

Министерство образования и науки Российской Федерации
Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова

**О. В. Бабаназарова, М. В. Ястребов,
И. В. Ястребова, Б. В. Поярков**

**ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ
И УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ:
СООТНОШЕНИЕ
ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ**

Учебное пособие

*Рекомендовано
Научно-методическим советом университета
для студентов, обучающихся по специальностям
Биология и Экология*

Ярославль 2012

УДК 574+608.3
ББК Е081я73
О 28

Рекомендовано
Редакционно-издательским советом университета
в качестве учебного издания. План 2010/2011 учебного года

Рецензенты:

Минеева Н. М., доктор биологических наук,
главный научный сотрудник ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН;
кафедра биологии Ярославской государственной медицинской академии

Ястребов, М. В. Экология и учение о биосфере: соотношение основных понятий : учеб. пособие / О. В. Бабаназарова, М. В. Ястребов, И. В. Ястребова, Б. В. Поярков ; Яросл. гос. ун-т им. П. Г. Демидова. – Ярославль: ЯрГУ, 2012. – 304 с.

ISBN 978-5-8397-0843-3

В пособии изложены основные понятия, закономерности экологии и учения о биосфере, пути их формирования и характер взаимосвязи. Материал включает краткий исторический очерк, описание структуры современной экологии, содержание аут-, дем- и синэкологии, характеристики основных экологических факторов; а также учение о биосфере как природной системе, ее основных свойствах и внутреннем строении, развитии с точки зрения синергетики и условиях ее перехода в ноосферу.

Предназначено для студентов, обучающихся по специальностям 020201.65 Биология, 020801.65 Экология (дисциплины «Экология и рациональное природопользование», «Прикладная экология», блок ОПД), очной формы обучения, а также может использоваться преподавателями средней школы.

УДК 574+608.3
ББК Е081я73

ISBN 978-5-8397-0843-3

© Ярославский государственный
университет им. П. Г. Демидова, 2012

Введение

Экология буквально означает «наука о доме». Домом для живых организмов является внешнее окружение. А образ их жизни можно считать способом ведения «домашнего хозяйства». Всего сотню лет назад люди ограничивались изучением условий и способов существования других биологических видов. Теперь им пришлось включить в число объектов экологии самих себя.

Дом людей – планета Земля. Многие понимают или чувствуют, что дом наш постепенно становится неуютным. Он перенасыщен, не прибран, обстановка покорежена, озоновая «крыша» протекает, припасы того гляди кончатся... Словом, налицо все приметы разгульного поведения хозяев. С этим надо что-то делать. Но что? Сменить прописку человечество пока не может. Вести бездомную жизнь ему негде. Остается одно – обустроить единственное жилище, которым мы все располагаем, и делать это не из любви к природе, а из здорового чувства самосохранения.

Обустройство – дело тонкое. Надо поддерживать чистоту, заменять изношенное, восполнять потери, чинить поломки и устранять их причины. Для этого требуется знать конструкцию дома. Его главная конструктивная часть – живая материя, с которой работают биологи, в том числе представители экологии. На основе данных о живой природе они устанавливают, что необходимо сделать для ее сохранения и безболезненного функционирования. Но они не могут сделать все необходимое сами, поскольку список мероприятий выходит далеко за рамки исследовательской работы. В масштабах планеты здесь должны участвовать воспитание, просвещение, образование, экономика, политика. Они и участвуют. В итоге звучное слово «экология» стало сегодня одним из самых модных. Его с легкостью употребляют бродяги и бизнесмены, домохозяйки и премьер-министры, театральные и религиозные деятели. Это слово открывает двери кабинетов, дает деньги и поднимает авторитет. Однако мода привела к тому, что термин постепенно утрачивает свой первоначальный, достаточно четкий смысл. Вольное обращение с ним рождает, например, такие абсурдные выражения, как «экологически чистый бензин»,

«экология половых отношений» и даже «экология духа». Понемногу забывается, что охрана природы и управление ею – это не экология, а практическое применение экологических данных, что управление природой нереально без ее предварительного изучения, которым и занимается экология как одна из биологических дисциплин. Самое время напомнить об этом.

Изучение жизни во всех ее проявлениях – исключительно сложный процесс. Лишь дилетанты считают, что биолог – это гибрид Паганеля и Дуремара, который только созерцает, нюхает цветы да ловит сачком разную живность. Предупредим сразу, что эта книжка – не для любителей развлекательного чтения. В ней предельно кратко изложены некоторые факты из истории экологии и современное содержание ее классических отраслей. Акцент делается на расшифровке наиболее общих понятий экологии и характера их взаимосвязи. Все определения, содержащиеся в тексте, заключены в рамки, и сделано это неспроста. В любом определении в кратчайшей форме дается ключевая информация об объекте или явлении. Однако слабым местом школьников и студентов является нежелание заучивать формальные определения, хотя их надо знать так же точно, как теорему Пифагора или законы Ньютона, которые не пересказывают своими словами. Конечно, экология – наука молодая и в ней еще мало общепризнанных формулировок. Тем не менее с чего-то надо начинать. Будем надеяться, что читатель получит хотя бы самое общее представление о предмете, задачах, структуре и обобщениях экологии. На эту основу он со временем легко уложит новые, более обширные знания.

Заключительная часть пособия посвящена учению о биосфере. Слово *биосфера* буквально означает «сфера жизни». «Биосфера – это особая, схваченная жизнью оболочка Земли» (Вернадский, 1967). Под живым веществом, вслед за В. И. Вернадским, мы будем понимать всю совокупность живых организмов, которые обитают на нашей планете и объединены своим химическим взаимодействием с окружающей средой в единое целое. Экология как раз и разбирает тонкие отношения биоты. Но взглянем на живые организмы с другой точки зрения: как вся их совокупность влияет на окружающую среду, как они все вместе воздействуют на пла-

нету? Посмотрим, что же объединяет их в единое целое, несмотря на все существующие между ними различия. Для этого нам нужно расстаться с привычным обликом живых существ, не делить их на ежиков, подсолнухи и бактерии..., а рассматривать их как особый вид материи, свойственный планете Земля. Нам надо попытаться определить их функцию по отношению к планетарному телу. Под таким углом зрения и предложил рассматривать живые организмы В. И. Вернадский. Он в своем учении о биосфере показал, что объединяющим началом всего живого является его **био-геохимическая функция**. Этот новый взгляд на окружающий нас мир позволил ликвидировать разобщенность между отдельными научными дисциплинами, которая возникла в последние два столетия. Величие В. И. Вернадского и состоит в том, что учением о биосфере он положил начало изучению жизни на Земле, увидев то начало, которое объединяет в единое целое все живые организмы с окружающей их средой. В. И. Вернадский показал, что в процессе эволюции биосфера начинает переходить в свое новое состояние – ноосферу (сферу разума). Образно говоря, биосферу можно представить себе в виде огромного сложно устроенного космического корабля, летящего в безвоздушном пространстве космоса. Членами его экипажа являются все земные живые организмы, и мы в том числе. В учении о биосфере рассматривается не только строение и функционирование этого корабля, но и то, как он возник в безграничных просторах Вселенной и как живое вещество сумело обеспечить бесперебойную работу его систем жизнеобеспечения в условиях постоянного воздействия космоса.

Часть 1. Экология

Из истории зарождения экологии

Формально экология как наука родилась в 1866 г. Однако специалисты утверждают, что экология – новое название очень старого предмета. По логике вещей, этот предмет и вправду не моложе человечества. Еще первобытные люди были по необходимости экологами. Без знания образа жизни, мест обитания и сезонных явлений в жизни организмов, являющихся пищевыми объектами и врагами, они в принципе не смогли бы выжить. Что же касается первых обобщений экологического характера, то их следует отнести к античному времени. Не случайно основатель кибернетики Норберт Винер писал, что в мире нет, вероятно, такой идеи, которую нельзя возвести, по крайней мере, к Платону.

Сегодня, например, известно, что Аристотель различал особенности животных, связанные с их местом обитания и способом существования: поведение, общественная жизнь, голос, кочевья и др. Еще более интересен его ученик Теофраст, который признан отцом ботаники. Этот человек был по складу ума экологом чистой воды. Он выделял естественные группировки растений в определенных местах, типы деревьев на разной высоте в горах, горизонтальную зональность у растений. Вот несколько характерных цитат: «Своеобразие растительности создается разницей в месте». «На высоких местах... растет вследствие своеобразия местности все: там есть болота, сырые и сухие пространства, мягкая почва и камень, среди всего этого луга: здесь представлена земная поверхность чуть ли не во всем своем разнообразии. Кроме того, существуют еще котловины, где всегда затишье, и высокие места, открытые для ветров. Поэтому растительность здесь может быть самой разнообразной, – может расти и то, что растет на равнинах». Различны, по Теофрасту, и «предпочтения» отдельных растений: «Одни растения, например, больше любят болота, другие – озера, третьи – реки, а есть и такие, которые растут во всех этих местах. Следует различать, какие растения живут и в сыром, и в сухом месте, а какие только в сыром». Эта

мысль, по-видимому, легла в основу классификации растений. Классификация Теофраста несколько не похожа на современные, привычные любому школьнику. Он делит все растения на водные и наземные, водные подразделяет на пресноводные и морские, а наземные – на деревья, кустарники и травы. Экологический характер классификации сомнений не вызывает.

Если принять работы Теофраста за историческую точку отсчета, придется признать, что явного прогресса в экологических исследованиях не было очень долго. Среди причин можно назвать слабую материальную базу античной и средневековой биологии и длительное подавление естественных наук христианской церковью. Ситуация изменилась к лучшему в эпоху великих географических открытий. Европейская цивилизация расширяла свои границы, захватывая земли на других континентах. В Европу хлынул биологический материал из разных стран. Появилась возможность ездить и наблюдать чужую, непривычную природу. Так сложилась основа сравнительного анализа флор и фаун. Среди прочего, исследователи начали все больше интересоваться условиями существования разных видов, сезонными явлениями в живой природе, общественной жизнью животных, взаимными влияниями видов через питание и т. д. Приведем некоторые примеры исследований, обобщений и мероприятий в XVIII и начале XIX века. Эти примеры относятся к изучению как отдельных биологических видов, так и географически обширных территорий. Они показывают, насколько широким стал диапазон проблем формирующейся отрасли науки.

