



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ им. М. В. ЛОМОНОСОВА

**И. А. Шилов**

# **ЭКОЛОГИЯ**

УЧЕБНИК ДЛЯ АКАДЕМИЧЕСКОГО БАКАЛАВРИАТА

7-е издание

*Рекомендовано Учебно-методическим отделом  
высшего образования в качестве учебника для студентов,  
обучающихся по биологическим и медицинским направлениям  
и специальностям*

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

**Москва ■ Юрайт ■ 2015**

УДК 574  
ББК 20.1я73  
Ш59

**Автор:**

**Шилов Игорь Александрович** — доктор биологических наук, профессор, 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 Петрозаводского государственного университета;

*Чернова Н. М.* — доктор биологических наук, профессор Московского педагогического государственного университета.

**Шилов, И. А.**

Ш59

Экология : учебник для академического бакалавриата / И. А. Шилов. — 7-е изд. — М. : Издательство Юрайт, 2015. — 512 с. — Серия : Бакалавр. Академический курс.

ISBN 978-5-9916-3920-0

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.

Соответствует Федеральному государственному образовательному стандарту высшего профессионального образования третьего поколения.

*Для студентов биологических и медицинских специальностей высших учебных заведений.*

УДК 574  
ББК 20.1я73

*Учебное издание*

**Шилов Игорь Александрович**

## **ЭКОЛОГИЯ**

Учебник для академического бакалавриата

Формат 84×108<sup>1</sup>/<sub>32</sub>.

Гарнитура «Petersburg». Печать офсетная.

Усл. печ. л. 26,88. Доп. тираж 500 экз. Заказ №

**ООО «Издательство Юрайт»**

111123, г. Москва, ул. Плеханова, д. 4а.

Тел.: (495) 744-00-12. E-mail: izdat@urait.ru, www.urait.ru

ISBN 978-5-9916-3920-0

© Шилов И. А., 2000

© ООО «Издательство Юрайт», 2015

## 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. Работнова (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 осмысление 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 подразумевают 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»<sup>1</sup>. Во 2-м томе этого обширного труда

<sup>1</sup> *Haekel 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 приспособляться к себе. К неорганическим условиям существования, к которым приспособляются 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» (Е. Haeckel, 1866, Bd. II, S. 286<sup>1</sup>).

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 «Гидрогеологии» 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

<sup>1</sup> 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 частью из себя, а частью из внешности»<sup>1</sup>.

Развивая этот принцип, К.Ф. Рулье делит взаимоотношения со средой на две категории: «явления жизни особой» 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 «станция», 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 эколого-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

---

<sup>1</sup> 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. Эколого-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 биоценологических 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. Гаузе 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. Chrician, 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. Макфедьен, 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 (Т. Lewis, L. Tylor, 1966; V. Collyer et al., 1974; И.А. Шилов, 1985; M. Vignon 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 биоценологических 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 биоценологических 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 видовой адаптации, 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 антропоцентрические 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»<sup>1</sup>. 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-почвоведов 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 биосферы, 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

<sup>1</sup> 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 <sup>3</sup>	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 <sup>+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Cl <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>
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
Полухета <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>Muxine</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 predetermined 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/см<sup>3</sup>). 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).

Приспособления к обитанию в условиях высокого гидростатического давления охватывают, в частности, и сферу биохимических реакций. Показано, что разные классы белков отличаются по устойчивости к давлению. Особенно чувствительны к этому фактору лактат- и мелатдегидрогеназы. У гидробионтов, обитающих на глубине более 500 м, обнаруживаются дегидрогеназы, обладающие большей устойчивостью к давлению, чем у мелководных видов. Это связано с понижением каталитической активности ферментов. Для мышечных белков — актинов — адаптация к давлению наблюдается у видов, обитающих на глубине 2—3 тыс. м, и связана с тонкими биохимическими процессами (G. Somero, 1990).

Экспериментально выяснено, что давление, которое превышает величины, свойственные обитаемым данным видом глубинам, понижает уровень метаболизма. Эта зависимость отсутствует у эврибатических животных, регулярно совершающих вертикальные миграции (например, амфипода *Eurythenes grillus*). Не исключено, что понижение скорости метаболизма у медлительных глубоководных животных кроме экономии энергозатрат способствует заселению глубокой зоны гидросферы с высоким давлением и недостаточной обеспеченностью пищей.

Перечисленные особенности гидросферы как среды жизни определили наиболее важные черты водных экосистем. В соответствии со структурным делением водоемов на *бенталь* (область дна) и *пелагиаль* (толща воды) все организмы-гидробионты подразделяются на виды, связанные с дном — *бентос*, и формы, обитающие в пелагиали — *пелагос*. В свою очередь, пелагос распределяется в разных глубинных зонах, формируя в океане сообщества *эпи-* (примерно до 200 м), *бати-* (до 6000 м) и *абиссопелагиали* (более 6000 м; рис. 1.1).

Эти сообщества содержат пассивно парящие в толще воды формы — *планктон* — и активно плавающих животных — *нектон*. Особую груп-

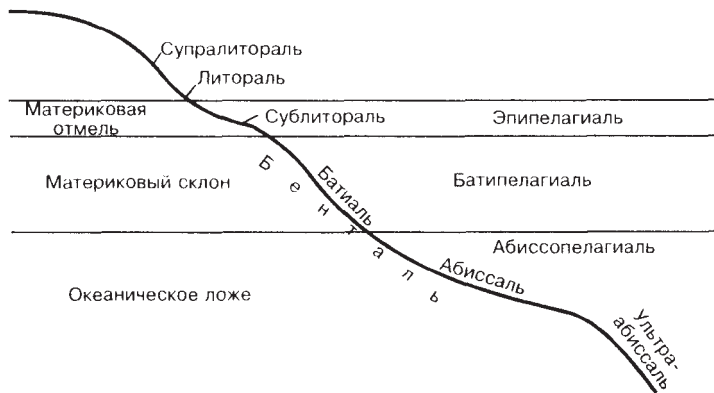


Рис. 1.1. Экологические зоны Мирового океана (по А.С. Константинову, 1967)

пу составляют пелагические виды, обитающие на границе водной и воздушной сред. Это животные и растения, связанные с поверхностной пленкой воды и объединяемые под названием *нейстон* (личинки комаров, плавунцов и других видов членистоногих, водомерки, некоторые брюхоногие моллюски и др.).

Другая группа обитателей «пограничной» зоны гидросферы — *плейстон* — характеризуется тем, что часть их тела находится в воде, а часть — в воздухе. Таковы, например, всем известные ряски; среди животных к плейстону относятся сифонофоры и некоторые другие виды. Среди растений помимо уже указанных «пограничных» видов имеется большой набор водорослей и высших растений, полностью связанных с водной средой. Часть из них входит в состав планктона; близки к этой группе взвешенные в толще воды водоросли *Sargassum* и др. Жизненная форма погруженных укореняющихся растений (*Elo-dea*, некоторые рдесты, *Zostera* и др.) связана с донным субстратом и этим близка к бентосным организмам.

Бентические организмы материковой отмели океана формируют сообщества *литорали*, подразделяющейся на супралитораль («зона брызг»), собственно литораль (зона приливов и отливов) и sublитораль (не обнажающаяся часть материковой ступени — до глубины порядка 200 м). Литоральная зона хорошо выражена и в озерах, особенно крупных, где эта зона противопоставляется *профундали* — зоне дна, расположенной ниже глубины проникновения достаточного для фотосинтеза света. Крутой материковый склон океана заселен представителями *баттальной* (до 6000 м), *абиссальной* и *ультраабиссальной* фауны; в этих зонах, за пределами доступного для фотосинтеза освещения, растения отсутствуют.

Специфическая черта гидросферы заключается в отчетливом вертикальном стратиграфировании биогенного круговорота веществ. В океане и крупных озерах зона деятельности фотосинтезирующих растений определяется глубиной проникновения солнечного света достаточной интенсивности. Эту зону называют *эуфотической*, глубина ее в среднем составляет около 200 м.

Вся масса живых организмов, обитающих в более глубоких слоях, прямо или опосредованно использует органические вещества, синтезированные в этой зоне. При этом как объекты питания используются не только сами живые организмы, но и огромный по массе «дождь» органических остатков в виде трупов, экскретов, капелек слизи и т. п. Таким образом, все население толщи океанических вод от поверхности до самых глубоких участков дна представляет собой, по сути дела, единую трофическую систему. Показано четкое соответствие биомассы планктона и бентоса в едином вертикальном разрезе океанических водоемов («принцип соответствия» Л.А. Зенкевича).

Наряду с этим относительно недавно (в конце 70-х годов) в глубинах океана вблизи Галапагосских о-вов и у берегов Мексики обнаружены особые экосистемы, связанные с зонами раздвижения земной коры —

*рифтами* — и основывающиеся на хемосинтезе. Эти сообщества концентрируются в районах геотермальных источников, несущих сероводород. Бактерии и археобактерии, утилизирующие сероводород (а также некоторые другие микроорганизмы-хемосинтетики), являются начальным этапом круговорота веществ в этих экосистемах. Количество органического вещества здесь в четыре раза выше, чем в поверхностных водах, и в 300—500 раз больше, чем в прилегающих участках океана.

Общая роль хемосинтетиков в океане достаточно велика: ими синтезируется порядка 1—2 % первичной продукции. Рифтовые сообщества почти автономны и подчас весьма богаты и своеобразны по набору составляющих видов живых организмов и форм взаимоотношений. В частности, в рифтовых сообществах широко распространены симбиотрофные отношения: хемоавтотрофные бактерии поселяются в теле многоклеточных животных и снабжают их синтезированными на базе окисления сероводорода органическими веществами. Симбиотрофны, в частности, некоторые виды погонофор, олигохет и др.

Континентальные водоемы сохраняют наиболее принципиальные свойства водной среды, отличаясь от системы Мирового океана меньшими глубинами и большим диапазоном солености. По характеру подвижности водных масс различают водоемы стоячие и текучие. *Стоячие водоемы* (озера, пруды) подразделяются на *пресные* и *соленые*; при этом многие континентальные водоемы по солености превосходят океанические воды; соленость их может достигать порядка 300 %.

*Текучие водоемы* условно подразделяют по скорости течения; экологическая роль этого фактора может быть очень велика. Наконец, следует упомянуть очень многочисленные *временные водоемы*, весьма разнообразные как по величине, так и по временным срокам существования и периодичности заполнения. Подразделения эти условны, тем не менее они достаточно хорошо отражают основные группы (жизненные формы) обитателей внутренних водоемов.

Водная оболочка Земли как среда обитания обладает и многими другими свойствами, важными для ее обитателей. Вода отличается довольно низким содержанием растворенного в ней кислорода. Для крупных животных, размеры тела которых не позволяют осуществлять дыхание путем прямого проникновения кислорода через поверхность тела, это обстоятельство стало ведущим фактором эволюционного становления принципов дыхательной системы, работающей с высокой эффективностью.

Прозрачность воды определяет формирование специфической покровительственной окраски планктонных и nektonных организмов: прозрачность тела, почти полное отражение света или окраска по принципу скрадывающей противотени. Комплекс свойств водной среды определил многие черты биологии размножения растений и животных: пассивное рассеивание гамет, отсутствие опылителей, использование течений для расселения личинок и т. п. Вчетверое большая, чем в воздухе, скорость звука в водной среде определяет более

высокую частоту эхолокационных сигналов. Электропроводность открывает возможность эволюционного формирования электрических органов чувств, обороны и нападения, что невозможно для обитателей воздушной среды.

В целом фундаментальные особенности воды как среды обитания определили формирование принципиальных черт строения и функционирования организмов обитателей этой среды — гидробионтов, а разнообразие условий в пределах гидросферы — широкий диапазон жизненных форм растений и животных (рис. 1.2).

