший в экосистему, после включения в органическое вещество как бы разделяется на два русла — пастбищное и детритное. В каждом из них освобождающаяся энергия расходуется на поддержание жизнедеятельности организмов: размножение, движение, поддержание температуры тела, транспорт веществ через клеточные мембраны. Соотношение количества энергии, проходящей через пастбищные и детритные цепи, в различных типах экосистем разное. Потеря энергии в пищевых цепях может быть восполнена только за счет поступления новых порций солнечной энергии или готового органического вещества (энергия корма). Поэтому в экосистеме не может быть круговорота энергии, аналогичного круговороту веществ. Экосистема функционирует только за счет направленного потока энергии.



Процент усвояемости вещества и энергии в разных цепях питания варьирует и зависит от состава корма и биологических особенностей организмов. Однако многочисленные исследования показали, что в пастбищных цепях переход энергии и вещества от одного трофического уровня к другому составляет в среднем 10 %. В одних цепях питания он может быть несколько выше, а в других — немного ниже. Американский эколог Р. Линдеман в 1942 г. сформулировал эту закономерность как **правило 10 %** (его часто называют правилом Линдемана). Используя это правило, можно рассчитать примерное количество энергии на любом трофическом уровне цепи питания, если ее показатель известен на одном из них. С некоторой степенью допущения это правило используют и для определения перехода вещества между трофическими уровнями. Чтобы получить более достоверные данные, нужно учитывать особенности потребляемого корма и эффективность его усвоения в конкретной пастбищной цепи питания.

Правило Линдемана неприменимо для этапов пастбищных цепей, включающих паразитов. Поскольку паразиты используют готовые питательные вещества хозяина, то эффективность их усвоения намного выше, чем при потреблении органического вещества корма другими организмами. Паразитам не нужно затрачивать энергию на процессы переваривания, так как эту функцию выполняет хозяин. Получая питательные вещества от хозяина, паразит их практически полностью усваивает, поэтому он не теряет часть энергии в составе непереваренных остатков (экскрементов). Из этого следует, что в пищевых цепях, включающих паразитов, не будет соблюдаться правило Линдемана, а значит, и балансовое равенство.

Экологические пирамиды. Если на каждом трофическом уровне пищевой цепи определить число особей, или их биомассу (количество накопленного органического вещества), или количество заключенной в ней энергии, то станет очевидным уменьшение этих величин по мере продвижения к концу цепи питания. Эту закономерность впервые установил английский эколог Ч. Элтон в 1927 г. Он назвал ее **правилом экологической пирамиды** и предложил выражать графически. Если любую из вышеуказанных характеристик трофических уровней изобразить в виде прямоугольников с одинаковым масштабом и расположить их друг над другом в соответствии с порядком трофических уровней в цепи питания, то получится экологическая пирамида.



Известны три типа экологических пирамид. **Пирамида чисел** отражает численность особей в каждом звене пищевой цепи (рис. 78).

Однако в экосистеме второй трофический уровень (консументы I порядка) численно может быть богаче первого трофического уровня (проду-