Французский ученый А. Трамбле в 1774 г. опубликовал книгу «Мемуары к истории одного рода полипов с руками в форме рогов». Эта знаменитая работа является своего рода энциклопедией о пресноводной гидре. Здесь описаны не только морфология, почкование, регенерация, но также движение, питание, реакции на свет и тепло, поведение по сезонам года, влияние обилия пищи на рост и окраску молодых особей, отношения с другими видами.

Карл Линней занимался, в частности, изучением биологических ритмов, хотя такого термина как «биоритм» в науке еще не было. Широко известны «часы Линнея» – группа живущих в

саду цветковых растений, венчики которых открывались в определенное время суток. По срокам сезонных изменений жизни древесных пород Линней давал характеристики разным районам планеты. В 1750 г. он сделал первую в истории сеть фенологических станций в Скандинавии. А термин «фенология» как учение о сезонных явлениях дал позднее бельгийский ботаник Ш. Морран. Линней был также одним из первых, кто научно обсуждал проблему равновесия в живой природе. Он утверждал, например, что важны и размножение, и разрушение организмов; последнее – это средство существования за счет чужой смерти.

Британский врач В. Эдвардс создал капитальный труд «Влияние физических агентов на жизнь». Объекты изучения – представители всех классов позвоночных животных и человек. Предмет – влияние температуры, освещенности, влажности и других факторов на дыхание, кровообращение, температуру тела, рост и прочие функции.

И. И. Лепехин в дневниках 1771–1805 г. первым описал зависимость численности, пространственного распределения, плодовитости и миграций орехоедов (белки, кедровки и др.) от урожая шишки.

Перу академика А. Ф. Миддендорфа принадлежит четырехтомная сводка, посвященная фауне российского Севера. В основе сводки лежат материалы длительных экспедиций на Кольский полуостров, Таймыр и в Якутию. Помимо фаунистических списков, автор обсуждает многие вопросы экологии животных: пределы жизни и ее особенности в Арктике и Субарктике; строение покровов и окраска в связи с климатом, роль покровительственной окраски (заметим, что Миддендорф первым в России ввел термины «степной цвет» и «пустынный цвет»); терморегуляция полярных животных и особенности их размножения; сезонные миграции птиц и кочевки зверей (причины и значение); особенности зимней жизни зверей. В работе говорится о причинах сходства полярной и высокогорной фаун. Установлено также сопряженное распространение животных с кормовыми растениями: кедровка – сибирский кедр, дикуша – саянская ель, тетерев – береза, бурундук – ель и пихта. Есть и редкое для XIX века обобщение: указано, что человек оказывает глобальное влияние на географическое распространение и численность животных.

Э. А. Эверсман в трехтомной «Естественной истории Оренбургского края» (1840–1866) пишет о способах борьбы с вредителями, о промысловом значении разных биологических видов и способах их добывания. Он же утверждает наличие горизонтальной зональности и вертикальной поясности в распределении организмов.

Карл Бэр, известный большинству людей как знаменитый эмбриолог, выполнил в свое время комплексное экологизированное описание Новой Земли. Флора и фауна описаны в тесной связи с географическим положением, климатом и геологией острова. Очень много Бэр сделал для улучшения рыболовства на Волге, Каспии, Чудском озере, Балтике. Он подробно изучил ихтиофауну этих водоемов, установил соразмерность рыбных ресурсов с кормовыми ресурсами водоема, соотношение плодовитости рыб и их смертности и приспособительную роль плодовитости. На этой основе были разработаны меры по регламентации лова, т. е. установлены сезоны и способы добычи и заготовки рыбы. Добавим, что Бэр – один из основоположников научной антропологии. Расовые признаки он рассматривал как адаптации к определенным условиям существования, а вовсе не как показатель примитивности того или иного народа.

Великий химик Лавуазье интересовался вопросом питания организмов. Ему принадлежит замечательное рассуждение на эту тему: «Растения черпают материалы, необходимые для их организации, в воздухе, который их окружает, в воде и вообще в минеральном царстве. Животные питаются или растениями, или другими животными, которые, в свою очередь, питались растениями, так что вещества, из которых они состоят, в конце концов, всегда почерпнуты из воздуха или из минерального царства. Наконец, брожение, гниение и горение постоянно возвращают атмосфере и минеральному царству те элементы, которые растения и животные из них заимствовали». Эти чеканные формулировки предвосхищают многое из более поздних открытий экологии – проблемы биотического круговорота вещества и энергии, пищевых цепей, роль различных групп организмов в экосистемах и др.

Широко известна магистерская диссертация Н. А. Северцова, одного из основоположников российской экологии и основателя династии экологов и эволюционистов, которая называется «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855). В основе диссертации 9 полевых сезонов. Научный подход к проблеме состоит в отказе объяснять периодизмы в жизни животных инстинктами, как делало большинство его современников. План работы включает следующие главы: введение; весенний пролет птиц; размещение разных видов зверей, птиц и гадов во время вывода детей; время вывода детей; перелеты и переселение птиц от июля до сентября; осенние передвижения и зимняя жизнь наземных позвоночных; явления линьания; общий характер воронежской фауны. Основной вывод автор формулирует так: «Периодические изменения среды, в которой живет животное, обуславливают периодические явления его жизни и все даже ничтожные обстоятельства этих явлений». Вывод основан на очень большом фактическом материале. Весьма интересны и другие замеченные Северцовым закономерности:

- «...порода поддерживается или быстрым размножением, или долговечностью особей, но никогда обоими вместе». Фактически здесь определены главные параметры двух стратегий размножения, речь о которых пойдет ниже;

- «Изучение группировок животных на малых пространствах и взаимных отношений этих мелких фаун есть самая твердая точка опоры для вывода общих законов географического распространения животных». Мелкие фауны, упомянутые автором, – это, говоря современным языком, сообщества (биоценозы). Но определение сообщества будет дано лишь через 22 года после диссертации Северцова.

О влиянии человека на диких животных говорится следующее. В населенных пунктах животные частью существуют за счет человека, частью вытесняются им. Меняется их образ жизни и распределение в пространстве, т. к. остающиеся распространяются за счет вытесненных. Здесь затронуты проблемы антропогенных воздействий и синантропизации диких видов.

Северцов оказался до определенной степени белой вороной, поскольку его взгляд на характер отношений организма и сре-

ды был в те времена не самым популярным. Развитию экологии сильно мешали две вещи. Первая из них – это церковное представление о неизменности видов. Коль скоро виды неизменны со дня творения, невозможно говорить о формировании приспособительных признаков на больших отрезках времени. Отсюда вытекает вторая помеха – непризнание формообразующей роли среды. Обе эти идеи очень хорошо отражены в словах одного из крупнейших биологических авторитетов XIX столетия Жоржа Кювье: «Нет никаких доказательств, что все различия, наблюдаемые в настоящее время между живыми существами, вызваны... внешними обстоятельствами. Все, что можно сказать по этому вопросу, носит гипотетический характер, а опыт показывает, напротив, что... разновидности заключены в весьма тесные границы, и... эти границы всегда были такими же, как теперь. Таким образом, мы вынуждены принять известное число форм, которые являются постоянными с возникновения всех вещей... и все существа, относящиеся к каждой такой форме, составляют то, что называют видом. Разновидности же представляют случайные подразделения вида». «Я думаю и вижу, что водные животные созданы для воды, а прочие для воздуха...». Представление об организмах, созданных *для* среды, предстояло сломать. Эта важная и непростая задача легла на плечи представителей разных наук.

В XVIII веке появились первые космогонические гипотезы о происхождении Вселенной (Кант), Солнечной системы (Лаплас) и о периодах в истории Земли (Бюффон). Историей планеты в деталях занималась зарождающаяся научная геология. В том же столетии Джеймс Хэттон четко определяет задачу этой науки: изучение пластов земной коры и объяснение их *происхождения*. Геологи устанавливают суть многих природных явлений планетарного масштаба. Так, Михайло Ломоносов объяснил происхождение песка, торфа, каменного угля, образование чернозема вследствие гниения растительных остатков и перемещение водных бассейнов по поверхности планеты как результат поднятия и опускания земной коры. Жан Агассиц создал теорию ледников, описал их перемещения и положил начало учению о ледниковых периодах в работах «Этюды о ледниках» (1840) и «Система лед-

ников» (1841). Английскому геологу Чарльзу Ляйелю принадлежит особое место в истории науки. Его «Принципы геологии» отличаются исключительным богатством материала, а также доказательностью и стройностью изложения. Ляйель выделил *факторы*, трансформирующие планету: водные (минеральные источники, наземные и подземные ключи, горные и равнинные реки, прибои, приливы и отливы) и огневые (извержения, землетрясения, медленные тектонические подвижки континентов). Он объяснил такие *процессы*, как образование долин, ущелий, дельт, островов, мелей, наносов, разрушение берегов, изменение русел, вертикальные перемещения земной коры.

Работы космогонистов и геологов подводили к двум важным мыслям:

- 1) если космические тела имеют собственную историю, то, вероятно, ее имеет и живая природа;
- 2) геологические процессы, меняющие лик планеты, не могли не оказать влияния на живую природу.

Эти положения требовалось подтвердить либо опровергнуть. Немалую роль в подтверждении сыграли палеонтологи. Жорж Кювье, вопреки собственным (приведенным выше) словам, устанавливает ряд палеонтологических закономерностей:

1. Параллельно с изменением Земли менялось ее население.
2. В осадочных породах пласты обычно следуют друг за другом в определенном порядке.
3. Прослеживая один и тот же слой на всем доступном протяжении, можно найти одни и те же ископаемые формы.
4. Ископаемые остатки двух соседних пластов сравнительно мало отличаются.
5. Чем дальше отстоят друг от друга по вертикали отдельные пласты, тем больше разнятся захороненные в них остатки организмов.
6. Древность того или иного пласта можно установить по ископаемым формам (ныне их зовут руководящими ископаемыми или маркерами).