**Атмосфера.** Современная атмосфера Земли по химическому составу относится к азотно-кислородному типу (табл. 1.3) и этим качественно отличается от газовых оболочек всех известных ныне небесных тел, включая планеты Солнечной системы.

Т а б л и ц а 1.3. Газовый состав атмосферы Земли (по Г.В. Войткевич, 1983)

Компонент	Содержание, об. %	Общая масса, $10^{20}$ г
N <sub>2</sub>	78,0900	38,648
O <sub>2</sub>	20,9500	11,841
Ar	0,9300	0,655
CO <sub>2</sub>	0,0300	0,233
Ne	0,0018	0,000636
He	0,00052	0,000037
CH <sub>4</sub>	0,00015	0,000043

Своеобразие состава современной атмосферы Земли выражается в ничтожном содержании инертных газов (кроме аргона) и молекулярного водорода. Состав атмосферы сильно отличается от вулканических газов, за счет которых она возникла в далеком прошлом. Это свидетельствует о том, что в течение геологической истории Земли происходили мощные процессы, изменившие состав ее газовой оболочки. Эти процессы связывают с активностью живого населения биосферы. И в самом деле, расчеты показывают, что в добиологический период атмосфера Земли мало отличалась от близкой к ней по размерам и расстоянию от Солнца Венеры (табл. 1.4).

Т а б л и ц а 1.4. Сравнение газового состава атмосферы Земли и Венеры (по Г.В. Войткевич, 1983)

Компонент, %	Земля		Венера сейчас
	сейчас	первоначально	
N <sub>2</sub>	78	1,5	1,8
O <sub>2</sub>	21	Следы	Следы
Ar · 10 <sup>-6</sup>	9000	190	200
CO <sub>2</sub>	0,03	98	98

\* В условиях отсутствия фотосинтеза и карбонатов на Земле.

Свойства газовой оболочки Земли неодинаковы по вертикали. В частности, большое значение имеет высотное падение атмосферного

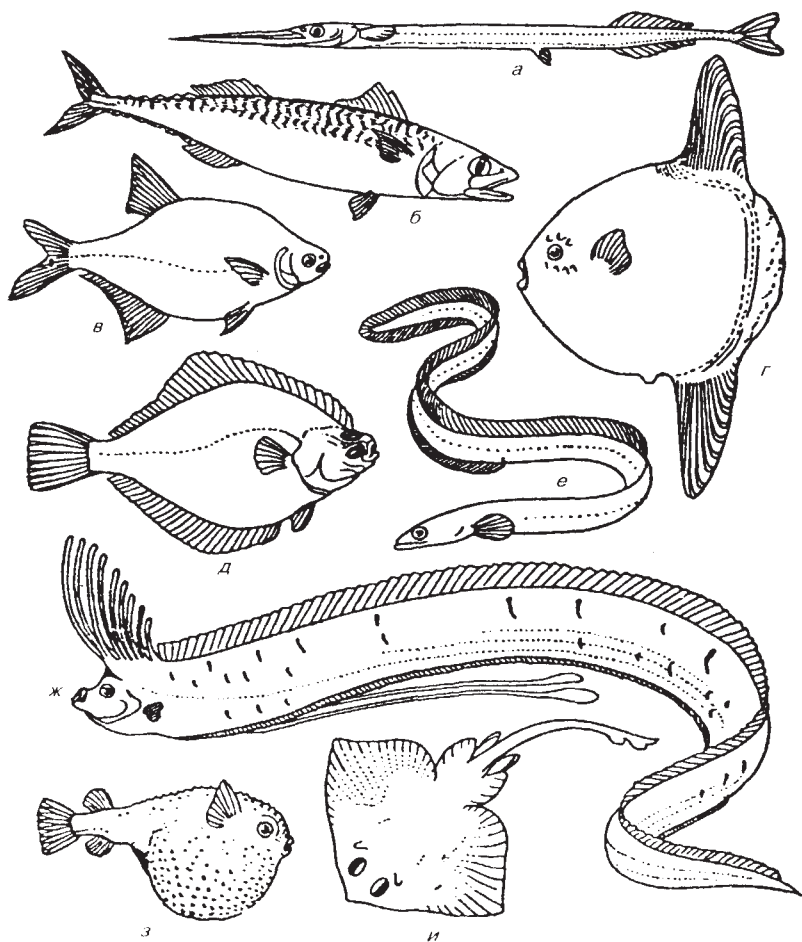


Рис. 1.2. Многообразие формы тела рыб (по Г.В. Никольскому, 1961):

*а* — сарган, *б* — скумбрия, *в* — лещ, *г* — луна-рыба, *д* — камбала, *е* — угорь, *ж* — «сельдяной король», *з* — кузовок, *и* — скат

давления: на высоте около 6200 м его величина уменьшается вдвое по сравнению с уровнем моря. Этот фактор важен для фотосинтеза в силу зависимости этой реакции от парциального давления  $\text{CO}_2$ , а также для аэробных организмов, поскольку процесс газообмена прямо зависит от величины парциального давления кислорода.

Не вполне одинаково и состояние газов на разных высотах. Условно атмосферу принято делить на *гомосферу* и *гетеросферу*. Граница между этими зонами лежит на высоте около 100 км. Гомосфера характеризу-

ется однородным и устойчивым газовым составом; именно к этой части атмосферы относится приводимое во всех руководствах «стандартное» соотношение газов (см. табл. 1.3 и 1.4). Выше этой границы характерен нарастающий уровень ионизации газов за счет *фотодиссоциации*. В составе атмосферы увеличивается содержание свободных атомов, возрастает летучесть, часть вещества теряется в окружающем космическом пространстве.

Процесс фотодиссоциации лежит и в основе возникновения озона из молекулярного кислорода. *Озоновый слой* располагается на высоте 10—100 км; максимальная концентрация озона регистрируется на высоте около 20 км. Озоновый экран имеет громадное значение для сохранения жизни на Земле: в слое озона поглощается большая часть идущего от Солнца ультрафиолетового излучения, причем в его коротковолновой части, наиболее губительной для живых организмов. До поверхности Земли доходит лишь мягкая часть потока ультрафиолетовых лучей с длиной волны около 300—400 нм, относительно безвредных, а по ряду параметров необходимых для нормального развития и функционирования живых организмов. На этом основании некоторые ученые проводят границу биосферы именно на высоте озонового слоя.

Воздух как среда жизни обладает определенными особенностями, направляющими общие пути эволюции обитателей этой среды. Так, *высокое содержание кислорода* (около 21 % в атмосферном воздухе, несколько меньше — в воздухе, заполняющем дыхательную систему животных) определяет возможность формирования высокого уровня энергетического метаболизма. Не случайно именно в этой среде возникли гомойотермные животные, отличающиеся высоким уровнем энергетики организма, большой степенью автономности от внешних воздействий и высокой биологической активностью в экосистемах. С другой стороны, атмосферный воздух отличается низкой и изменчивой влажностью. Это обстоятельство во многом лимитировало возможности освоения воздушной среды, а у обитателей ее направляло эволюцию фундаментальных свойств системы водно-солевого обмена и структуру органов дыхания.

Одной из важнейших особенностей атмосферы как арены жизни является *низкая плотность воздуха*. Говоря об обитателях воздушной среды, мы всегда имеем в виду *наземные* формы животных и растений: низкая плотность воздушной среды закрывает возможность существования организмов, полностью осуществляющих свои функции вне связи с субстратом. Благодаря этому жизнь в воздушной среде сосредоточена вблизи поверхности земли, проникая в толщу атмосферы на высоту не более 50—70 м (кроны деревьев тропических лесов). Вместе со складками земной коры живые организмы могут оказываться и на

больших высотах (до 5—6 км над уровнем моря<sup>1</sup>), но это не означает «отрыва» их от субстрата.

Высокогорье лимитирует те процессы, которые физиологически связаны с парциальным давлением атмосферных газов. Показано, например, что в Гималаях распространение зеленой растительности ограничено высотой 6200 м — пониженное парциальное давление CO<sub>2</sub> закрывает возможность дальнейшего продвижения растений-фотосинтетиков. Животные (насекомые, пауки) отмечены и выше — они питаются заносимой сюда пылью и другой органикой.

Временное пребывание живых организмов в толще атмосферы регулярно регистрируется на высотах примерно до 10—11 км. Птицы обычны на высотах до 1—3 км, но отмечены и более высокие залеты. «Рекордсменом», по-видимому, является белоголовый сип, столкнувшийся с самолетом на высоте 12,5 км. Летящие насекомые встречаются примерно до тех же высот, а заносимые восходящими воздушными течениями бактерии, споры, простейшие и некоторые другие мелкие организмы регистрировались на высоте 10—15 км и даже выше (описано нахождение бактерий на высоте 77 км, притом в жизнеспособном состоянии).

Если исключить единичные случаи «рекордных подъемов», верхней границей распространения жизни в атмосфере следует, видимо, считать высоты порядка 8—10 км; расположенная выше часть атмосферы относится уже к *парабиосфере* (Н.Б. Вассоевич, 1976).

Будучи сосредоточена в относительно тонком слое над поверхностью Земли, жизнь в атмосфере не отличается вертикальной структурированностью потоков вещества и энергии, формирующих биологический круговорот. Многообразие жизненных форм в наземной среде более определяется зональными климатическими и ландшафтными факторами.

Климатическая зональность привлекала внимание экологов уже давно. В конце XIX в. американский исследователь С.Н. Merriam (1890, 1898) сформулировал понятие о *зонах жизни* применительно к североамериканскому континенту. Фундаментальная разработка этой проблемы сделана В.В. Докучаевым (1892) и Л.С. Бергом (1913). Шарообразность Земли, ее вращение и движение вокруг солнца определяют сезонную и широтную динамику интенсивности поступления солнечной энергии на различные участки земной поверхности. На этих участках формируются сходные по условиям жизни географические пространства, в пределах которых особенности климата, рельефа, вод, почвенного и растительного покрова образуют целостный комплекс. Такие единые по физико-географическим условиям пространства обоз-

<sup>1</sup> Альпийская галка отмечена на горе Эверест на высоте 8,2 км. Лишайники, бактерии и некоторые насекомые регулярно отмечаются в субнивальном и нивальном поясах высокогорья.

начают как *ландшафтно-климатические зоны*. Крупнейшие из них — полярные пустыни, тундры, леса умеренного климата (хвойные, лиственные), степи, саванны, пустыни, тропические леса.

Комплекс физико-географических и климатических факторов формирует наиболее фундаментальные условия жизни в каждой из зон и выступает как мощный фактор эволюционного становления морфофизиологических адаптаций растений и животных к жизни в этих условиях.

Циклы биогенного круговорота в своей основе также определяются условиями ландшафтно-климатических зон, хотя в целом круговорот веществ в наземной биоте представляется единым процессом. В его основе в наземной среде ярко выражена ведущая роль зеленых растений. Прозрачность атмосферы определяет то обстоятельство, что до поверхности планеты доходит порядка 47 % падающего на внешнюю границу планеты потока солнечного света. Немногим менее половины его составляет фотосинтетически активная радиация (ФАР) с длиной волны 380—710 нм.

Именно эта часть светового потока составляет энергетическую основу *фотосинтеза* — процесса, в котором, с одной стороны, создается органическое вещество (главным образом, углеводы) из неорганических составляющих, а с другой — открывается возможность использования выделяемого кислорода для дыхания как самих растений, так и гетеротрофных аэробных организмов. На этом основывается сама возможность биологического круговорота веществ, которая реализуется через сложные и разнообразные трофические связи в органическом мире.

Характерно, что фотосинтезирующие растения, включаемые обычно в группу наземных организмов, лишь своими надземными частями относятся к этой среде. Корневая система их, обеспечивающая организм водой и минеральными веществами, расположена в почве. Таким образом, наземные растения представляют собой жизненную форму, как бы пограничную между обитателями атмосферы и литосферы.