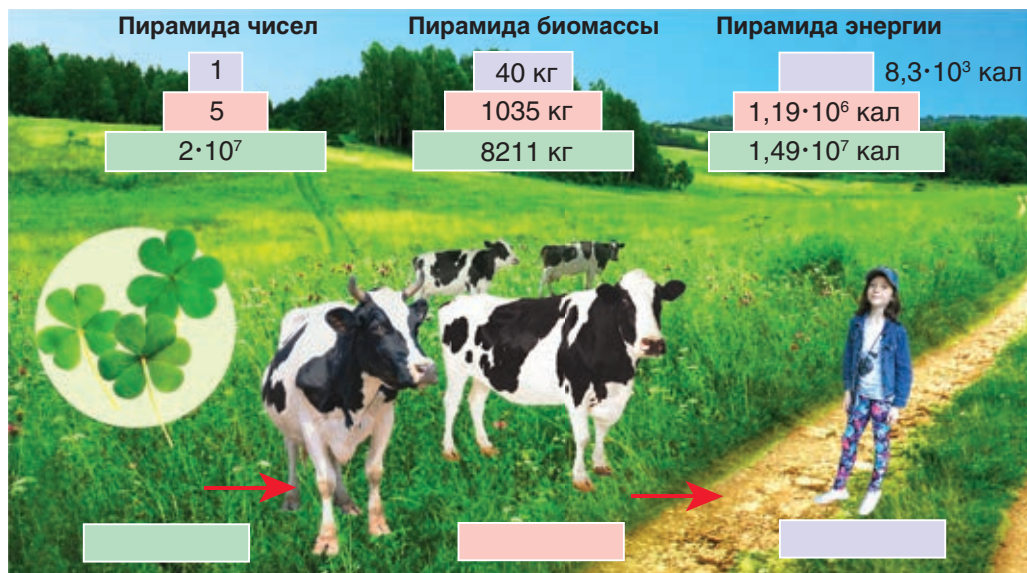


Рис. 78. Экологические пирамиды

центов). В этом случае получается пирамида чисел неправильной формы. Это объясняется участием в таких пирамидах особей, не равноценных по размерам. Примером может служить пирамида чисел, состоящая из лиственных деревьев, листогрызущих насекомых, мелких насекомоядных и крупных хищных птиц.



Пирамида биомассы отражает количество органического вещества, накопленного на каждом трофическом уровне пищевой цепи. Пирамида биомассы в наземных экосистемах имеет правильную форму (см. рис. 78). А в водных экосистемах биомасса второго трофического уровня, как правило, больше биомассы первого при определении ее в конкретный момент. Поэтому пирамида биомассы для водных экосистем имеет неправильную форму. Но поскольку водные продуценты (фитопланктон) имеют высокую скорость образования продукции, то в конечном итоге их суммарная биомасса за сезон или за год все равно будет больше биомассы консументов I порядка. А это значит, что в водных экосистемах по биомассе также соблюдается правило экологической пирамиды.

Пирамида энергии отражает количество энергии, содержащейся в органическом веществе каждого трофического уровня цепи питания. Ее форма свидетельствует о закономерном расходовании энергии при переходе от одного трофического уровня к другому (см. рис. 78).

Таким образом, запас вещества и энергии, накопленный растениями в пастбищных пищевых цепях, быстро расходуется (выедается), поэтому эти цепи не могут быть длинными. Обычно они включают от трех до пяти трофических уровней.

■ **Повторим главное.** В пастбищных цепях питания переход энергии и биомассы от одного трофического уровня к другому подчиняется правилу 10 %, или правилу Линдемана. Графическое выражение данной закономерности получило название правило экологической пирамиды. Для ряда пастбищных цепей питания можно построить три типа экологических пирамид: чисел, биомассы и энергии.

? Проверим знания

Ключевые вопросы. 1. Сформулируйте правило Линдемана. В чем суть правила экологической пирамиды? Какие бывают типы экологических пирамид? В чем их особенности? 2. Объясните, почему в экосистеме нельзя применять правило Линдемана для этапов пастбищных цепей, включающих паразитов.

Сложные вопросы. 1. В пастбищной цепи леса биомасса продуцентов содержит $6,2 \cdot 10^4$ кДж энергии, биомасса консументов второго порядка — $2,2 \cdot 10^2$ кДж энергии. Постройте экологическую пирамиду и рассчитайте, на отстрел какого количества косуль (консументов I порядка) можно выдать лицензию, чтобы соблюдалось правило Линдемана, если в биомассе одной косули сохраняется 200 кДж энергии. 2. Объясните, почему в водных экосистемах экологическая пирамида биомассы имеет неправильную форму в конкретный момент, но правильную форму при оценке биомассы за сезон или за год.