Итак, жизнь на Земле имеет собственную историю. А может ли окружающая среда изменять живую материю, определять об-

лик организмов и образ их жизни? Северцов был не единственным, кто решил этот вопрос положительно.

В начале XIX века выходят книги крупного исследователя и путешественника Александра Гумбольдта «Картины природы тропических стран», «Идеи о географии растений» и «Путешествие в тропические страны Нового Света». Как один из основателей научной метеорологии Гумбольдт изучал зависимость климата от топографии разных местностей и их положения над уровнем моря, господствующих ветров и влияния морских течений. Как ботаник он описывал флористические пейзажи на фоне физико-географических условий, горизонтальную зональность и вертикальную поясность растений; географическое распределение флоры в связи с изотермами, т. е. линиями, соединяющими участки планеты с одинаковой среднегодовой температурой (термин «изотерма» он ввел в климатологию). Основные обобщения Гумбольдта таковы:

1. Географическое распространение организмов зависит от климата и других условий, не являясь случайным.

2. Оно меняется в ходе времени вместе с изменением планеты.

3. Растения распространяются с помощью морских и воздушных течений и человека.

4. Существует ограниченное число физиономических типов растений, создающих ландшафтные картины растительного покрова. Заметим в скобках, насколько близки подходы Гумбольдта и Теофраста. Физиономические типы – по Гумбольдту их было около двадцати – ныне зовут жизненными формами. Речь о них пойдет в главе об экологии сообществ.

5. Растения в любом ландшафте набраны не как попало, а образуют четкие группировки (сейчас такие группировки называются растительными сообществами или фитоценозами).

В 1846 г. английский зоолог Э. Форбс ввел в науку понятие «центр происхождения видов». На основе данного понятия он обсуждал формирование фауны Британии в связи с ее отрывом от континентальной. Влияние среды на пространственное распределение биологических видов стало для исследователей еще более очевидным. Появилась возможность судить о характере и

причинах изменений при расселении видов с исторической родины. Наконец, трудами ряда ученых (Друзе, Дильс, Склетер, Уоллес, Северцов) сформировалось понятие «зоогеографическая область». Сравнение условий в разных областях позволяло объяснить сходство видов в отдаленных друг от друга частях планеты и различие в близлежащих.

Сомнений в том, что признаки организмов формируются под действием внешних условий, становилось все меньше. Однако оставался вопрос, *как* влияют эти условия. В его решении услугу экологии оказали эволюционисты. Почему именно они? Дело в том, что создание эволюционной теории невозможно в принципе без указания *механизмов* изменения живых существ. Верны ли оказались первые гипотезы об этом механизме, сейчас уже не слишком важно. Гораздо важнее то, что они двинули научную мысль в нужном направлении. Вспомним некоторые известные факты.

Первая по времени эволюционная теория – детище Жана Батиста Ламарка. Она изложена в книге «Философия зоологии» (1809). Здесь впервые четко высказана идея об *относительном постоянстве видов*. Ламарк указал также *два источника изменений живых существ*. Одним из таких источников является стремление к совершенству – имманентное (внутреннее, изначально присущее) свойство живой материи. Это свойство обуславливает прогрессивную эволюцию. По Ламарку она называется градацией, т. е. восхождением от низших форм жизни к высшим по так называемой лестнице существ. Второй источник изменений – *влияние окружающей среды*. На пути к совершенству для начала требуется выжить. Ради этого надо приспособиться к среде. В разных частях планеты среда разная и приспосабливаться к ней приходится разными способами. Отсюда видовое разнообразие на каждом уровне организации, на каждой ступени лестницы существ.

Влияние среды Ламарк считает двояким. Во-первых, оно бывает прямым. Среда действует прямо только на растения. Хорошо известен ламарковский пример со стрелолистом, у которого подводные, плавающие и воздушные листья меняют форму якобы при непосредственном действии тех или иных условий. Во-вторых, существует косвенное влияние. На животных сре-

да воздействует через посредство особых веществ – флюидов. Флюиды находятся в организме и, притекая в разные участки тела, вызывают появление новых органов, например, рогов у оленей. Повторим, что флюиды определяют появление именно новых, ранее отсутствовавших органов. А как же со «старыми»? Изменение имеющихся органов идет через их упражнение и неупражнение. Схема изменений такова: новые условия порождают новые потребности организма; новые потребности вызывают новые привычки; те, в свою очередь, приводят к упражнению или неупражнению органов; которые постепенно меняются – развиваются сильно либо ослабевают вплоть до полного исчезновения. В результате, организм приобретает новые признаки – редуцированные глаза (крот), длинные ноги (голенастые птицы) и т. п. Приобретенные изменения наследуются, что сохраняет во времени новые формы.

В 1831 г. современник и соотечественник Ламарка Этьен Жоффруа Сент-Илер публикует специальный мемуар о влиянии среды на животных. В отличие от Ламарка, он признает только прямое действие среды на взрослых особей, а также делит изменения организма на полезные и вредные. Последние приводят к *вымиранию от несоответствия организации внешним условиям*. Сент-Илер добавляет к формообразующим силам еще одну – резкие внезапные изменения зародышей при воздействии ненормальных условий (это нечто вроде мутаций в современном понимании).

Переходя к теории Дарвина, обратим внимание, что она глубоко экологична по самой своей сути, ибо основана на взаимодействии организма и среды. Дарвин разделял роль *абиотических и биотических факторов* в жизни видов. Первые, по его мнению, влияют особенно сильно на краях видовых ареалов, на пределе выживания; вторые – в оптимальной физической среде. Отношения организма и среды проявляются в борьбе за существование. Источник борьбы – *несоответствие неограниченного размножения и ограниченности ресурсов среды*. Борьба предельно жестока у близких видов, которым требуются сходные ресурсы. Равновесие в природе основано на истреблении. Все сказанное – это очень тесный подход к современным проблемам *колебаний*

и регуляции численности видов плюс к вопросу о *межвидовых взаимодействиях в сообществах*.

Следует заметить, что еще до Дарвина идея о борьбе за существование высказывалась рядом ученых. Приведем в качестве примера весьма показательную цитату из Альфонса де Кандоля («Введение к изучению ботаники», 1838): «Сами растения имеют влияние одни на другие как тела посторонние. Тенью, которою осеняют одни другие, корнями своими, остатками листьев своих они или вредят, или служат себе взаимно. Тень деревьев делает то, что одно растение может жить на каком-либо месте, а другое вовсе из него исключается. Корни стесняют друг друга своим переплетением – и извержения их вредны для растений одного и того же семейства. Растения образующие дерн, каковы злаки, изгоняют другие, а именно деревья, кои возрастают весьма медленно. В тех странах, где земледелие не изменило естественного распределения растений, находятся одни только леса и обширнейшие луга, потому что тень лесов убивает растения травянистые, а сии последние препятствуют семенам деревьев прозябать надлежащим образом. Породы весьма сильные вредят породам нежным, растения чужезадные – тем, на коих они рождаются; растения, имеющие быстрый рост, вредят тем, кои развиваются медленно. Можно сказать, что растения, почти так же, как и животные, ведут открытую войну одни с другими. Животные оспаривают друг у друга пищу или взаимно пожирают друг друга; растения оспаривают друг у друга преимущественно место и освещение солнцем. С другой стороны, случается иногда в обоих этих царствах природы, что известные особи содействуют тем, для жизни которых нужны не те же самые условия, какие для их собственной. Таким образом, деревья способствуют растениям, избегающим света, и каждая порода удобряет землю для других растений, кои много от него различествуют». «Животные оказывают влияние на распределение растений тем, что истребляют их на некоторых местностях или переносят семена их то в желудке своем, то зацепив их своими покровами».

В борьбе за существование очень велика роль *экологической пластичности*, а по Дарвину – изменчивости. Чем раз-

нообразней строение и поведение, тем больше места вид может занять в мире. В изменчивости есть два противоположных фактора: *природа организма и природа условий*. Это означает, что в одних и тех же условиях разные виды меняются по-разному. Из этого положения позднее выросли представление о *видовых границах изменчивости* и *закон гомологических рядов наследственной изменчивости* Н. И. Вавилова. Дарвин, как известно, выделил виды изменчивости – определенную и неопределенную. Он показал, что ведущая роль в эволюции принадлежит второму из названных видов. На основе неопределенной изменчивости и борьбы за существование действует естественный отбор, понимаемый как выживание наиболее приспособленных особей. Таким образом, вопрос об отношениях организма и среды решается иначе, чем у Ламарка. Если «ламарковские» виды *приобретают* только полезные изменения, то у видов «дарвиновских» только полезные изменения *сохраняются*. То есть эволюционный процесс по природе своей адаптивен, так как он устанавливает устойчивое *равновесие между организмом и средой*. Потому отбор и воспринимается как основа целесообразности в живой природе.

Назовем некоторые другие экологические данные и обобщения Дарвина, лежащие за рамками его эволюционных исследований. Широко известна, к примеру, его работа о роли дождевых червей в почвообразовании. Эта роль такова:

- прокладка пути корням воде и воздуху;
- рыхление через проглатывание (10–30 т/га за год);
- перемешивание почвы (при этом камни уходят вглубь);
- удобрение (затаскивание в норы растительных остатков).

Почва представлена здесь как *биоценозное тело*, образование и существование которого определяется живой и неживой материей. К этому позднее вплотную подойдет академик Вернадский, а биологи разных специальностей опишут почвообразующую работу микроорганизмов, круглых червей, клещей и других групп. *Геологическая, средообразующая роль живой природы* прекрасно показана также в дарвиновской теории происхождения коралловых рифов (береговых, барьерных и атоллов).