**Литосфера** — это «каменная оболочка» Земли, верхняя часть земной коры. Рассматривая литосферу как часть биосферы, обычно в первую очередь имеют в виду ее поверхностную часть, измельченную в процессе физического, химического и биологического выветривания и содержащую помимо минерального также и органическое вещество. Эта часть литосферы представляет собой сложное биокосное тело, обладающее особыми свойствами и функциями и называемое *почвой*. Поэтому нередко вместо термина «литосфера» употребляется понятие *педосфера (эдафосфера)*, означающее почвенную оболочку земной коры<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Вне педосферы жизнь связана с литосферой лишь в виде накипных лишайников и бактериальных пленок на поверхности скал, да и в этих случаях, строго говоря, уже формируется слой первичной почвы.

Почва представляет собой довольно сложную полидисперсную трехфазную систему, включающую твердую (минеральные частицы), жидкую (почвенная влага) и газообразную фазы. Соотношение этих трех составляющих определяет основные физические свойства почвы как среды обитания живых организмов. Химические же свойства помимо минеральных почвенных элементов сильно зависят от органического вещества, также являющегося неотъемлемой составной частью почвы.

Состав и размеры *минеральных частиц* (твердая фаза) определяют механические свойства почвы. По размерам твердые частицы в почве подразделяются на крупные (более 30 мм в диаметре) обломки материнских пород, гальку и хрящ (диаметр 30—3), гравий (3—1), песок (1—0,25), пыль (0,25—0,01) и ил (частицы диаметром менее 0,01 мм). Соотношение этих категорий частиц формирует *механический* (гранулометрический) *состав почвы*. По этому признаку различают почвы песчаные (содержат более 90 % песка), супесчаные (90—80), легкие, средние и тяжелые суглинки (соответственно 80—70, 70—55 и 55—40) и глины — легкие (40—30), средние (30—20) и тяжелые (менее 20 % песка).<sup>1</sup>

Отдельные минеральные частицы в составе почвы обычно склеиваются друг с другом, образуя более или менее крупные агрегации, пространство между которыми заполнено воздухом (газообразная фаза) и водой (жидкая фаза). Соотношение разных по величине агрегаций минеральных частиц и соответственно размеры пространств между ними (степень пористости или скважинности почвы) определяют структуру почвы: глыбистая, комковатая, ореховатая, крупнозернистая, мелкозернистая, пылеватая и др. По степени пористости различают почвы тонкопористые (диаметр пор менее 1 мм), пористые (1—3), губчатые (3—5), ноздреватые (имеются поры диаметром 5—10), ячеистые (более 10 мм), трубчатые (поры или полости соединяются в каналы).

Механический состав и структура почв — ведущий фактор формирования их свойств как среды обитания живых организмов: аэрации почв, их влажности и влагоемкости, теплоемкости и термического режима, а также условий передвижения в почве животных, распределения корней древесных и травянистых растений и т. п. Некоторые животные и растения избирательно поселяются на определенных типах почв. Таковы, например, *псаммофильные* растения и животные, обитающие только на песчаных почвах, *петрофильные* — на каменистых и др.

Минеральные частицы занимают 40—70 % общего объема почвы. Оставшееся пространство, представляющее собой систему пор, полостей и каналов, занято воздухом и водой.

<sup>1</sup> Типы почв по механическому составу выделяют по степени трудности их обработки.

*Вода* (почвенная влага) может находиться в почве в трех состояниях: гравитационном, капиллярном и прочносвязанном (гигроскопическом). *Гравитационная* вода заполняет относительно крупные (не обладающие свойством капиллярности) поры и полости в почве; она доступна для растений. Проникая в почву с поверхности суши, главным образом в результате атмосферных осадков, эта часть жидкой фазы представляет собой довольно сложный раствор, обладающий различными свойствами в зависимости от состава растворенных веществ. Так, например, рН почвенного раствора может колебаться от 3—3,5 (сфагновые болота) до 10—11 (солонцы). От состава растворенных веществ зависит и роль почвенной влаги в водном режиме и питании растений.

Если грунтовые воды залегают относительно неглубоко, ближайшая к ним часть гравитационной влаги в силу подпора остается неподвижной (подпертая гравитационная влага). Не связанная с грунтовыми водами гравитационная влага находится в подвижном состоянии, перемещаясь под действием силы тяжести в вертикальном направлении.

Вода, заполняющая поры малого диаметра, оказывается под воздействием сил поверхностного натяжения капиллярного мениска и «подсасывается» вверх на расстояние, обратно пропорциональное диаметру капилляра. На этом механизме основано увлажнение почвы снизу (от горизонта подземных вод), а также потеря влаги почвой испарением ее с почвенной поверхности. Последний процесс при соответствующих условиях (в засушливое, жаркое время года, особенно в степных, полупустынных и пустынных регионах) приводит к поднятию солевого горизонта. Эту часть почвенной влаги называют *капиллярной*; она образует *влажный горизонт почвы*.

Молекула воды — диполь, поэтому в силу молекулярного притяжения молекулы легко образуют пленки вокруг мелких минеральных и коллоидных частиц в почве. Такая пленка толщиной 2—3 молекулы воды удерживается на поверхности частиц с большой силой, поэтому *гигроскопическая (прочносвязанная)* влага недоступна растениям. При засухе может возникать явление физиологической сухости почвы: влага в почве содержится, но только в гигроскопической, не извлекаемой растениями форме.

На фоне определенного типа структуры почвы различные формы влаги определяют конкретные водные свойства почвы: ее водоудерживающую способность, водопроницаемость и водоподъемные свойства. Испаряясь, почвенная влага определяет почти 100 %-ную влажность почвенного воздуха (кроме самых верхних горизонтов почвы).

*Воздух* заполняет поры и полости, свободные от воды. Воздух проникает в почву из атмосферы путем диффузии газов между атмосферой и поверхностными горизонтами почвы по градиенту давления; фактически газообмен идет непрерывно. Поэтому в целом состав

газообразной фазы почвы качественно близок к составу атмосферного воздуха, но отличается более широкими колебаниями соотношения различных газов (табл. 1.5). Объясняется это прежде всего тем, что кислород активно поглощается в почве в процессе дыхания живых организмов и разложения органических остатков, а  $\text{CO}_2$  активно продуцируется. В результате поверхностный слой почвы выделяет значительное количество  $\text{CO}_2$  в атмосферу, например в летний период до 3—10 л (6—20 г) на  $\text{cm}^2$  в сутки. Как следствие, возникает вертикальный градиент  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  в почвенном воздухе (табл. 1.6).

Таблица 1.5. Состав атмосферного и почвенного воздуха, %  
(по И.С. Кауричеву, 1975)

Газ	Атмосферный воздух	Почвенный воздух
$\text{N}_2$	78,08	78,08—80,24 ( $\text{N}_2 + \text{Ar}$ )
$\text{O}_2$	20,95	20,95—0,0
$\text{Ar}$	0,93	—
$\text{CO}_2$	0,03	0,03 — более 20
$\text{He}$ , $\text{Ne}$ , $\text{CH}_4$ , $\text{K}_2$ , $\text{N}_2\text{O}$ , $\text{O}_3$ , $\text{Xe}$ и др.	0,04	—

Таблица 1.6. Различия в содержании  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$  в почвенном воздухе на разных глубинах. Московская область, июль, % (по И.С. Кауричеву, 1975)

Глубина, см	Дерново-подзолистая почва		Дерново-глеевая почва	
	$\text{O}_2$	$\text{CO}_2$	$\text{O}_2$	$\text{CO}_2$
5	20,9	0,1	19,3	1,3
15	20,8	0,3	18,3	2,5
35	20,7	0,3	2,9	16,8
60	20,6	0,5	2,2	19,5
100	20,4	0,7		

*Органическое вещество* является обязательным компонентом почвы. Оно образуется в результате разложения мертвых организмов, входит в состав экскретов. Часть органического вещества формируется в самой почве, значительная часть его попадает в почву из наземных экосистем. В лесной подстилке, степном «войлоке» (почвенный горизонт  $\text{A}_0$ ) идет медленное разложение растительных и животных остатков. Образующиеся растворимые вещества и мелкие органические частицы попадают в почву (горизонт  $\text{A}$ ), где подвергаются интенсивным процессам разложения с участием беспозвоночных животных, грибов и бактерий. Горизонт  $\text{A}_1$  (перегнойно-аккумулятивный) богат органическими веществами, которые постоянно вымываются вертикальными потоками влаги, но столь же постоянно пополняются поступлением из наземной среды.

Состав органических веществ многообразен и включает компоненты, образующиеся на разных стадиях разложения сложных углеводов,

белков, жиров и других веществ. Почвенные органические вещества содержат, в частности, лигнин, клетчатку, терпены (эфирные масла), смолы, дубильные вещества и др. Часть молекул органических веществ (преимущественно ароматической природы) полимеризуется, что повышает их устойчивость к воздействию микроорганизмов-разрушителей. Так образуется гумус. Он формируется в горизонте  $A_1$  (поэтому этот горизонт еще называют гумусовым), накапливается в почве и долго в ней сохраняется. Разложение его идет очень медленно с участием специфической почвенной микрофлоры. Определенную роль в создании гумуса играет и почвенная фауна. Так, черви *Nicodrilus caliginosus* обогащают почву аминокислотами, которые вовлекаются в образование гумуса. При высокой численности в богатых почвах они на порядок увеличивают величину потока азота в цепях редукции органических веществ (Б.Р. Стриганова, 1989).

Входящие в состав гумуса фульвокислоты активно разлагают минеральные вещества, способствуя процессу почвообразования. Гуминовые кислоты участвуют в создании пористой структуры почвы, что улучшает водные и воздушные ее свойства и режим питания растений.

Богатство органических веществ и высокое содержание кислорода в подстилке и верхнем ( $A_1$ ) горизонте почвы приводят к обилию жизни в этих слоях, в том числе здесь формируется богатый комплекс животных. Этот комплекс включает сапрофагов, первичных и вторичных редуцентов, активно участвующих в процессах разложения органических остатков и в образовании гумуса. Вертикальные потоки влаги определяют вымывание органических веществ, поэтому нижняя часть горизонта А ( $A_2$  — элювиальный) представляет собой горизонт вымывания, обедненный органическим веществом. Вымываемые вещества переносятся в иллювиальный горизонт (горизонт В), под которым лежит уже материнская порода (горизонт С). На стыке горизонтов В и С направление движения влаги сменяется на горизонтальное. При этом часть веществ выносятся далее с почвенным стоком и попадает в текучие водоемы, а часть накапливается в горизонте В, где сообщества животных обеднены в силу малого содержания кислорода.

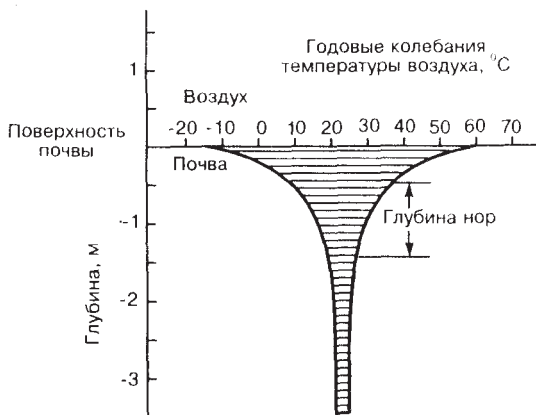


Рис. 1.3. Амплитуда годовых колебаний температуры в почве (по К. Шмидт-Нильсену, 1972)

Таким образом, в почве, как и в гидросфере, имеет место вертикальная структурированность трофических процессов, связанных с биологическим круговоротом веществ.

Вертикальный градиент характерен также для ряда других параметров, определяющих условия жизни почвенных организмов: свет, влажность, состав газовой среды, температура (рис. 1.3) и др. В целом почва в некотором отдалении от поверхности отличается довольно устойчивыми условиями жизни.

Как среда жизни почва занимает как бы промежуточное положение между атмосферой и гидросферой: она обладает структурированностью, здесь возможно обитание организмов, дышащих как по водному, так и по воздушному типу, имеет место вертикальный градиент проникновения света, еще более резкий, чем в гидросфере. Все это определяет распространение жизни в почве: если микроорганизмы встречаются по всей ее толщине (обычно несколько метров), то растения связаны лишь с наружными горизонтами (и то в основном только корневой системой, распространенной у некоторых деревьев до 8—10 м). Беспозвоночные животные обитают главным образом в верхних горизонтах почвы. Норы и ходы грызунов, некоторых насекомых и червей проникают в почву на глубину обычно не более 5—7 м. Этим практически ограничивается распространение жизни в каменной оболочке Земли — литосфере. Нахождение рыб в подземных водоемах, расположенных на глубине около 100 м, а также бактерий в водах, сопровождающих залежи нефти на глубине до 3 км, лишь формально «отодвигает» границу распространения жизни в литосфере, так как в обоих случаях речь идет о своеобразных участках гидросферы.

## 1.2. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ В БИОСФЕРЕ

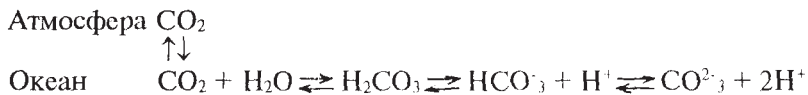
Три составные части биосферы — гидросфера, атмосфера и литосфера — тесно связаны друг с другом, составляя вместе единую функциональную систему. Так, почва многими своими функциями объединена с гидросферой и атмосферой. С гидросферой ее связывает постоянный вынос почвенных вод в водоемы разных типов. При этом именно на уровне почвы поверхностные воды трансформируются в грунтовые, которые участвуют в формировании речного стока. Переносимые с водой почвенные соединения участвуют в формировании биопродуктивности водоемов. Сорбционные свойства почвы образуют как бы «барьер», защищающий водоемы от загрязнений.

Поглощая и отражая солнечную радиацию, почва выступает как мощный фактор энергетического баланса биосферы и связывается с атмосферными процессами. В частности, почвенные процессы участвуют в регулировании влагооборота атмосферы и ее газового режима. Установлено, что в северном полушарии (наблюдения в США) максимум содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере наблюдается в мае, затем снижается за счет поглощения  $\text{CO}_2$  при фотосинтезе и вновь возрастает зимой за

счет дыхания почвы, а в высоких широтах — в результате атмосферного переноса из тропиков (I. Fung et al., 1987).

С литосферой почва связана наиболее прямым путем: она возникла из верхних слоев литосферы и своей жизнедеятельностью способствует дальнейшему геохимическому преобразованию этих слоев. В то же время почва служит источником вещества для образования минералов, горных пород, полезных ископаемых и способствует переносу аккумулярованной солнечной энергии в глубокие части литосферы. Все эти процессы можно рассматривать как глобальные функции почвы (педосферы), имеющие общебиосферное значение (Г.В. Добровольский, Е.Д. Никитин, 1990). В наиболее общей форме на базе этих функций значение почвы в биосфере можно определить как связующее звено биологического и геологического круговоротов.

Функциональная взаимосвязь составных частей биосферы включает и взаимодействия процессов, происходящих в атмосфере и гидросфере. Это прежде всего *круговорот воды*: пополнение гидросферы за счет атмосферных осадков и возврат воды в атмосферу путем испарения с поверхности океана и других водосмов. Во-вторых, это *энергетические связи* как прямые — через тепловое излучение, так и опосредованные — через процессы фотосинтеза. Наконец, имеют место и *химические связи*: растворение в водах  $O_2$  и  $CO_2$ . Последний процесс поддерживает систему динамического равновесия в водной среде по принципу:



Эта система имеет решающее значение в формировании условий жизни гидробионтов.

В целом функциональная взаимосвязь составных частей биосферы превращает ее в генеральную саморегулирующуюся экосистему, обеспечивающую устойчивый глобальный круговорот веществ. Особое положение в этой планетарной функции имеют многочисленные и разнообразные живые организмы, сумму которых акад. В.И. Вернадский называл *живым веществом*. Масса живого вещества в биосфере, по некоторым подсчетам, составляет около 2400 млрд. т., что соответствует всего лишь примерно 1/2100 массы атмосферы Земли. Общая толщина биосферы — порядка 1/320 радиуса Земли (1/325 с учетом атмосферы) — характеризует ее как тонкую пленку на поверхности планеты. Тем не менее именно биосфера превращает ее в уникальное по своим свойствам небесное тело.

Это объясняется высокой химической активностью живого вещества. Химические (биохимические) реакции, протекающие в живых организмах, осуществляются с участием мощных биологических катализаторов — ферментов — и по скорости в тысячи раз превосходят

реакции в неорганическом мире. Кроме того, участие ферментов сдвигает температурные и иные условия реакций. Жиры и углеводы, например, окисляются в организмах при температуре порядка 37°C и даже ниже, тогда как в абиотических условиях те же реакции требуют высокой (порядка 400—500°C) температуры. Промышленный синтез аммиака из молекулярного азота происходит при температуре 500°C и давлении 300—350 атм; микроорганизмы реализуют эту реакцию при нормальных температуре и давлении. На ферментативных реакциях в живых организмах базируется глобальный биологический круговорот, о масштабах которого можно судить по темпам оборота O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> в процессе фотосинтеза (табл. 1.7).

Таблица 1.7. Продуктивность фотосинтеза в биосфере · 10<sup>9</sup> т/год  
(по С.В. Войткевич, 1983)

Биоциклы	Используется, поглощается		Создается, выделяется	
	CO <sub>2</sub>	H <sub>2</sub> O	C <sub>n</sub> H <sub>2n</sub> O <sub>n</sub>	O <sub>2</sub>
Суша	253	103,5	172,5	184
Океан	88	36	60	64
Всего	341	139,5	232,5	248

Высокая химическая активность живого вещества способствует также постоянному вовлечению в круговорот элементов, активно извлекаемых из горных пород. Подсчитано, что с 1 га африканских саванн только слоновая трава ежегодно извлекает 250 кг кремнезема; в джунглях за этот же срок растения вовлекают в круговорот 8 т кремнезема. В лабораторных опытах плесневый грибок за неделю высвободил из базальта 3 % содержащегося в нем кремния, 11% алюминия, 59% магния и 64 % железа. В биогенном разложении горных пород участвуют различные группы организмов от прокариот до высших растений.

При таких масштабах оборота веществ биологически значимые химические элементы постоянно проходят через глобальный круговорот с участием живых организмов. По некоторым подсчетам, если принять, что биосфера существует не менее 3—4 млрд. лет, то вся вода Мирового океана прошла через биологический цикл не менее 300 раз, а свободный кислород атмосферы — не менее 1 млн. раз.

На высокой активности живого вещества основываются и регуляторные процессы в биосфере. Так, продукция кислорода поддерживает озоновый экран и, как следствие, относительное постоянство потока лучистой энергии, достигающего поверхности планеты. Постоянство минерального состава океанических вод поддерживается деятельностью организмов, активно извлекающих отдельные элементы, что уравнивает их приток с поступающим в океан речным стоком. Подобная регуляция осуществляется и во многих других процессах.

Высокая способность биосферы как целостной системы к саморегуляции лежит в основе гипотезы «Геи», согласно которой живой мир

Земли рассматривают как единый сверхорганизм (J. Lovelock, 1986), неразрывно связанный с неживым окружением и постоянно поддерживающий выгодные условия собственного существования. Такая позиция упрощает представление о сложных связях в биосфере. Несомненно, однако, что деятельность живых организмов оказывает мощное обратное влияние на биосферу, изменяя состав и свойства основных сред жизни.

## Глава 2

### СИСТЕМНОСТЬ ЖИЗНИ

Живое вещество — совокупность всех форм жизни в биосфере. Результаты интегрированной активности различных живых организмов проявляются не только в виде их приспособленности к обитанию в условиях определенной среды, но и в обратном воздействии на среду, изменяющем ее ведущие характеристики. В основе этого лежит процесс обмена веществ как специфическое свойство жизни.

#### 2.1. СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

Современные свойства составных частей биосферы как сред жизни в сильной степени определены влиянием совокупной жизнедеятельности обитающих в них организмов. Накапливаясь на протяжении геологической истории нашей планеты, это влияние коренным образом изменило исходные химические и физические свойства среды в сторону, благоприятную для устойчивого существования жизни.

Уже говорилось, что происхождение и свойства почвы целиком обусловлены деятельностью живых организмов. Только они производят и разлагают органическое вещество, без которого как угодно измельченные горные породы не обладают специфическими свойствами почвы, в том числе плодородием. Деятельность микроорганизмов, растений и животных формирует структуру почв, их химизм, способствует процессу дальнейшего почвообразования.

В *водной среде* ярко выражено влияние живых организмов на химический состав воды. Различные группы организмов постоянно выводят в водную среду продукты метаболизма, в том числе ионы солей, органические кислоты, азотистые вещества, сероводород и др. Растения — обитатели эуфотической зоны — выделяют кислород, который частично остается в растворенном состоянии. Животные-фильтраторы, масса которых очень велика, непрерывно пропускают через свои организмы огромные количества воды, изымая из нее взвешенные органические частицы и растворенные соли. Подсчитано, что фильтраторы Большого Барьерного рифа (Австралия) в течение 5 лет профильтровывают весь объем Тихого океана. Масштабы водообмена, создаваемого фильтраторами, нередко превосходят естественные гидрологические процессы. Так, коэффициент водообмена Днепровско-

Бугского лимана — 1,8, а населяющие его моллюски в течение теплого сезона профильтровывают воду лимана 5 раз! На примере мидиевых отмелей Белого моря показано, что фильтрационная деятельность этих моллюсков активно регулирует коллоидный состав прибрежных вод и осадконакопление в пределах материковой отмели, а также в значительной степени определяет циркуляцию вод в прибрежной зоне (К.А. Воскресенский, 1948).

Характерная для многих гидробионтов избирательность извлечения определенных веществ из среды, а также способность накапливать их в организме ведут не только к изменению химизма среды, но и к формированию специфических особенностей рельефа и свойств морского дна (например, образование коралловых рифов, атоллов, органических илов и др.). Рельеф дна формируется и под воздействием крупных животных: показано, например, что в северо-восточной части Берингова моря тихоокеанские моржи и серые киты, питаясь бентосом, создают на дне ямы и желоба в таком количестве и таких размеров, что по своему влиянию на рельеф они могут быть сравнены с геологическими процессами. Подсчитано, что, питаясь на глубине 30—50 м, серые киты «перерабатывают» до 5,6 % площади района нагула (С. Nelson, К. Johnson, 1987).

Многим животным свойственно накопление определенных солей, которые аккумулируются в составе скелетных образований (Ca, Si, Mg, P и др.). Отмирая, эти организмы образуют мощные отложения известняков, доломитов, кремнезема и др., формируя таким образом геологическую структуру морского дна. Возникновение органических донных осадков выводит результаты деятельности жизни за пределы функционирующих экосистем: фактически напластования осадочных пород относятся уже к литосфере и не включаются в постоянный биологический круговорот, но своим происхождением полностью с ним связаны. В результате если жизнь в активной форме проникает в литосферу относительно неглубоко, то порожденные ею слои осадочных пород имеют мощность порядка нескольких десятков километров (В.И. Вернадский, 1965). Эту часть литосферы некоторые ученые называют *метабиосферой* (Н.Б. Вассоевич, 1976). Она создана биосферой и непосредственно к ней примыкает, подобно тому как парабиосфера продолжает биосферу в газовой оболочке Земли.