Изучал Дарвин и зависимость процветания видов от их численности. Без всякого знания хромосомной теории наследования он сумел установить, что близкородственное скрещивание ведет к вымиранию. Сейчас этот вопрос рассматривается в связи с выяснением *минимальной численности популяций* для сохранения редких видов. Занимаясь проблемами *акклиматизации*, Дарвин выяснил, что данный процесс успешен, если вселенцы заносятся из более обширных и экологически разнообразных пространств. Существование в более широком, чем у аборигенных видов, диапазоне условий – это суровая «школа жизни», резко повышающая конкурентоспособность. Взаимодействие видов в сообществе описано также на примере опыления клевера и орхидей насекомыми. Наконец, было установлено, что общее число особей на какой-либо территории прямо пропорционально видовому разнообразию. Сейчас это рассматривается как *зависимость продуктивности сообщества от его состава*.

Последний пример, связанный с подсчетом особей, заставляет напомнить о том, что многие люди неверно представляют себе методы работы Дарвина. Часто его видят как гиганта мысли, который рождает свои теории, не вылезая из-за письменного стола. На самом деле масса времени отдавалась полевым наблюдениям и экспериментам. И совершенно замечательно, что Дарвин широко использовал *статистический метод*, который лежит в основе подавляющего большинства экологических исследований. Считал Дарвин постоянно. Выше упоминался объем почвы, глотаемой червями. К этому можно добавить многое: число семян у орхидей и процент выживших; интенсивность ловли насекомых хищным растением росянкой; число семян растений, переносимых на лапках и в помете птиц; сравнение числа семян в головках клевера, опылявшихся и не опылявшихся насекомыми; подсчет репродуктивного потенциала животных; число самосевных сосен на единицу площади на вересковых пустошах и т. д.

Экологические данные накапливались, и постепенно назрела потребность в обособлении самостоятельной науки, которая имела бы для начала название, определение, общую программу ис-

следований, а следовательно, собственное место в системе биологических дисциплин.

Названия предлагались разные. Часть ученых считала, что проблемы, которые мы называем экологическими, входят в состав *биогеографии*. Свой резон в этом был: условия в разных частях Земли неодинаковы, а потому отличаются приспособления к ним. Употреблялся термин «экономия природы» – отношения, дающие некий баланс. Однако отсутствие достаточно четкого определения сделало термин нежизнеспособным. В 1822 г. немецкий зоолог К. Хойзингер разделил зоологию на *зоографию* (описание видов) и *зоономию*, или историю животных. История, по его мысли, изучает законы возникновения и существования видов. В зоономию и должна была войти экология в современном ее понимании.

Исидор Сент-Илер использовал термин «*этология*». Сегодня мы знаем этологию как науку о поведении животных. У Сент-Илера наблюдается своеобразная смесь этологии и экологии. По его определению, этология изучает *отношения между существами в семьях и обществах, сборищах и сообществах*. Первые две категории обозначают внутривидовые группировки особей, две последние – межвидовые группировки. Легко видеть, что автор вплотную подошел к экологии популяций и сообществ, хотя представления о тех и других были еще не развиты.

В основе экологических представлений Сент-Илера лежат два принципа, против которых возразить нечего: наличие сильного взаимодействия между живой и неживой природой; непрерывность изменения организмов при их общении со средой и медленное изменение среды организмами, которые извлекают из нее что-то и что-то в нее выделяют. На этот теоретический фундамент в 1859 г. была поставлена программа исследований, которая выглядит так: «Ум и инстинкт у животных. Явления автоматические. Нравы животных; сохранение особи; сохранение вида. – Отыскивание пищи. – Обитание. Животные оседлые, блуждающие перемещающиеся. – Случайные перемещения; неправильные перемещения. – Общества животных. Временные и постоянные. Общественные виды животных. – Материнские за-

боты. Выбор места для кладки яиц. Строение гнезда, воспитание. Изменение привычек и вследствие этого инстинкта у домашних животных. Постоянство приобретенных инстинктивных явлений. Этологические воззрения, приложимые к растениям». В таком предельно кратком изложении хорошо виден уровень экологических представлений середины XIX века, со всеми достоинствами и недостатками.

Среди предтеч современной экологии особое место занимает российский исследователь французского происхождения Шарль Франсуа (Карл Францевич) Рулье. Остается только сожалеть о том, что при жизни он практически не был известен на Западе, да и сейчас остается ученым в основном «для домашнего пользования». Между тем этот выдающийся эколог и эволюционист представляет огромный интерес для любого человека, знакомящегося с экологией.

Все теоретические построения Рулье опираются на выведенные им четыре закона:

- постепенного развития всего сущего;
- общения животного с миром;
- нарастания сложности;
- увеличения разнообразия.

Из законов нам наиболее интересен второй. Вот известная цитата, расшифровывающая закон: «Представить себе животное, как и все действительно существующее, взятым отдельно от внешнего мира, есть величайший, даже невозможный парадокс». Эти слова, тривиальные в наши дни, были необходимы в те времена, когда в биологии господствовали формальные морфология и систематика без попыток объяснить происхождение тех или иных признаков.

Рулье принадлежит одно из первых *определений среды* – *совокупность всех внешних деятелей*. К «деятелям» он относил физические и биотические факторы, а также влияние человека на природу. При этом Рулье не воспринимал человечество как мощную экологическую силу, хотя признавал, что человек может изменять условия жизни диких видов. Он полагал также, что устойчивые внешние условия приводят к появлению устойчивых

признаков, и наоборот. Отсюда возник его интерес к выявлению адаптаций, общих для всех обитателей воды, почвы или наземно-воздушной среды. В поиске *общих приспособлений* он, независимо от Гумбольдта, пришел к *идее жизненных форм*, причем отлично видел, что такие формы не являются систематическими единицами и сходство между видами объясняется здесь не родством, а конвергенцией (напомним, что самих терминов «жизненная форма» и «конвергенция» Рулье не употреблял). Был он и в числе первых, кто заинтересовался *биоритмами*, считая, что периодичность в действии факторов ведет к периодичности в жизни животных и растений (именно с его подачи Н. А. Северцов и написал свою магистерскую диссертацию).

Рулье оказался одним из пионеров популяционной экологии. Он отметил существование в природе устойчивых *популяций*, которые называл общинами. К этой идее автор пришел довольно любопытным путем – наблюдая гнездовой консерватизм птиц. Смешанные на местах зимовок, они разлетаются гнездовать по четко определенным участкам, где и скрещиваются исключительно с «земляками». Приведенная ниже цитата – великолепный образчик талантливой интерпретации фактов: «Не должно казаться странным, что многие птицы перелетные живут на значительном географическом размещении и не только не мешаются между собою, но постоянно перелетают на родину, даже на старое пепелище... Ласточка... постоянно прилетает в свое урочище и отлетает от него со всеми особями данного околотка. Не очевидно ли, что в природе существует другая сводная единица, нежели в науке, которая знает только вид. Эта сводная единица есть соединение особей данного околотка или урочища – *община*, которая более одной особи, но менее научной единицы – *вида* (курсив наш. – О. Б., М. Я., И. Я., Б. П.). Вот один из случаев, где наука необходимо отделяется от действительности».

В научных исследованиях Рулье был противником изучения экзотики, считая, что в ближайшем природном окружении вполне достаточно интересного. Поэтому в качестве важной, большой и сложной задачи он предлагал «...исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных

и исследовать их в постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий». Тут он немного перегнул палку, и это породило забавный исторический анекдот.

Известно, что Северцов был учеником Рулье. Преклоняясь перед талантом учителя, он поставил эпитафией к своей диссертации приведенную цитату. Диссертация была высоко оценена рецензентом – академиком Миддендорфом. Однако под эпитафией Миддендорф написал: «Даже и самая ограниченная в своих желаниях лягушка не может довольствоваться тремя вершками болота! – подавно ученый». Мораль проста: при всех разногласиях специалистов в выборе предмета исследования надо изучать одно вместе с другим, а не одно вместо другого.

Подобно многим своим современникам, Рулье искал название для нового раздела науки. Это, пожалуй, наименее удачная часть его творчества. Будучи зоологом, он добавлял ко всем названиям приставку «зоо». Так появилось, например, слово «зообиология», смысл которого темен. Другое из предложенных им названий – «зооэтология» – заимствовано у Исидора Сент-Илера; третье – «зооэтика» – происходит от греческого «этос», т. е. обычай, характер. По Рулье, зооэтика является разделом систематики, изучающим образ жизни организмов.

Самое интересное, что есть у Рулье, – это программная часть. В ней прежде всего важны методические принципы экологии, актуальные до сегодняшнего дня:

1. Глубоко познать животных можно лишь исходя из их постоянного взаимодействия со средой.
2. Объектами исследования должны быть не только отдельные виды, но и их комплексы.
3. Экологическое исследование призвано отражать динамику изучаемых процессов и явлений.
4. Основное внимание направлять на наиболее характерные участки местной природы.
5. Исследование вести путем длительных стационарных комплексных наблюдений с охватом всего многообразия жизни животных в их взаимодействии со средой обитания.

6. Наблюдения в природе сочетать с лабораторными экспериментами, призванными вскрыть наиболее существенные связи организма с факторами среды.

7. Использовать в науке итоги практической деятельности человека (сельское хозяйство, промыслы, акклиматизация, одомашнивание).

Кроме того, в 1850 г. Рулье составил программу университетского курса зоологии. По справедливости ее надо бы назвать программой экологического курса, столь отчетлив в ней дух этой науки. Приведем программу целиком, чтобы каждый мог выделить в ней элементы экологии особей, популяций и сообществ и оценить диапазон интересов ученого. Отношения организма со средой автор делит на две группы явлений. Ему слово.

1. «Явления жизни особой».

«Добывание воздуха; выбор пищи; запасение себя пищею; выбор и постройка жилища; физическое размещение на земле; географическое размещение (нынешнее, первоначальное, зоологические полосы); геологическое размещение; связь организации животных с обнаруживанием указанных явлений».

2. «Явления жизни общей».