Отложения органических пород не только формировали рельеф дна и химизм воды. Оказываясь в ходе геологических процессов на суше, они составили геологическую основу многих ее областей, участвовали в становлении рельефа континентов и в образовании различных типов почв. Более того, вторичная метаморфизация осадочных пород при высоких температуре и давлении может образовывать кристаллические породы, которые обычно не рассматривают как органические. Таким образом, результаты жизнедеятельности водных организмов мы видим и в современных свойствах наземной среды.

Современный газовый состав *атмосферы* практически целиком определяется деятельностью живых организмов, главным образом через фотосинтез и дыхание. История формирования современной атмосферы достаточно сложна. Свободный молекулярный кислород выделялся и в добиологический период истории Земли. Его источником был процесс фотодиссоциации паров воды. Но накопления кислорода в атмосфере в это время не происходило; он немедленно вступал в соединение с оксидом углерода вулканических газов и с другими веществами, а частично создавал в верхних частях атмосферы озоновый слой, который препятствовал дальнейшему нарастанию фотолиза паров.

Не исключено, что и с появлением первых фотосинтезирующих организмов (по-видимому сходных с современными цианобактериями), обитавших в водоемах докембрийского периода, сохранялся тот же механизм регуляции содержания кислорода в атмосфере, а полученный в результате фотосинтеза кислород полностью растворялся в воде. Во всяком случае, в период до начала палеозоя накопление кислорода в атмосфере шло медленно и не превышало 10 % современного уровня. Только с появлением наземной растительности начинается заметное повышение уровня кислорода в атмосфере; одновременно слой озона и накопление в верхних частях атмосферы  $\text{CO}_2$  и паров воды постепенно экранировали коротковолновую часть солнечного излучения и устранили возможность дальнейшего образования кислорода путем фотолиза воды.

Диоксид углерода ( $\text{CO}_2$ ) на ранних этапах развития Земли имел исключительно вулканическое происхождение, и содержание его в атмосфере было выше современного. В настоящее время большая часть  $\text{CO}_2$  атмосферы имеет биологическое происхождение: он выделяется главным образом в процессе дыхания живых организмов. Показано, например, что на 1 га пшеничного поля в сутки продуцируется 135 кг  $\text{CO}_2$ , в том числе 75 кг микроорганизмами и 60 кг корнями пшеницы. Вулканический  $\text{CO}_2$  составляет лишь сотые доли процента; однако постоянное поступление в атмосферу абиогенного диоксида углерода некоторые ученые считают необходимым в качестве «компенсации» высокого уровня потребления его в биологических процессах.

В целом же современное соотношение кислорода и диоксида углерода в атмосфере практически целиком зависит от сбалансированной функции живого населения биосферы. В.И. Вернадский (1967) считал, что то же относится и к свободному азоту атмосферы, который также интенсивно вовлекается в биогенный круговорот. «Будет правильным заключить... — писал он, — что газовая оболочка... есть создание жизни».

Современные свойства газовой оболочки имеют существенное значение в тепловом балансе Земли. Большая часть солнечной энергии достигает поверхности Земли в видимой части спектра. Земля отражает полученную энергию, но (как более холодное тело) главным образом

в инфракрасной (длинноволновой) части спектра. Инфракрасное излучение Земли экранируется парами воды,  $\text{CO}_2$  и озоном. Это предохраняет поверхность Земли от чрезмерной потери тепла излучением и способствует повышению температуры на поверхности планеты. Подсчитано, что без этого «парникового эффекта» температура в околоземном слое была бы примерно на  $40^\circ\text{C}$  ниже, чем регистрируемая сейчас. Естественно, такая температурная ситуация не способствовала бы развитию жизни — по крайней мере в тех формах, в каких она известна на Земле.

Происходящее в наши дни постепенное увеличение  $\text{CO}_2$  в атмосфере, связанное с промышленными выбросами, может быть причиной нарастания «парникового эффекта» и потепления климата. В то же время наблюдающееся сейчас частичное разрушение озонового экрана может в известной мере скомпенсировать этот эффект за счет увеличения потерь тепла с поверхности Земли. Одновременно увеличится поток коротковолнового ультрафиолетового излучения, что опасно для многих живых организмов. Как видим, антропогенное «вмешательство» в структуру атмосферы чревато непредсказуемыми и нежелательными последствиями.

На уровне конкретных экосистем формируются важные детали климата. Известна роль растительности в создании режима температуры и влажности. Транспирация помимо этого прямо связана с образованием осадков: подсчитано, что в Германии количество осадков увеличивается за счет транспирации на 6 %, а в Конго — даже на 30 %. Растительность влияет также на ветровой режим, условия залегания снежного покрова и другие важные климатические параметры. В общем, на фоне фундаментальных географических особенностей климата, определяемых астрономическими факторами, рельеф и тип растительности образуют особенности мезо- и микроклимата, имеющие большое значение в формировании сложных многовидовых сообществ живых организмов. В континентальных водоемах аналогичный эффект достигается влиянием растительности на скорость течения, температурный режим и химизм водоема.

Таким образом, совокупная деятельность всех форм жизни активно преобразует свойства основных сред жизни, соответствующих газовой, каменной и жидкой геологическим оболочкам земного шара. Равным образом и общие свойства биосферы в целом оказываются в значительной степени созданными живым веществом и благоприятствующими его развитию и функционированию. По меткому выражению В.И. Вернадского «живое вещество само создает себе область жизни».

Высокая химическая активность живых организмов придает процессу средообразования темпы, не сравнимые с процессами, происходящими в неживой природе. Известно, что геологические преобразования Земли заняли миллиарды лет. Биогеохимические циклы укладываются в тысячи лет и даже меньше. За время существования

жизни элементы, вовлеченные в биологический круговорот, проходили через экосистемы многократно. Подсчитано, что обновление живого вещества в биосфере происходит всего за 8 лет. Это средняя цифра; на суше этот процесс идет медленнее: вся фитомасса обновляется за 14 лет. Зато в океане вся биомасса проходит круговорот всего за 33 дня, а фитомасса — даже за 1 сутки! Быстрыми темпами происходит и вовлечение в биологический круговорот неорганических веществ: вся вода гидросферы полностью обновляется за 2800 лет, весь кислород атмосферы — за несколько тысяч лет, а атмосферный диоксид углерода — за 300 лет.

## 2.2. БИОСФЕРА КАК ЦЕЛОСТНАЯ СИСТЕМА

Несмотря на специфичность и самостоятельность отдельных оболочек Земли как составляющих биосферы, суммарная деятельность населяющих эти оболочки живых организмов интегрируется на уровне биосферы как целостной функциональной системы. Выше уже показана связь гидросферы, атмосферы и почвы. На границах сред жизни регистрируются интенсивные процессы обмена органическим веществом, водой, минеральными солями и т. д. Природные границы можно рассматривать как биологически активные зоны: здесь часто обитает больше видов, через эти границы трансформируются большие потоки энергии. Важную роль в обмене веществ между атмосферой, почвой и гидросферой играет речной сток. Прибрежные мелководья морей получают огромное количество органических веществ от обитающих на суше или скапливающихся на пролете птиц. В устьях рек и в регионах мангровых зарослей обитает почти 2/3 видов промысловых рыб.

Формы функциональных связей наземного и водного *биоциклов*<sup>1</sup> весьма многообразны; по существу, лишь на уровне биосферы в целом можно судить о сложной системе обмена веществ и потоков энергии между неживой и живой материей. Биосфера как функциональная экосистема планетарного масштаба в значительной степени есть результат этих процессов.

Важная функция биосферы — устойчивое поддержание жизни — основывается на непрерывном круговороте веществ, связанном с направленными потоками энергии. Хотя биологический круговорот может быть осуществлен не только на уровне биоциклов, но и конкретных экосистем, в реальных условиях обособленных круговоротов нет: на уровне биосферы эти процессы объединяются в единую систему глобальной функции живого вещества. В этой системе не только полностью завершаются отдельные биогенные циклы, но и реализуется

<sup>1</sup> Биоциклы — наиболее крупные подразделения биосферы: морские водоемы, пресные воды и суша. Биоциклы разделяются на *биоохоры*, которые на суше примерно соответствуют ландшафтно-климатическим зонам.

тесная взаимосвязь с абиотическими процессами формирования и переформирования горных пород, становления и поддержания специфических свойств гидросферы и атмосферы, образования почв и поддержания их плодородия и т. п. В этом едином цикле функции живого вещества существенно шире, нежели осуществление круговорота отдельных элементов.

Живые организмы и надорганизменные системы активно участвуют в формировании особенностей климата, типов почв, вариантов ландшафта, характера циркуляции вод и во многих других процессах, на первый взгляд не относящихся к категории биогенных. В конечном итоге многообразные формы жизни в их глобальной взаимосвязи определяют уникальные свойства биосферы как самоподдерживающейся системы, гомеостаз которой запрограммирован на всех уровнях организации живой материи. Теснейшая функциональная связь биологических систем разных уровней превращает дискретные формы жизни в интегрированную глобальную систему — *биосферу* (И.А. Шилов, 1988; В.Е. Соколов, И.А. Шилов, 1989).

Биосфера, по В.И. Вернадскому, как целостная система обладает определенной организованностью, механизмами самоподдержания (гомеостазирования). Это выражается в регуляции постоянства газового состава атмосферы (а через озоновый экран — и физических условий на поверхности Земли), устойчивого состава и концентрации солей Мирового океана, несмотря на постоянный приток их с суши и т. д.

Основа таких механизмов заложена в процессах биологической природы: фотосинтез, дыхание, регуляция водного и солевого обмена организмов и др. «Живое вещество, — писал В.И. Вернадский в «Очерках геохимии», — ... становится регулятором действенной энергии биосферы... Весь поверхностный слой планеты становится таким образом через посредство живого вещества полем проявления кинетической и химической энергии». В обобщающем виде В.И. Вернадский говорил о биосфере, как «...сложном, но вполне упорядоченном механизме».

В современном выражении это можно трактовать как представление о гомеостатических реакциях на уровне биосферы. Прав А.В. Лапо (1987), выражая идеи В.И. Вернадского следующим образом: «На языке современной науки биосферу называют саморегулируемой кибернетической системой, обладающей свойством гомеостаза».

Механизмы гомеостазирования остались вне интересов В.И. Вернадского. В своей геохимической концепции для него было важно отметить роль совокупности живых организмов как целого (отсюда термин «живое вещество»), преобразования их химического состава и связанные с этим перемещения молекул в глобальном круговороте, затрат энергии на жизненные процессы и т. д. Однако, когда речь идет о механизмах биологической регуляции в биосфере, обобщенное понятие живого вещества становится уже недостаточным. Регуляторная

функция чувствительна к конкретным формам живых организмов и механизмов их взаимодействия. При решающей роли биологических процессов в биосфере и механизмы поддержания целостности ее представляют собой явление, в первую очередь биологическое. В наиболее общей форме можно считать, что эти механизмы основываются на таких фундаментальных свойствах жизни, как ее разнокачественность (разнообразие) и системность. Именно на этих свойствах основывается и глобальная функция жизни в биосфере — поддержание биогенного круговорота веществ.

**Разнокачественность форм жизни и биогенный круговорот.** Специфическое свойство жизни — *обмен веществ со средой*. Любой организм должен получать из внешней среды определенные вещества как источники энергии и материал для построения собственного тела. Продукты метаболизма, уже непригодные для дальнейшего использования, выводятся наружу. Таким образом, каждый организм или множество одинаковых организмов (популяция, вид) в процессе своей жизнедеятельности *ухудшают* условия своего обитания. Возможность обратного процесса — поддержания жизненных условий или даже их улучшения, — о чем говорилось выше, определяется тем, что биосферу населяют *разные* организмы (виды) с разным типом обмена веществ.