«Отношения животных к потомству. Отношение прямое – постройка гнезда, кладка яиц и т. д.; законы количественного и качественного размножения животных; уход за птенцами, кормление их и т. д.; отношение организации к сим явлениям. Отношение животного к животным одинакового с ним вида. Отношение прямое – жизнь в одиночестве; жизнь в товариществе; жизнь в обществе; отношение сих трех отделов к организации животных. Отношение обратное. Отношение животных к прочим животным (разного с ним вида). Отношение прямое. Отношение обратное – охранение животного от нападения сильнейшего средствами не материальными. Отношение животных к растениям. Прямое – животные живут на растениях; взаимная связь через питание; взаимная связь через дыхание. Обратное – растения живут на животных; растения образуются за счет умерших животных. Отношение к земле. Прямое животные разрушают землю; животные участвуют в образовании земли (образование коралловых рифов

в наше время, доисторическое образование пластов первозданных животных и т. д.). Обратное. Отношение животных к человеку. Прямое – порабощение и приручение животных; истребление животных; перенесение их. Обратное – одичание животных; польза и вред животных. Отношение животных к прочим деятелям (воздуху, температуре, степени сырости) физическим. Прямое – изменение физических условий вследствие жизнедеятельности животных. Обратное – периодичность в жизни животных (суточная, годовая, вековая); перемещение животных (ветром, водой), смерть (особи, вида)».

Программа уникальна для той эпохи, поскольку правильно поставить задачу куда трудней, чем найти ее верное решение. Рулье сильно опередил время, сформулировав целый ряд проблем, не до конца решенных (как будет видно из дальнейшего) и сегодня.

Мы подошли, наконец, к году рождения понятия «экология». Его «отцом» является немецкий профессор зоологии Энтст Геккель. Этот человек был вообще плодовит по части новых терминов. Среди самых известных – «онтогенез», «филогенез», «проморфология» (учение об основных формах). Об экологии Геккель впервые заговорил в книге «Всеобщая морфология организмов», которая вышла в 1866 г. *Место экологии в структуре биологии* по Геккелю таково. Биология делится на биостатику (морфологию) и биодинамику (физиологию). Физиология – на физиологию функций и физиологию отношений. К последней экология и относится, потому что рассматривает отношение организма к среде.

Общий подход Геккеля к экологии можно представить в следующем виде. Экологические явления развертываются на определенной территории, где живет то или иное число особей конкретных видов. Движущая сила экологических процессов – борьба за существование. На организмы действуют абиотические факторы и другие организмы. Между живыми объектами бывают как позитивные, так и негативные взаимодействия. Ко всем внешним воздействиям организмы приспосабливаются, вырабатывая адаптации. Геккель всячески призывал к изучению адаптаций. Сам изучал действие факторов, писал о летальных пределах и экологическом оптимуме, различал эври- и стенотермные виды (если

говорить в современных терминах). Любовь к этой работе наложила отпечаток на геккелевские определения экологии. У автора их несколько. Он не раз пытался конкретизировать определения, и вот что из этого получилось:

1. «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, т. к. они принуждают их приспосабливаться к себе. К неорганическим условиям существования... 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... Организмы, которые служат пищей остальным или паразитируют в них, во всяком случае относятся к данной категории органических условий существования».

2. «Под экологией мы подразумеваем науку об экономии, о домашнем быте животных организмов. Она исследует общие отношения животных как к их неорганической, так и органической среде, их дружественные и враждебные отношения к другим животным и растениям, с которыми они вступают в прямые или не прямые контакты, или, одним словом, все те запутанные взаимоотношения, которые Дарвин условно обозначил как борьбу за существование».

3. «Экология – наука о домохозяйстве организмов, об их жизненных нуждах и их отношениях к прочим организмам, совместно с которыми они живут (биоценоз, симбиоз, паразитизм)».

О каком домохозяйстве идет речь? Ответ в этимологии слова: греческое «ойкос» означает «дом». Но что это за дом? Весенняя лужа, в которой плещутся щитни и ползают амебы, или вся планета? Какое место занимает в доме каждый из его обитателей, и какими домашними делами он занимается? Приблизительный

ответ на эти и многие другие вопросы дает современная экология, о которой будет рассказано в следующих главах.

О структуре современной экологии

Любая наука должна иметь определение, объект изучения, цель, задачи и методы.

С *определением* экологии ситуация не столь проста, как хотелось бы. Геккелевские формулировки устарели и стали достоянием истории. По мере развития экологии возбуждался большой интерес то к одним, то к другим направлениям исследований и, соответственно, появлялись новые, непохожие друг на друга определения:

1. Основная задача экологии – изучение популяций и, главное, динамики их численности (Ч. Элтон, 1930).

2. Экология – наука о сообществах (И. Карпентер, 1962).

3. Экология – наука о структуре природы, характеризующаяся энергетическим подходом к исследованию природных явлений (Ю. Одум, 1963).

Определений предложено множество. Их критический анализ не входит в задачу данной работы. Поэтому ограничимся одним из известных, на которое будем опираться при последующих рассуждениях.

**Экология – наука о структуре и функционировании
надорганизменных живых систем**

В данном определении важны два параметра. Прежде всего, под системами надорганизменного уровня понимаются популяции и сообщества, но не отдельные особи и не клетки многоклеточного организма. Почему же тогда говорят об экологии особи? А потому, что особь, реагирующая определенным образом на внешние воздействия, является представителем группы, т. е. популяции. И изучение особей – это средство познания приспособительных реакций популяции.

Далее, большую смысловую нагрузку несет слово «система».

**Система – это совокупность упорядоченно
взаимодействующих компонентов,
образующих единое целое**

Любая система имеет пространственные и временные границы. Системам присуща открытость, то есть обмен веществом, энергией и информацией с окружающим миром. Система всегда внутренне неоднородна. Она состоит из ряда разных по свойствам компонентов, между которыми происходят взаимодействия различной силы и длительности. Одним из главных признаков любой системы (в том числе живой) является наличие так называемых *эмерджентных свойств*. Это свойства, которые присущи системе в целом, но отсутствуют у любой отдельной ее части. Например, популяция, состоящая из особей, имеет такую характеристику, как численность. Понятно, что говорить о численности одной особи бессмысленно. Подход к популяциям и сообществам как к системам позволяет четко различать их самые существенные черты и, следовательно, облегчает понимание происходящих в них процессов.

В определении экологии указаны ее *объекты*. Исходя из этого же определения, основная *цель* экологии – всестороннее изучение надорганизменных живых систем. Цель достигается многими способами, и на этом пути наука дробится на ряд *разделов*, каждый из которых посвящен решению более частных *задач*. Разделов экологии много. Остановимся на классических.

Аутэкология (экология особи, факториальная экология) изучает отношения организма с внешней средой, т. е. с отдельными факторами и с их совокупностью. При этом выясняются пределы выживания и оптимальные условия, сопряженное действие факторов (температуры и влажности, температуры и пищи и т. д.), реакции организма на внешние воздействия в разном возрасте, в разное время суток, по сезонам года. Сравниваются реакции родственных групп в разных ландшафтах и неродственных групп в сходных условиях. Распространено мнение, что этот раздел экологии занимается реакциями только на абиотические факторы, а

внутри- и межвидовые взаимодействия относятся к экологии популяций и сообществ.

Демэкология (популяционная экология) посвящена отношениям популяций со средой. Круг изучаемых проблем велик: условия формирования популяций, их ареал, пространственная, возрастная, половая и социальная структура, численность и ее динамика, генетические характеристики и т. д.

Синэкология (экология сообществ) рассматривает отношения со средой устойчивых многовидовых группировок – сообществ. Сюда входят вопросы формирования и развития сообществ, их видового состава, характера межвидовых взаимодействий, продуктивности, изучаются механизмы поддержания устойчивости сообществ, потоки энергии в них и пр.

Теоретическая экология занимается формированием понятийного аппарата: уточняет основные понятия, формулировки, теории, устанавливает соотношение различных понятий, необходимость введения новых терминов и отмены устаревших.

Прикладная экология определяет способы использования данных предыдущих разделов в хозяйственной деятельности человека. Точнее, способ всегда один, меняющийся лишь в деталях. *Знание* закономерностей природы позволяет прогнозировать ее состояние; на основе *прогнозов* осуществляется *управление* природными процессами. Таким путем регламентируются вылов рыбы, сведение лесов, предельно допустимые концентрации веществ в стоках предприятий и иные аспекты человеческой деятельности.

Из сказанного становится понятным, что экология входит в крайне узкий круг фундаментальных биологических наук. Популяционная структура и «членство» в сообществах – атрибуты всех без исключения биологических видов. Экология, таким образом, изучает наиболее общие закономерности, управляющие жизнью на Земле безотносительно к систематической принадлежности конкретных объектов. Сравниться с ней в этом плане могут разве что молекулярная биология, генетика и эволюционная теория.

Методы экологии многочисленны. В ее распоряжении находится инструментальная база других биологических дисциплин, физики, химии, математический аппарат. Перечисление всего

было бы утомительно. Главное то, что экология – наука в целом статистическая, а ее основной метод можно охарактеризовать как *количественный*. Решение любой экологической задачи построено на измерениях и подсчетах, и главные понятия экологии имеют то или иное цифровое выражение. Судите сами: ареал и численность, пределы выживания и стратегии размножения, чистая продуктивность сообщества и скорость роста популяции, биоритм и трофическая пирамида...

Популяции и сообщества обладают замечательной способностью к *саморегуляции*. Это значит, что они могут возвращаться к исходному состоянию, от которого отклонились по каким-то причинам. Сдвиг равновесия и возврат к нему могут быть описаны математически. Поэтому в экологию проник сложный метод математического моделирования, где применяются дифференциальное и интегральное исчисление и другие разделы высшей математики. Что же такое модель и зачем она нужна?

<p>Модель – это абстрактное воспроизведение реального объекта или процесса</p>

Что значит абстрактное? Абстракция – это отвлечение. А от чего мы отвлекаемся? От второстепенных свойств объекта, выделяя только те, которые считаем главными. По этим выделенным свойствам объект можно узнать. Говоря простым языком, модель – упрощенное воспроизведение чего-либо. Зачем упрощать? Затем, чтобы отбросить лишнее и понять *принцип* устройства и функционирования объекта, или даже целой группы объектов.