*Физиологическая разнокачественность* живых организмов представляет собой фундаментальное условие устойчивого существования жизни как планетарного явления. Теоретически можно представить возникновение жизни в одной форме, но в этом случае запрограммирована конечность жизни как явления: видоспецифичность обмена веществ неизбежно ведет к исчерпанию ресурсов и «загрязнению» среды продуктами жизнедеятельности, которые невозможно использовать вторично.

Устойчивое существование жизни возможно лишь при многообразии, разнокачественности ее форм, специфика обмена которых обеспечивает последовательное использование выделяемых в среду продуктов метаболизма, формирующее генеральный биогенный круговорот веществ. Это отмечал еще В.И. Вернадский: «Геохимика может заинтересовать только проблема создания комплекса жизни в биосфере, т. е. создание биосферы» (В.И. Вернадский, 1967).

В простейшем виде такой комплементарный набор качественных форм жизни представлен *продуцентами, консументами и редуцентами*, совместная деятельность которых обеспечивает извлечение определенных веществ из внешней среды, их трансформацию на разных уровнях трофических цепей и минерализацию органического вещества до составляющих, доступных для очередного включения в круговорот<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Основные элементы, мигрирующие по цепям биологического круговорота, — углерод, водород, кислород, азот, калий, кальций, кремний, фосфор и др.

**Продуценты**<sup>1</sup> — это живые организмы, которые способны синтезировать органическое вещество из неорганических составляющих с использованием внешних источников энергии. (Отметим, что получение энергии извне — общее условие жизнедеятельности всех организмов; по энергии все биологические системы — открытые) Их называют также *автотрофами*, поскольку они сами снабжают себя органическим веществом. В природных сообществах продуценты выполняют функцию производителей органического вещества, накапливаемого в тканях этих организмов. Органическое вещество служит и источником энергии для процессов жизнедеятельности; внешняя энергия используется лишь для первичного синтеза.

Все продуценты по характеру источника энергии для синтеза органических веществ подразделяются на *фотоавтотрофов* и *хемоавтотрофов*. Первые используют для синтеза энергию солнечного излучения в части спектра с длиной волны 380—710 нм. Это главным образом зеленые (хлорофиллоносные) растения, но к фотосинтезу способны и представители некоторых других царств органического мира. Среди них особое значение имеют цианобактерии (синезеленые «водоросли»), которые, по-видимому, были первыми фотосинтетиками в эволюции жизни на Земле. Способны к фотосинтезу также многие бактерии, которые, правда, используют особый пигмент — бактериохлорин — и не выделяют при фотосинтезе кислород. Основные исходные вещества, используемые для фотосинтеза, — диоксид углерода и вода (основа для синтеза углеводов), а также азот, фосфор, калий и другие элементы минерального питания.

Создавая органические вещества на основе фотосинтеза, фотоавтотрофы, таким образом, связывают использованную солнечную энергию, как бы запасая ее. Последующее разрушение химических связей ведет к высвобождению такой «запасенной» энергии. Это относится не только к использованию органического топлива; «запасенная» в тканях растений энергия передается в виде пищи по трофическим цепям и служит основой потоков энергии, сопровождающих биогенный круговорот веществ.

Хемоавтотрофы в процессах синтеза органического вещества используют энергию химических связей. К этой группе относятся только прокариоты: бактерии, архебактерии и отчасти синезеленые. Химическая энергия высвобождается в процессах окисления минеральных веществ. Экзотермические окислительные процессы используются нитрифицирующими бактериями (окисляют аммиак до нитритов, а затем до нитратов), железобактериями (окисление закисного железа до окисного), серобактериями (сероводород до сульфатов). Как субстрат для окисления используется также метан, СО и некоторые другие вещества.

---

<sup>1</sup> От лат. *producentis* — производящий.

При всем многообразии конкретных форм продуцентов-автотрофов их общая биосферная функция одинакова и заключается в вовлечении элементов неживой природы в состав тканей организмов и таким образом в общий биологический круговорот. Суммарная масса автотрофов-продуцентов составляет более 95 % массы всех живых организмов в биосфере.

**Консументы.** Живые существа, не способные строить свое тело на базе использования неорганических веществ, требующие поступления органического вещества извне, в составе пищи, относятся к группе *гетеротрофных* организмов, живущих за счет продуктов, синтезированных фото- или хемосинтетиками. Пища, извлекаемая тем или иным способом из внешней среды, используется гетеротрофами на построение собственного тела и как источник энергии для различных форм жизнедеятельности. Таким образом, гетеротрофы используют энергию, запасенную автотрофами в виде химических связей синтезированных ими органических веществ. В потоке веществ по ходу круговорота они занимают уровень потребителей<sup>1</sup>, облигатно связанных с автотрофными организмами (консументы I порядка) или с другими гетеротрофами, которыми они питаются (консументы II порядка; рис. 2.1).

К консументам относится огромное количество живых организмов из разных таксонов. Их нет лишь среди цианобактерий и водорослей. Из высших растений к консументам относятся бесхлорофильные формы, паразитирующие на других растениях; частично положение консументов занимают и растения со смешанным питанием (например, насекомоядные типа росянки). Все животные — консументы, и их роль в поддержании устойчивого биогенного круговорота очень велика.

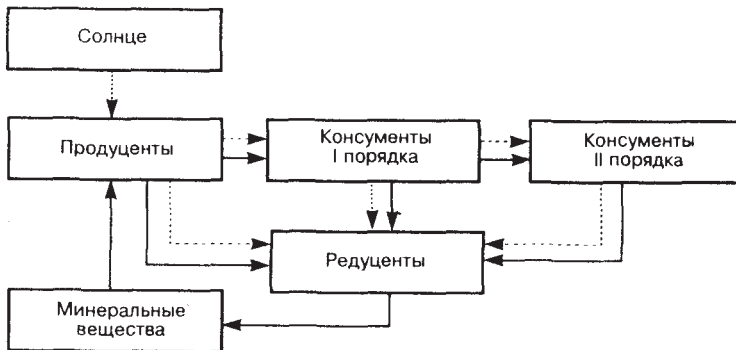


Рис. 2.1. Упрощенная схема переноса вещества (сплошная линия) и энергии (пунктирная линия) в процессе биологического круговорота (по В.Е. Соколову, И.А. Шилову, 1989)

<sup>1</sup> Консумент и означает потребитель (от лат. *consumo* — потреблять, съедать).

Общее значение консументов в круговороте веществ своеобразно и неоднозначно. Они не обязательны в прямом процессе круговорота: искусственные замкнутые модельные системы, составленные из зеленых растений и почвенных микроорганизмов, при наличии влаги и минеральных солей могут существовать неопределенно долгое время за счет фотосинтеза, деструкции растительных остатков и вовлечения высвобожденных элементов в новый круговорот. Но это возможно лишь в стабильных лабораторных условиях. В природной обстановке возрастает вероятность гибели таких простых систем от многих причин. «Гарантами» устойчивости круговорота и оказываются в первую очередь консументы.

В процессе собственного метаболизма гетеротрофы разлагают полученные в составе пищи органические вещества и на этой основе строят вещества собственного тела. Трансформация первично продуцированных автотрофами веществ в организмах консументов ведет к увеличению разнообразия живого вещества. Разнообразие же — необходимое условие устойчивости любой кибернетической системы на фоне внешних и внутренних возмущений (принцип Эшби). Живые системы — от организма до биосферы в целом — функционируют по кибернетическому принципу обратных связей. В дальнейшем тексте мы не раз встретимся с важностью различных форм биологического разнообразия (биологической разнокачественности) для устойчивого функционирования экосистем<sup>1</sup>.

Животные, составляющие основную часть организмов-консументов, отличаются подвижностью, способностью к активному перемещению в пространстве. Этим они эффективно участвуют в миграции живого вещества, дисперсии его по поверхности планеты, что, с одной стороны, стимулирует пространственное расселение жизни, а с другой — служит своеобразным «гарантийным механизмом» на случай уничтожения жизни в каком-либо месте в силу тех или иных причин.

Примером такой «пространственной гарантии» может служить широко известная катастрофа на о. Кракатау: в результате извержения вулкана в 1883 г. жизнь на острове была полностью уничтожена, но в течение всего 50 лет восстановилась — было зарегистрировано порядка 1200 видов. Заселение шло главным образом за счет не затронутых извержением Явы, Суматры и соседних островов, откуда разными путями растения и животные вновь заселили покрытый пеплом и застывшими потоками лавы остров. При этом первыми (уже через 3 года) на вулканическом туфе и пепле появились пленки цианобактерий. Процесс становления устойчивых сообществ на острове продолжается; лесные ценозы еще находятся на ранних стадиях сукцессии и сильно упрощены по структуре.

<sup>1</sup> Заметим, что и разделение живых организмов на продуцентов, консументов и редуцентов — первый уровень биологической разнокачественности.

Наконец, чрезвычайно важна роль консументов, в первую очередь животных, как регуляторов интенсивности потоков вещества и энергии по трофическим цепям. Способность к активной авторегуляции биомассы и темпов ее изменения на уровне экосистем и популяций отдельных видов в конечном итоге реализуется в виде поддержания соответствия темпов создания и разрушения органического вещества в глобальных системах круговорота. Участвуют в такой регуляторной системе не только консументы, но последние (особенно животные) отличаются наиболее активной и быстрой реакцией на любые возмущения баланса биомассы смежных трофических уровней. Подробнее регуляторные механизмы в популяциях и экосистемах будут рассмотрены ниже.

В принципе система регулирования потоков вещества в биогенном круговороте, основанная на комплементарности составляющих эту систему экологических категорий живых организмов, работает по принципу безотходного производства. Однако в идеале этот принцип соблюден быть не может в силу большой сложности взаимодействующих процессов и влияющих на них факторов. Результатом нарушения полноты круговорота явились отложения нефти, каменного угля, торфа, сапропелей. Все эти вещества несут в себе энергию, первоначально запасенную в процессе фотосинтеза. Использование их человеком — как бы «отставленное во времени» завершение циклов биологического круговорота.

**Редуценты.**<sup>1</sup> К этой экологической категории относятся организмы-гетеротрофы, которые, используя в качестве пищи мертвое органическое вещество (трупы, фекалии, растительный опад и пр.), в процессе метаболизма разлагают его до неорганических составляющих.

Частично минерализация органических веществ идет у всех живых организмов. Так, в процессе дыхания выделяется  $\text{CO}_2$ , из организма выводятся вода, минеральные соли, аммиак и т. д. Истинными редуцентами, завершающими цикл разрушения органических веществ, следует поэтому считать лишь такие организмы, которые выделяют во внешнюю среду только неорганические вещества, готовые к вовлечению в новый цикл.

В категорию редуцентов входят многие виды бактерий и грибов. По характеру метаболизма это организмы-восстановители. Так, денитрифицирующие бактерии восстанавливают азот до элементарного состояния, сульфатредуцирующие бактерии — серу до сероводорода. Конечные продукты разложения органических веществ — диоксид углерода, вода, аммиак, минеральные соли. В анаэробных условиях разложение идет дальше — до водорода; образуются также углеводороды.

<sup>1</sup> От лат. *reducens* — возвращающий, восстанавливающий.

Полный цикл редукции органического вещества более сложен и вовлекает большее число участников. Он состоит из ряда последовательных звеньев, в черед которых разные организмы-разрушители поэтапно превращают органические вещества сначала в более простые формы и только после этого в неорганические составляющие действующим бактерий и грибов.

В наземной среде основная часть процесса деструкции органических веществ идет в почве — еще один пример целостности биосферных процессов и функциональной связи разных сфер обитания жизни. Первичные стадии разложения проходят с участием животных, которые измельчают ткани пищевых объектов, в процессе пищеварения разлагают сложные молекулы белков, углеводов и других веществ на более простые, легко доступные для окончательной деструкции с помощью бактерий и грибов. Биомасса наиболее активных животных — участников разложения органики — достигает больших величин (табл. 2.1).

Таблица 2.1. Численность наиболее обычных почвенных животных (экз/м<sup>2</sup>) (По П. Дювиньо, М. Танг, 1968)

Биотоп	Насекомые и их личинки	Дождевые черви	Энхитреиды	Ногохвостки	Клещи	Нематоды, млн.
Леса	3000	78	3 500	40 000	80 000	6
Лука	4 500	97	10 500	20 000	40 000	5
Посевы	1000	41	2 000	10 000	10 000	1,5

Количество бактерий, грибов, актиномицетов и простейших, с помощью которых постепенно завершается минерализация органического вещества, также крайне велико (табл. 2.2).

Таблица 2.2. Численность микроорганизмов, млн/г сухой почвы (по И.М. Культясову, 1982)

Организмы	Весна	Лето		Осень	Зима
		<i>Кленовый лес</i>			
Бактерии	58,40	40,50		23,50	55,10
Актиномицеты	4,80	2,80		2,20	2,70
Грибы	0,45	0,28		0,25	0,43
		<i>Дубовый лес</i>			
Бактерии	27,40	13,20		13,40	40,10
Актиномицеты	3,80	2,30		1,60	1,20
Грибы	0,43	0,29		0,49	0,65

Активная деятельность организмов-разрушителей приводит к тому, что годичный опад органических веществ полностью разлагается в тропических дождевых лесах в течение 1—2 лет, в лиственных лесах умеренной зоны — за 2—4 года, в хвойных лесах — за 4—5 лет. В тундре процесс разложения может длиться десятки лет. Интенсивность

минерализации во многом зависит от температуры, влажности и других факторов.

**Уровни организации живой материи.** Совместная деятельность продуцентов, консументов и редуцентов определяет непрерывное поддержание глобального биологического круговорота веществ в биосфере Земли. Этот процесс поддерживается закономерными взаимоотношениями составляющих биосферу пространственно-функциональных частей и обеспечивается особой системой связей, выступающих как механизм гомеостазирования биосферы — поддержания ее устойчивого функционирования на фоне изменчивых внешних и внутренних факторов. Поэтому биосферу можно рассматривать как глобальную экологическую систему, обеспечивающую устойчивое поддержание жизни в ее планетарном проявлении.

Любая биологическая (в том числе и экологическая) система характеризуется специфической функцией, упорядоченными взаимоотношениями составляющих систему частей (субсистем) и основывающимися на этих взаимодействиях регуляторными механизмами, определяющими целостность и устойчивость системы на фоне колеблющихся внешних условий. Из сказанного выше ясно, что биосфера в ее структуре и функции соответствует понятию *биологической (экологической) системы*.

На уровне биосферы как целого осуществляется всеобщая функциональная связь живого вещества с неживой природой. Ее структурно-функциональными составляющими (подсистемами), на уровне которых осуществляются конкретные циклы биологического круговорота, являются биогеоценозы (экосистемы).

**Биогеоценоз (биоценоз).** Это сообщество разных видов микроорганизмов, растений и животных, заселяющее определенные места обитания и устойчиво поддерживающее биогенный круговорот веществ. Поддержание круговорота в конкретных географических условиях — основная функция биогеоценоза. Она основана на пищевых взаимоотношениях видов, формирующих упорядоченную трофическую структуру биогеоценоза. В состав биогеоценоза с необходимостью входят представители трех принципиальных эколого-функциональных групп живых организмов — продуцентов, консументов и редуцентов.

В конкретных биоценозах эти три группы организмов представлены популяциями многих видов, состав которых специфичен для каждого конкретного сообщества. Функционально же все виды образуют несколько трофических уровней: продуцентов, консументов I порядка, консументов II порядка, ..., редуцентов. Взаимоотношения между видами разных уровней образуют систему трофических цепей, лежащую в основе общей трофической структуры биоценоза.

Обмен веществ строго видоспецифичен. Поэтому разнообразие видов в составе каждого трофического уровня, а следовательно, и в

составе экосистемы в целом имеет большое биологическое значение. Во-первых, этим обеспечивается максимальная эффективность использования источников и форм энергии для синтеза первичной продукции и трансформации вещества на разных этапах биогенного круговорота, вплоть до полной минерализации и повторного вовлечения в цикл (рис. 2.1). Во-вторых, многообразие однозначных по функции в биогеоценозе видов выступает как мощный механизм устойчивости потоков вещества и энергии по пищевым цепям: в случае выпадения отдельных видов их место в преобразовании вещества и энергии может быть замещено «аналогами» из того же трофического уровня (рис. 2.2).

Таким образом, на уровне биогеоценозов биологическое разнообразие реализуется через расширение набора видов, что ведет к повышению устойчивости и эффективности функционирования биоценологических систем. Значение биоразнообразия настолько велико, что проблема обсуждается уже на международном уровне в виде обширной программы, курируемой Международным союзом биологических наук (IUBS).

Обладая специфической функцией, структурой и комплексом механизмов адаптации (гомеостазирования), биогеоценоз, будучи составной частью (субсистемой) в составе биосферы, в то же время представляет собой самостоятельную экологическую систему более низкого уровня. Иными словами, биогеоценоз есть система взаимодействующих популяций многих видов продуцентов, консументов и редуцентов (*биоценоз*), функционирующая в определенной среде (*биотоп*) и устойчиво осуществляющая биогенный круговорот веществ (рис. 2.3).

Форма существования жизни — *вид*. С позиций геохимической роли вида его наиболее существенным свойством является специфичность обмена веществ с внешней средой. Устойчивое участие видов в биогенном круговороте веществ в составе биогеоценозов осуществляется на уровне *популяций*.

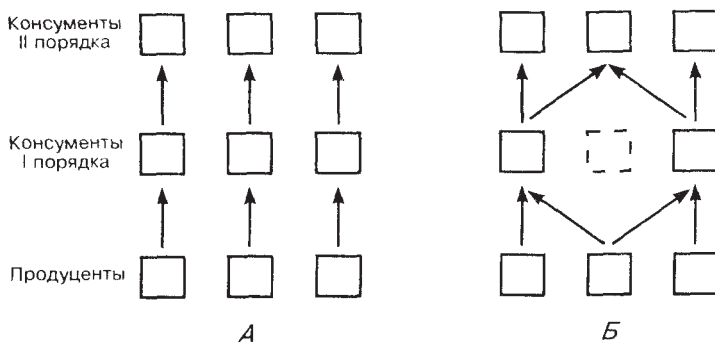


Рис. 2.2. Функциональное замещение видов в составе биогеоценоза. А — исходная структура трофических цепей; Б — структура после выпадения одного из видов

**Популяции.** Это естественные группировки особей одного вида, заселяющих общие места обитания и связанных общностью генофонда и закономерными функциональными взаимодействиями. В современной экологии популяцию рассматривают как биологическую систему надорганизменного уровня (рис. 2.3), характеризующуюся специфическими функциями и структурой (В.Н. Беклемишев, 1960; Н.П. Наумов, 1963; С.С. Шварц, 1964, 1980; И.А. Шилов, 1977, 1985; Т.А. Работнов, 1978, и др.).

Функция популяции как системы неоднозначна. С одной стороны, популяция есть форма существования вида в конкретных условиях. В этом плане основная ее функция — сохранение (выживание) и воспроизведение вида в данных условиях. Эта функция обеспечивается общей направленностью индивидуальных адаптаций составляющих популяцию особей (отсюда общность их морфобиологического типа) и формированием закономерных взаимоотношений, на основе которых поддерживается и регулируется размножение. В результате при непрерывной смене составляющих ее индивидов популяция как целостная структурная единица практически бессмертна.

С другой стороны, популяция каждого вида входит в состав биогеоценоза как одна из его функциональных единиц (субсистем). Биоценотическая функция популяции — участие в биологическом круговороте — определяется видоспецифическим типом обмена веществ. Популяция представляет собой вид в составе экосистемы; все межвидовые взаимоотношения в биогеоценозах осуществляются на популяционном уровне. Устойчивая реализация биогеоценотической функции определяется специфическими механизмами популяционной авторегуляции, эффект которых выражается в самоподдержании популяции как системы в условиях сложной и изменчивой среды.

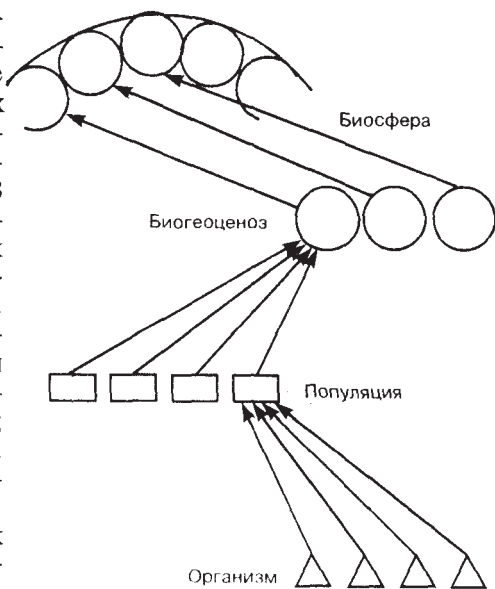


Рис. 2.3. Соотношение биологических систем разного уровня в составе биосферы (по В.Е. Соколову, И.А. Шилову, 1989)

На уровне организма осуществляется обмен веществ с окружающей средой, на уровне популяции обеспечивается устойчивое воспроизведение вида и его участие в биогенном круговороте, на уровне биогеоценоза поддерживается устойчивый круговорот веществ, на уровне биосферы — глобальный круговорот

Таким образом, популяции обладают всеми качествами самостоятельных биологических систем. У большинства видов они пространственно структурированы, что определяет эффективное использование ресурсов среды и обеспечивает бесперебойные внутривидовые взаимоотношения, составляющие сущность функционирования популяции как целого.

Особи в популяции при всем сходстве (видовой морфофизиологический тип) неравноценны по участию в общепопуляционных функциях; возможности проявления свойственных виду форм жизнедеятельности у особей в составе популяции в известной мере ограничены системой внутривидовых отношений. Иными словами, популяция структурирована не только пространственно, но и функционально. Особи в популяциях постоянно обмениваются информацией<sup>1</sup>, что представляет собой специфический механизм взаимодействия живых организмов. Популяциям свойственны авторегуляторные механизмы, функционирующие на базе генетической, а у высших животных — и поведенческой разнокачественности составляющих их особей.

Отличительная особенность популяционных систем состоит в том, что все формы взаимодействия со средой и осуществления общепопуляционных функций опосредуются через физиологические реакции отдельных особей. Это возможно лишь при закономерных формах интеграции деятельности отдельных организмов: физиологические реакции осуществляются отдельными индивидами, однако направленность их такова, что конечный эффект реализуется на уровне популяции как целого; при этом он может быть инадаптивным для отдельных особей. Иными словами, физиология отдельных организмов в составе популяции как бы решает двойную задачу: физиологические процессы обеспечивают, с одной стороны, жизнь и адаптацию самой особи, а с другой — устойчивое поддержание функций целостной популяции.

Итак, структурированность, интегрированность составных частей (целостность), авторегуляция и способность к адаптивным реакциям — основные черты, свойственные популяции как биологической системе надорганизменного уровня.

**Организм.** Отдельный организм (*особь*) входит в состав популяции как структурно-функциональная подсистема, занимающая определенное положение в популяционных взаимосвязях и выполняющая соответствующие этому положению функции в общепопуляционных процессах. Только организм представляет собой конкретную единицу обмена веществ, и в этой функции он выступает как самостоятельная

---

<sup>1</sup> Это относится не только к животным, как может показаться: «пассивная» информация через выделяемые в среду метаболиты столь же характерна для растений и микроорганизмов.

биологическая система, находящаяся в тесных взаимосвязях с внешними условиями и с более крупными биологическими системами.