Математические модели являются сложными по форме описаниями еще более сложных природных процессов. Однако экологи широко используют и сравнительно простые модели. Здесь они ничем не отличаются от всех остальных людей. Текст, который вы читаете, – это *словесная модель*. Данному виду моделирования мы учимся раньше всего, когда начинаем говорить. Чуть позже овладеваем *моделями физическими* (реальными) – от плюшевого медведя до вставных зубов. Как пример физических моделей в экологии приведем аквариум-

ные модели водных экосистем. Овладевая рисованием, мы приступаем к изготовлению *графических моделей*. Будущий эколог начинает с изображения солнышка или избушки и постепенно приходит к графикам скорости роста популяции или блок-схемам, показывающим перенос энергии в экосистеме и другие природные явления.

Теперь, когда мы знаем в общих чертах, откуда взялась экология, чем и как она занимается, обратимся к тем интересным фактам, закономерностям и дискуссиям, которые родились за последние полторы сотни лет в разных ее отраслях.

Аутэкология

Аутэкологию официально выделили в конце XIX века ботаники К. Шретер и О. Кирхнен. С этого времени исследователи интенсивно изучали действие внешних факторов на организм: оптимальные и летальные дозы факторов, их влияние на форму, окраску, плодовитость, темпы развития и особенности поведения организма, периодизмы в жизни разных видов, сопряженное действие факторов и пр. В ходе частных исследований постепенно вырисовывался общий *характер отношений организма со средой*. Сегодня принято считать, что эти отношения являются:

- 1) *нерасторжимыми* – отрыв организма от среды невозможен;
- 2) *постоянными* – организм живет в определенной среде всю свою жизнь;
- 3) *реципрокными* – среда воздействует на организм, и наоборот;
- 4) *частными* – специфическими для каждого организма.

Для того чтобы правильно описать воздействия среды на организм и реакции организма, были необходимы соответствующие термины. Например, требовалось определение понятия «среда». И здесь быстро выяснилось, что одним этим словом не обойтись. Слишком уж разнообразны и среда, и населяющие ее организмы. Постепенно образовалась целая система «средовых» понятий экологии.

Об основных «средовых» понятиях

Самое широкое среди подобных понятий – «внешняя среда».

**Внешняя среда –
это физическое окружение организмов**

В определении подразумеваются все возможные варианты окружения, какие только встречаются на планете. Попытка типизировать эти варианты привела к представлению о средах жизни.

**Среда жизни – это подразделение внешней среды
со специфическим набором физических параметров**

Выделяют четыре среды жизни: *наземно-воздушную, водную, почвенную и организменную*. Каждая из них характеризуется огромным качественным своеобразием, а обитатели любой из этих сред (*аэро-, гидро-, эдафобионты, паразиты*), как правило, легко узнаваемы. Отсюда возникла задача выделить основные свойства сред жизни и наиболее распространенные приспособления к ним. Если со свойствами дело обстоит более или менее благополучно, то выделение общих адаптаций затрудняется их исключительным разнообразием.

Свойства наземно-воздушной среды жизни – высокая степень гравитации, большие прозрачность и подвижность, резкие колебания температуры и влажности. Среди *адаптаций* можно назвать мощные скелетные образования, приспособления к передвижению по твердому субстрату и к полету, органы воздушного дыхания (у животных они обычно «убраны» вглубь тела), воздушный перенос половых продуктов и семян у растений, сильное расчленение вегетативных органов растений.

Свойства водной среды жизни – малая гравитация, относительно высокие плотность и подвижность, сравнительно малая прозрачность, большая теплоемкость. Следует добавить, что вода – универсальный в масштабах планеты растворитель. Общими *адаптациями* считаются сравнительно слабые скелеты, обтекаемая форма тела, слизистые покровы, наличие гидростатических

органов и жабр, использование растворенных в воде солей для построения скелета, особенности осморегуляции (пресноводные организмы удаляют избытки воды, морские – избытки солей).

Свойства почвенной среды жизни – трехфазное состояние (твердые частицы, вода и газы), высокая плотность, непрозрачность (кроме самых верхних слоев), малые колебания значений факторов. *Адаптации* – вальковатая и червеобразная форма тела, прочные и гибкие покровы, отсутствие органов зрения, наличие роющих органов, сапрофагия (питание органическими остатками).

Свойства организменной среды жизни – резко выраженный островной характер (каждый хозяин – остров), отсутствие света, бескислородность (хотя и не всегда), сильная химическая агрессивность, подвижность (имеется в виду движение веществ в просветах полых органов и движение самих органов). *Адаптации* – органы проникновения в хозяина, органы прикрепления, синцитиальное строение покровов (отдельные клетки сливаются в нечеточное многоядерное образование, одевающее тело сплошной пластиной), отсутствие органов зрения и тонкая хеморецепция, анаэробный тип обмена веществ, высокая плодовитость.

Каждая среда жизни отличается не только качественным своеобразием, но и разнообразием условий. Это разнообразие тоже до известной степени поддается типизации. Среду жизни можно расчленить на более мелкие составные части, именуемые средами обитания.

**Среда обитания – подразделение среды жизни
с относительной географической
и экологической определенностью**

Легко понять, что соленые и пресные, стоячие и текущие, теплые и холодные, освещаемые и неосвещаемые воды – это разные среды обитания в рамках одной среды жизни. Аналогичным образом, паразиты населяют теплокровных и холоднокровных хозяев, могут жить в струе (просвет кишечника) и в механически статичных условиях (мозг), в кислородных и бескислородных условиях. Показательно, что сред жизни всего четыре, а среды обитания не

сосчитаны. Комбинации возможны разные. Известно, что коралловые полипы живут в соленой, теплой, текучей, освещаемой воде. Изменив любой из названных параметров на противоположный, мы получим другую среду обитания, в которой они не выживут.

Среда обитания делится на еще более мелкие части – биотопы.

**Биотоп – участок среды обитания
с более или менее однородными условиями**

Эти однородные условия оказываются пригодны для целого ряда видов, которые в совокупности составляют население биотопа – биоценоз (сообщество). О сообществах мы будем говорить подробно в одной из следующих глав.

Среда жизни, среда обитания и биотоп – это термины, которые используются применительно к группам видов. Эти группы и особенности их жизни изучаются такими науками, как паразитология, гидробиология и эдафобиология, а население биотопа, называемое сообществом, рассматривается в синэкологических исследованиях. К последним мы обратимся в соответствующем разделе. Но и для отдельного вида существуют свои базовые «средовые» понятия. Одно из таких понятий – местообитание.

**Местообитание – часть среды обитания,
характеризующаяся условиями существования
определенного вида**

Местообитание – это фактически область распространения вида. Однако такая область обозначается термином *ареал*. Если ареал и местообитание территориально совпадают, в чем тогда разница между ними? Дело в том, что ареал – понятие скорее географическое, чем экологическое. Оно указывает, *где* обитает вид. А понятие местообитание, будучи экологическим, показывает, *в каких условиях* существует вид в данном пространстве. Таким образом, различие понятий состоит не в территории, но в исследовательском подходе.

Интересен вопрос о пространственном соотношении местообитания и биотопа. Иногда они территориально совпадают. Это бывает, как правило, с узкоэндемичными видами (населяющими крайне ограниченную территорию). Возможно это и на самых ранних стадиях существования вида, когда он еще не успел расселиться, а также на последних стадиях вымирания, когда какой-то биотоп становится для вида «последним оплотом». Обычно же виды расселены настолько широко, что их местообитание охватывает несколько или даже много биотопов. Это касается видов-космополитов вроде комнатной мухи и серой крысы, а также многих персонажей русских сказок: зайца (и беляка, и русака), лисы, волка, бурого медведя.

В местообитании часто приходится выделять внутренние подразделения под названием станции.

**Стация – часть местообитания,
используемая в ограниченное время
либо для ограниченных целей**

Ограниченность времени и целей часто совпадают. Характерный пример – перелетные птицы, у которых места размножения и зимовки пространственно разделены. Сходны с ними тихоокеанские лососи. Одна из их стаций – море, где они нагуливаются несколько лет; другая – реки, в которых они размножаются, но не питаются. Наличие стаций характерно для любых видов, меняющих по ходу жизненного цикла среды жизни, – амфибий, стрекоз, многих паразитов.

В определении местообитания осталось неясным словосочетание «условия существования».

**Условия существования – совокупность
факторов, необходимых для жизни вида**

Специальные комментарии к этому определению не требуются. В нем не расшифровано единственное слово – «фактор». Оно является одним из центральных в экологии, а потому рассказу о факторах мы посвятим отдельный раздел.

Об экологических факторах

**Фактор – любой элемент среды,
способный оказывать прямое влияние
на организмы**

Сам факт влияния хорошо известен любому школьнику. Но не всем известны *типы влияния факторов*, т. е. характеристики живой материи, которые складываются в результате внешних воздействий. Факторы

- определяют географическое распространение организмов;
- обуславливают появление приспособлений;
- влияют на численность популяций и видов через смертность и плодовитость.

Обратим внимание на принципиально важную вещь: в определении говорится о *прямом* влиянии. Если внешний агент действует на организм опосредованно, через промежуточные звенья, фактором он не является. Например, паразит живет в хозяине, который в данное время голодает. От голода в организме хозяина происходят изменения, способные повредить паразиту. Это не значит, что пища хозяина – фактор, действующий на паразита. Она – фактор только для хозяина. Подобным образом, атмосферные осадки смывают в озеро удобрения с полей. Стоки изменяют химизм воды и тем самым действуют на гидробионтов. Фактором для гидробионтов являются соединения, попавшие в водоем, но не осадки.

Разнообразие экологических факторов породило необходимость классифицировать их. Рассмотрим три классификации, основанные на разных принципах.

1. По природе фактора:

- а) *абиотические* (климатические факторы, гравитация, субстраты);
- б) *биотические* (воздействия других биологических видов);
- в) *антропоические* (воздействия человека).

Последняя группа не идеальна с точки зрения экологии. Человек при разных видах деятельности выступает в роли то био-

тического (прямое уничтожение особей), то абиотического (разрушение ландшафтов) фактора.

2. По связи с плотностью популяции:

а) *не зависящие от плотности* – эффект действия фактора не зависит от плотности популяции, т. е. от числа особей на единицу площади или объема;

б) *зависящие от плотности* – эффект действия фактора зависит от плотности популяции.

Считается, что к первой группе относятся абиотические, ко второй – биотические факторы. Чтобы понять это, представьте, как люди пришли загорать. Эффект действия освещенности на загорающих не зависит от того, два человека лежит на пляже или триста. То же относится к температуре, влажности и т. д. Противоположную картину можно наблюдать в детском саду или в воинской части. Чем больше скученность людей в группе, тем резче вспыхивает эпидемия. Значит, эффект действия фактора (возбудителя болезни) зависит от плотности.

Данная классификация имеет два недостатка. Во-первых, ее применение эффективно только для групп особей. А когда в банке сидит одна подопытная мышь, говорить о плотности затруднительно. Во-вторых, эффект действия абиотических факторов иногда тоже может зависеть от плотности популяции. Например, ограниченное число убежищ для животных действует на них совсем по разному при низкой численности (избыток ресурса) и при высокой (его дефицит).

3. По периодичности действия:

а) *стабильные* (гравитация, солнечная постоянная, состав атмосферы, воды, почвы, рельеф); их влияние обуславливает распределение, но не численность организмов;

б) *первичные периодические* (освещенность, температура, факторы, изменяющиеся с приливами и отливами); обусловлены астрономическими явлениями – вращением Земли вокруг Солнца и своей оси, лунными фазами; эти факторы старше жизни на Земле, и адаптации к ним – самые древние и тонкие;

в) *вторичные периодические* (влажность, внутривидовые взаимодействия, наличие растительной пищи); их изменения – следствие изменений факторов предыдущей группы (так, влажность вторична по отношению к температуре); адаптации к ним – не столь древние;

г) *непериодические* (природные катаклизмы, межвидовые отношения).

В основе классификации лежит здравая мысль, что характер и глубина влияния факторов определяется не только их свойствами, но в первую очередь – степенью стабильности или изменчивости. Предполагается, что роль изменчивых факторов в жизни организмов больше, чем устойчивых. Классификация хороша тем, что изучает динамику природных явлений, а это всегда интересно. Но есть в ней и некоторые изъяны. Например, в межвидовых отношениях нередок четкий периодизм. Он наблюдается в циклических колебаниях численности хищников и жертв, паразитов и хозяев. Об этих колебаниях речь пойдет в следующей главе. Кроме того, факторы, названные первичными периодическими, иногда вообще не имеют периодизма, либо он почти не выражен (температура в воде на больших глубинах, в почве или в теплокровном хозяине).

4. По истощаемости:

а) *условия* – меняющиеся во времени и пространстве факторы, на которые организмы реагируют по-разному в зависимости от их значений (температура, влажность, соленость, скорость течения и др.);

б) *ресурсы* – факторы с измеряемым наличным запасом (пространство, пища, вода, газы, особи противоположного пола). Ресурс потребляется, запас расходуется и в принципе может быть исчерпан. Потребляя ресурс, организм делает его менее доступным или вовсе недоступным для других организмов.

Известные факторы не укладываются целиком в данную классификацию. Например, свет является, по логике вещей, условием. Однако для многих растений в условиях затенения он становится одновременно и ресурсом.

Мы видим, что универсальная, безукоризненная классификация факторов пока не создана.

Какова бы ни была классификация факторов, при изучении их действия на живые организмы наука открывала закономерности, важные с теоретической точки зрения.

В середине XIX века один из основателей агрохимии Юстус Либих изучал питание растений. Среди прочего, он поднял вопрос о роли фосфора, серы, металлов и других химических элементов в этом процессе. Поставленные им опыты были гениально просты: растению предлагали в изобилии все элементы, кроме какого-то одного, и смотрели, что из этого получится. В итоге получился закон Либиха, известный также как «закон минимума»:

Рост и развитие растений ограничиваются элементом с минимальной концентрацией

«Ограничители» жизни существуют не только у растений и не только в виде химических элементов. Устанавливать лимит жизни, тормозить или пресекать ее может абсолютно любой фактор. Значения его могут быть как слишком малы, так и чересчур велики. Недаром мы жалуемся на жару летом и на холод зимой, хотя в обоих случаях говорим об одном и том же факторе – температуре. Если его значения окажутся смертельными, он будет называться лимитирующим (ограничивающим) фактором.

Ограничивающий фактор – тот, значение которого лежит за пределами толерантности организма

Под толерантностью подразумевается способность переносить определенный диапазон значений фактора. Пределы толерантности хорошо увязываются с генетическим понятием «*норма реакции*». По определению, *норма реакции – это диапазон экспрессивности варьирующего признака*. В свою очередь, экспрессивность – это степень выраженности признака. Норма реакции наследуется, значит, любой признак способен меняться лишь в строго определенных пределах. Когда значения фактора становятся «запредельными», организм не может адекватно реагировать на

них и гибнет. Заметим, что летальные дозы факторов могут возникать лишь кратковременно. Более того, жизнь нередко лимитируется не летальными, а просто пессимальными, угнетающими дозами фактора. Хитрость здесь в том, что приближение фактора к экстремальным значениям делает выживание дорогостоящим, а организмы – слабо защищенными от других факторов.

Лимитирующие факторы удобней всего изучать на границах обширных ареалов. Здесь представители видов пребывают в экстремальных условиях, на пределе собственных возможностей. Поэтому можно определить, какой именно фактор ограничивает распространение вида. Например, температурный лимит хорошо виден у многих птиц и насекомых: повышение средних летних или годовых температур не раз вызывало расширение их ареалов.

Необходимо также отметить, что любой сдвиг во внешней среде способен сделать «простой» фактор лимитирующим. Хороший пример приводится в популярном учебнике Ю. Одума. В один из морских заливов близ Нью-Йорка впадает ряд рек, по берегам которых в свое время построили много утиных ферм. В залив со слабой циркуляцией воды стал попадать утиный помет, и в воде выросла концентрация азотсодержащей органики. В итоге наблюдали вспышку численности зеленых жгутиконосцев и исчезновение диатомовых водорослей и динофлагеллят, кормящихся нитратами. Причина в том, что жгутиконосцы не ждут, пока органика восстановится до нитратов и «выгребают» пищевой ресурс, тесня конкурентов. Таким образом, сдвиг по содержанию азота сделал когда-то единичные зеленые водоросли лимитирующим фактором для диатомовых.

Ограничивающие факторы определяют область распространения вида. При этом они могут отличаться на разных участках границы ареала, особенно если ареал велик: в одном месте это будет температура, в другом – пища, в третьем – субстрат и т. д.

Рассматривая весь диапазон переносимых значений фактора, американский эколог Виктор Шелфорд вывел принцип, который формулируется так:

**У каждого вида есть пределы толерантности,
внутри которых лежит экологический оптимум**

Этот принцип иллюстрируется графиком (рис. 1), где на оси абсцисс откладываются значения фактора, а на оси ординат – выживаемость (фактически степень благоденствия вида или популяции).

Экологический *оптимум* означает здесь дозы фактора, при которых особи имеют наибольшую жизнеспособность. На графике это центральная заштрихованная часть. Боковые заштрихованные участки показывают так называемую *зону пессимума* (угнетения), в которой особи еще могут жить, но это дается им с трудом. Точки соприкосновения графика с горизонтальной осью – это предельные значения фактора, за которыми он становится лимитирующим.

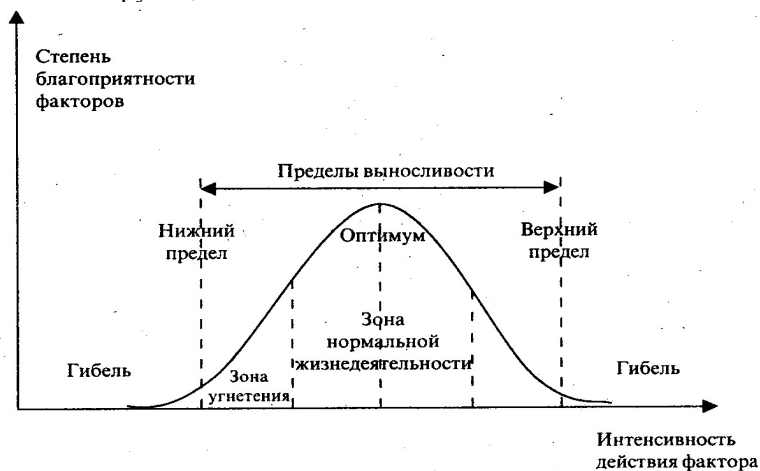


Рис. 1. Пределы выносливости по отношению к отдельному экологическому фактору

Узкие пределы толерантности являются признаком специализации. Обычно считают, что это плохо. Действительно, широкие пределы позволяют выживать в изменчивой среде (особенно на больших территориях). Однако узкие пределы помогают вы-

жить в стабильных условиях, где за счет специализации организмы приобретают высокую эффективность.

Отметим еще два момента. Во-первых, одно и то же значение фактора неодинаково влияет на разные функции организма. Оптимум для одних функций может оказаться пессимумом для других. Известно, что у рыб температурный оптимум для созревания гамет не годится для икрометания. Высокая температура у холоднокровных животных стимулирует обмен веществ и тормозит двигательную активность, вызывая тепловое оцепенение. Во-вторых, пределы толерантности по отношению к любому фактору изрядно меняются на разных стадиях жизненного цикла, особенно если его стадии не похожи друг на друга. Личинкам аскариды для нормального развития требуется кислород, а для взрослых особей он токсичен. Иммунный статус человека меняется с возрастом. Ареалы видов определяются, как правило, ограничениями именно для слабых стадий, с самыми узкими пределами толерантности.

График меняет высоту и ширину при сопряженном (совместном) действии факторов, речь о котором пойдет ниже. Так, все мы знаем, что хорошо выпившему человеку холод нипочем. Спирт – высоко калорийный продукт, и обилие подобной пищи расширяет на время пределы толерантности (выносливости) по отношению к температуре. Любителям париться в бане известно и то, что высокая температура легче переносится при низкой влажности.