Строго говоря, именно организм и был первым биологическим объектом, который рассматривался и как система функционально интегрированных морфологически обособленных частей. Эта мысль высказывалась известным физиологом Клодом Бернаром еще в конце XIX в. К. Бернар считал стабильность физико-химических условий во внутренней среде основой свободы и независимости живых организмов в изменчивых условиях среды.

Не менее известный ученый У. Кеннон в 1929 г. ввел термин *гомеостаз* (от греч. *homoios* — одинаковый), означающий способность организма как целого поддерживать постоянство внутренней среды. Позднее идея целостного организма эффективно разработана акад. П.К. Анохиным в его концепции функциональных физиологических систем (1949).

Функция обмена веществ в организме определяется согласованной деятельностью различных систем органов; регуляция метаболических процессов лежит в основе адаптации жизнедеятельности организма к изменчивым условиям среды. Устойчивость обменной функции в глобальном масштабе определена способностью живых организмов к самовоспроизведению — уникальной функцией живого вещества.

**Организм как среда жизни.** В комплексе физиологических процессов на уровне организма можно выделить два типа реакций, различающихся функционально. Первая группа — это *физиологические процессы*, составляющие сущность жизни: переваривание и усвоение пищи, клеточный метаболизм, дыхание, водно-солевой обмен и т. д. Эти процессы в сумме обеспечивают *жизнь* организма, а в глобальном масштабе — функционирование соответствующего видовой специфике обмена звена в трофических цепях биогенного круговорота.

Но в реальных природных условиях осуществление этих фундаментальных функций организма осложнено многоплановой и весьма динамичной по различным направлениям средой. Вторая группа физиологических процессов как раз и направлена на *выживание* организма в сложных условиях среды. Это механизмы адаптации к действию факторов, влияющих на протекание жизненно важных процессов, направленные на обеспечение бесперебойного осуществления фундаментальных физиологических функций в сложной и изменчивой среде. Их интегрированный результат выражен в поддержании гомеостаза организма, т. е. в создании относительного постоянства условий его внутренней среды.

Гомеостазированность организма создает предпосылки для использования его другими живыми существами в качестве среды постоянного или временного обитания. Таким образом, живое вещество как бы создает для себя в биосфере еще одну, биотическую, среду обитания.

Группа живых организмов, наиболее полно освоивших возможности обитания в других организмах, — *вирусы*. Крайняя простота их устройства — явно вторичное явление, возникшее на базе освоения особой, внутриклеточной, среды в организмах других таксонов. Свидетельство этому — высокая степень сложности и разнообразия генетической системы вирусов. Упрощение строения, ставшее возможным благодаря облигатной связи вирусов с хозяевами, обеспечивающими стабильные условия жизни, затронуло даже фундаментальные свойства, присущие подавляющему большинству форм жизни: вирусы не обладают раздражимостью и лишены собственного аппарата синтеза белка. Они не способны к самостоятельному существованию, и их связь с клеткой — это не только пространственная, но и жесткая функциональная связь, в которой клетка и вирус представляют некое единство.

Широко используют благоприятные условия внутренней среды организма различные *паразиты* из разных таксонов. Помимо паразитов благоприятные условия для жизни в организмах других видов находят различные *симбионты*. Взаимоотношения с хозяином в этом случае не столь однозначны: сожители могут быть нейтральны для хозяина, частично использовать его пищевые ресурсы или же, наоборот, снабжать организм хозяина продуктами питания. Во всех случаях формируются определенные взаимоотношения, в которых просматривается проявление специфических коадаптаций.

Возможность использования живого организма в качестве среды обитания других живых существ как бы замыкает круг всеобщей взаимосвязи на уровне биосферы как целого: выступая как первое звено в циркуляции вещества в биологических системах разного уровня, организм в то же время функционирует как специфическая среда, в которой в свою очередь формируются и функционируют достаточно богатые сообщества живых организмов.

### Глава 3

## БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ

Академик В.И. Вернадский первым постулировал тезис о важнейшей роли живых организмов («живого вещества») в формировании и поддержании основных физико-химических свойств оболочек Земли. В его концепции биосфера рассматривается не просто как пространство, занятое жизнью, а как целостная функциональная система, на уровне которой реализуется неразрывная связь геологических и биологических процессов. Основные свойства жизни, обеспечивающие эту связь, — высокая химическая активность живых организмов, их подвижность и способность к самовоспроизведению и эволюции. В поддержании жизни как планетарного явления важнейшее значение

имеет разнообразие ее форм, отличающихся набором потребляемых веществ и выделяемых в окружающую среду продуктов жизнедеятельности. Биологическое разнообразие — основа формирования устойчивых биогеохимических циклов вещества и энергии в биосфере Земли.

### 3.1. БИОГЕННЫЙ КРУГОВОРОТ

Совместная деятельность различных живых организмов определяет закономерный круговорот отдельных элементов и химических соединений, включающий введение их в состав живых клеток, преобразования химических веществ в процессах метаболизма, выведение в окружающую среду и деструкцию органических веществ, в результате которой высвобождаются минеральные вещества, вновь включающиеся в биологические циклы. Процессы круговорота происходят в конкретных экосистемах, но в полном виде биогеохимические циклы реализуются лишь на уровне биосферы в целом. Ниже рассматриваются наиболее значимые элементы круговорота веществ.

**Круговорот углерода.** Углерод существует в природе во многих формах, в том числе в составе органических соединений. Неорганическое вещество, лежащее в основе биогенного круговорота этого элемента, — *диоксид углерода* (или углекислый газ,  $\text{CO}_2$ ). В природе  $\text{CO}_2$  входит в состав атмосферы, а также находится в растворенном состоянии в гидросфере. Включение углерода в состав органических веществ происходит в процессе фотосинтеза, в результате которого на основе  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  образуются сахара. В дальнейшем другие процессы биосинтеза преобразуют эти углеводы в более сложные (крахмал, гликоген), а также в протеиды, липиды и др. Все эти соединения не только формируют ткани фотосинтезирующих организмов, но и служат источником органических веществ для животных и незеленых растений.

В процессе дыхания все организмы окисляют сложные органические вещества; конечный продукт этого процесса,  $\text{CO}_2$ , выводится во внешнюю среду, где вновь может вовлекаться в процесс фотосинтеза.

Углеродсодержащие органические соединения тканей живых организмов после их смерти подвергаются биологическому разложению организмами-редуцентами, в результате чего углерод в форме углекислоты вновь поступает в круговорот. Этот процесс составляет сущность так называемого *почвенного дыхания*.

При определенных условиях в почве разложение накапливающихся мертвых остатков идет замедленным темпом — через образование сапрофагами (животными и микроорганизмами) гумуса, минерализация которого воздействием грибов и бактерий может идти с различной, в том числе и с низкой, скоростью. В некоторых случаях цепь разложения органического вещества бывает неполной. В частности, деятельность сапрофагов может подавляться недостатком кислорода или повышенной кислотностью. В этом случае органические остатки

накапливаются в виде торфа; углерод не высвобождается и круговорот приостанавливается. Аналогичные ситуации возникали и в прошлые геологические эпохи, о чем свидетельствуют отложения каменного угля и нефти.

В гидросфере приостановка круговорота углерода связана с включением  $\text{CO}_2$  в состав  $\text{CaCO}_3$  в виде известняков, мела, кораллов. В этом случае углерод выключается из круговорота на целые геологические эпохи. Лишь поднятие органогенных пород над уровнем моря приводит к возобновлению круговорота через выщелачивание известняков атмосферными осадками, а также биогенным путем — действием лишайников, корней растений.

**Круговорот азота.** Главный источник азота органических соединений — *молекулярный азот в составе атмосферы*. Переход его в доступные живым организмам соединения может осуществляться разными путями. Так, электрические разряды при грозах синтезируют из азота и кислорода воздуха оксиды азота, которые с дождевыми водами попадают в почву в форме селитры или азотной кислоты. Имеет место и фотохимическая фиксация азота.

Более важной формой усвоения азота является деятельность азотфиксирующих микроорганизмов, синтезирующих сложные протеиды. Отмирая, они обогащают почву органическим азотом, который быстро минерализуется. Таким путем в почву ежегодно поступает около 25 кг азота на 1 га (для сравнения — путем фиксации азота разрядами молний — 4—10 кг/га).

Наиболее эффективная фиксация азота осуществляется бактериями, формирующими симбиотические связи с бобовыми растениями. Образующий ими органический азот диффундирует в ризосферу, а также включается в наземные органы растения-хозяина. Таким путем в наземных и подземных органах растений (например, клевера или люцерны) на 1 га накапливается за год 150—400 кг азота.

Существуют азотфиксирующие микроорганизмы, образующие симбиоз и с другими растениями. В водной среде и на очень влажной почве непосредственную фиксацию атмосферного азота осуществляют цианобактерии (способные также к фотосинтезу). Во всех этих случаях азот попадает в растения в форме нитратов. Эти соединения через корни и проводящие пути доставляются в листья, где используются для синтеза протеинов; последние служат основой азотного питания животных.

Экскреты и мертвые организмы составляют базу цепей питания организмов-сапрофагов, разлагающих органические соединения с постепенным превращением органических азотсодержащих веществ в неорганические. Конечным звеном этой редуцирующей цепи оказываются аммонифицирующие организмы, образующие аммиак  $\text{NH}_3$ , который затем может войти в цикл нитрификации: *Nitrosomonas* окисляют

его в нитриты, а *Nitrobacter* окисляют нитриты в нитраты. Таким образом цикл азота может быть продолжен.

В то же время происходит постоянное возвращение азота в атмосферу действием бактерий-денитрификаторов, которые разлагают нитраты до  $N_2$ . Эти бактерии активны в почвах, богатых азотом и углеродом. Благодаря их деятельности ежегодно с 1 га почвы улетучивается до 50—60 кг азота.

Азот может выключаться из круговорота путем аккумуляции в глубоководных осадках океана. В известной мере это компенсируется выделением молекулярного  $N_2$  в составе вулканических газов.

**Круговорот воды.** *Вода* — необходимое вещество в составе любых живых организмов. Основная масса воды на планете сосредоточена в гидросфере. Испарение с поверхности водоемов представляет источник атмосферной влаги; конденсация ее вызывает осадки, с которыми в конце концов вода возвращается в океан. Этот процесс составляет *большой круговорот воды* на поверхности Земного шара.

В пределах отдельных экосистем осуществляются процессы, усложняющие большой круговорот и обеспечивающие его биологически важную часть. В процессе *перехвата* растительность способствует испарению в атмосферу части осадков раньше, чем они достигнут поверхности земли. Вода осадков, достигшая почвы, просачивается в нее и либо образует одну из форм почвенной влаги, либо присоединяется к поверхностному стоку; частично почвенная влага может по капиллярам подняться на поверхность и испариться. Из более глубоких слоев почвы влага всасывается корнями растений; часть ее достигает листьев и транспирируется в атмосферу.

*Эвапотранспирация* — это суммарная отдача воды из экосистемы в атмосферу. Она включает как физически испаряемую воду, так и влагу, транспирируемую растениями. Уровень транспирации различен для разных видов и в разных ландшафтно-климатических зонах.

Если количество воды, просочившейся в почву, превышает ее влагоемкость, она достигает уровня грунтовых вод и входит в их состав. Подземный сток связывает почвенную влагу с гидросферой.

Таким образом, для круговорота воды в пределах экосистем наиболее важны процессы перехвата, эвапотранспирации, инфильтрации и стока.

В целом круговорот воды характеризуется тем, что в отличие от углерода, азота и других элементов вода не накапливается и не связывается в живых организмах, а проходит через экосистемы почти без потерь; на формирование биомассы экосистемы используется лишь около 1 % воды, выпадающей с осадками.

**Круговорот фосфора.** В природе *фосфор* в больших количествах содержится в ряде горных пород. В процессе разрушения этих пород он попадает в наземные экосистемы или выщелачивается осадками и