Виды, которым доступен широкий диапазон температур, называются *эвритермными*, а те, что живут в узком – *стенотермными*. По аналогии говорят об *эври- и стеногалинных* (по отношению к солености), *эври- и стенофагах* (по спектру питания) и других видах. Интересно, однако, определить, насколько велика выносливость того или иного вида по отношению ко всей совокупности факторов. Для этого дано понятие «экологическая валентность».

<p>Экологическая валентность – это способность вида заселять среду с большим или меньшим диапазоном условий</p>
--

Если диапазон велик, вид считается *эврибионтным*, если мал – *стенобионтным*. Экологическая валентность варьирует в живой природе резко. Волки населяют тундру, таежную зону и степи. Бурый медведь встречается по всей таежной зоне Евразии, в Северной Америке – от Аляски до Мексики, а в историческое время обитал и в Северной Африке. Понятно, что освоить такие колоссальные территории, резко различные по совокупности условий, немыслимо без значительной экологической валентности. В противоположность этим видам, коралловые полипы, хотя и расселены широко, отличаются низкой валентностью. Им требуется сильно соленая океанская вода с высокой, мало колеблющейся температурой и небольшая глубина. Им еще повезло, что на планете столько мест с пригодными условиями.

Диапазоны некоторых факторов могут закономерно меняться во времени. Это вызывает в живых системах столь же закономерные колебания, которые называются биоритмами.

**Биоритм – равномерное чередование
во времени биологических явлений и процессов**

Внешнее выражение биоритма состоит в том, что минимум и максимум жизненных процессов приурочены к определенному времени суток, года и т. д. Подобно любому ритму, он имеет *частоту* – число циклов в единицу времени. Внешние факторы, как уже говорилось, являются *сигналами*, запускающими или тормозящими процессы.

Распространены две классификации биоритмов.

1. По происхождению:

а) **эндогенные** – от среды не зависят и обеспечивают непрерывные потребности текущей жизни (нервные импульсы, автоматия сердца, дыхание, дрожание, деление клетки, работа кишечника, испускание жидкостей); эти ритмы обычно коротки (от долей секунды до минут, реже часов и более) и неперменны при постоянных внешних условиях, лежащих в пределах оптимума;

б) **экзогенные** – являются реакцией на колебание значений факторов.

2. По длительности:

а) **высокой частоты**: до 0,5 часа (сюда относятся в основном эндогенные ритмы);

б) **средней частоты**: 0,5 часа – 6 дней; среди них выделяют

- *ультрадный*: 0,5 – 20 часов;

- *циркадный* (суточный): 20 – 28 часов;

- *инфрадный*: 28 часов – 6 дней;

в) **малой частоты**: 6 дней – 1 год; делятся на

- *циркасептанный* (недельный);

- *циркавинтанный*: около 20 дней;

- *циркатригинтанный* (лунный): около 30 дней;

- *цирканный* (годовой).

О биоритмах существует обширная литература, есть даже целая наука *хронобиология*. Мы же ограничимся краткими характеристиками трех наиболее распространенных биоритмов.

Сезонные биоритмы синхронизируются (определяются) расстоянием от Земли до Солнца. При изменении расстояния меняются прежде всего освещенность и температура. Это сказывается на состоянии целых ландшафтов. В самом общем виде сезонные ритмы определяют ход жизненных циклов. Примеры:

а) периодичность размножения – половое созревание животных и цветение растений, брачные окраска и поведение, устройство гнезд и логовищ, забота о потомстве;

б) смена или прекращение питания у зимующих видов (куриные птицы, олени, многие рыбы);

в) нагулы (жировки) и запасание корма на зиму (пищуха, белка, бурундук, хомяк, кедровка, сойка, жуки-навозники, общественные насекомые);

г) линька у многих птиц и зверей;

д) диапауза (спячка) у множества растений, холоднокровных животных, медведя, барсука, ежа;

е) перелеты и кочевья птиц, для которых сигнальными могут быть самые разные факторы:

- длина светового дня (грач, скворец, жаворонок);

- наличие корма (соловей, пеночка, ласточка, кукушка);

- температура (стриж, иволга, коростель, перепел);

ж) цикломорфоз (изменение формы) пресноводного планктона. По разным версиям его причинами могут быть изменения температуры, плотности и вязкости воды, условий питания, необходимость избегания хищников и др. Дафнии и коловратки дают в течение года несколько поколений, различающихся морфологически. Израильский пустынный кустарник *Teucrium polium* имеет во влажный сезон сильно рассеченные листья с тонкой кутикулой, а в сухой – цельные, мелкие и кожистые листья;

з) однолетние эфемерные растения активны во влажное время года, весной или осенью (крупка весенняя, вероника весенняя и др.). У многих однолетних пустынных видов дождь служит стимулятором прорастания семян. В самих семенах находятся вещества, подавляющие прорастание. Они вымываются дождем нужной силы (но не продолжительности).

и) рачок-бокоплав *Gammarus linnaeus* на Аляске имеет отчетливый сезонный ритм потребления кислорода: минимум потребления наблюдается в феврале, когда и в воде содержание газа близко к нулю;

к) в затопляемых участках речных пойм личинки многих сосальщиков концентрируются именно в период половодья, где заражают позвоночных животных.

Ботаникам хорошо известны растения длинного дня (картофель, пшеница, шпинат), цветение которых идет при световом дне более 12 часов. Есть также растения короткого дня (конопля, табак) и нейтральные (горчица, одуванчик, томат). Цветение последних возможно при любой длине светового дня, лишь бы она не была критически малой. В удлиняющийся день размножается ряд мелких хищников и грызунов, в укорачивающийся – многие жвачные. Куколки бабочек-сатурний спят, пока световой день не перевалит за 8 часов. После этого куколка выделяет нейрого르몬ы пробуждения. У широко расселенных видов в разных частях ареала сроки наступления сезонных явлений сдвигаются. Установлено, что в Европе сдвиг равен трем дням на каждый градус широты, пять градусов долготы и при подъеме на 120 метров над уровнем моря.

Лунные (приливно-отливные) биоритмы синхронизируются вращением Луны вокруг Земли (29,5 суток) и Земли по отноше-

нию к Луне (24 часа 50 минут). Лунные фазы являются причиной морских приливов и отливов. Максимальная высота прилива наблюдается раз в две недели. В приливно-отливной зоне изменяются многие факторы: уровень воды, ее температура, соленость, рН, содержание кислорода, силикатов и др. Примеры:

а) морские ресничные черви при низкой воде поднимаются на поверхность песка, при высокой – прячутся, избегая хищников;

б) у многих видов-фильтраторов, ведущих прикрепленный образ жизни (моллюсков, усоногих раков, многощетинковых червей), происходит чередование периодов фильтрации и покоя;

в) у мелководных крабов пигмент меланин в покровах в приливы концентрируется, в отливы – рассредоточивается, что обеспечивает покровительственную окраску при соответствующем освещении;

г) североамериканская рыбка *Laurestes* в новолуние, при максимальном приливе выбрасывается на песок и, зарывшись, нерестится; до следующего большого прилива (3–4 дня) икра развивается в песке; в большой прилив вылупившиеся личинки уходят в воду;

д) роение ряда хирономид и поденок, размножение японских морских лилий, начало двухмесячной беременности гигантских лесных крыс Малайзии обычно происходят в полнолуние. Лунные половые циклы известны у некоторых полихет, насекомых, птиц и азиатских буйволов.

е) у знаменитого многощетинкового червя *Palolo* размножение происходит раз в год, в определенный час определенного дня, когда луна находится в последней четверти. В это время животные собираются в гигантские скопления.

Суточные биоритмы синхронизируются вращением Земли вокруг своей оси (смена дня и ночи), а также вокруг Солнца (длина дня и ночи). Как и при сезонных ритмах, меняются в первую очередь освещенность и температура, но сроки изменений короче, а амплитуда меньше. Суточные биоритмы в общем виде представляют собой чередование периодов активности и покоя. Животных делят по этому признаку на дневных, сумеречных, ночных и круглосуточно активных. Причины разные – доступ-

ность добычи, подходящий температурный режим и др. У зверей во время сна существенно изменяются многие физиологические параметры: сердечный ритм, частота и глубина дыхания, потоотделение, объем и состав мочи, работа мозга. Очень сильные физиологические сдвиги наблюдаются у летучих мышей. Сон в летний день настолько ослабляет обменные процессы, что температура тела этих животных следует за температурой среды. К ночи для взлета им нужен долгий разогрев за счет «сжигания» органики. А ночью это зверьки с высокой температурой тела и интенсивной двигательной активностью. У растений хорошо выражены ритмы фотосинтеза, газообмена и транспирации, поднятия и опускания листьев, открывания и закрывания цветов (вспомните часы Линнея). У светящихся морских перидиниевых водорослей *Goniaulax polyedra* пик фотосинтеза наблюдается днем, а пик люминесценции – ночью. Еще один замечательный пример – это масштабные вертикальные миграции морского зоопланктона (ночью – вверх, днем – вниз до 500 м). Согласно одной из теорий, объясняющих этот феномен, после ночного питания в верхних слоях воды низкая температура глубин помогает эффективно использовать пищу для роста. Суточные ритмы лежат в основе способности организмов чувствовать время. Эта способность названа *биологическими часами*.

Изучение биоритмов показало, что у разных видов они могут быть сопряжены. Например, постельный клоп сосет человека по ночам, пока тот спит. Днем они меняются местами: человек отправляется на работу, а клоп – на отдых. Личинки паразитических нематод-нитчаток живут в крови человека. Днем они находятся в глубокой части венозного русла. Зато к ночи происходит миграция в сосуды кожи. В это время человек спит, а на него активно нападают кровососущие насекомые. Они поглощают с кровью паразитов и работают как переносчики. В данном случае мы видим сопряженность ритмов трех биологических видов – паразита и хозяев двух категорий. Сопряженность биоритмов встречается во многих парах паразит – хозяин, хищник – жертва, растение – опылитель. Показательно, что она имеет и суточное, и сезонное проявление.

И еще одна существенная закономерность. Биологическим ритмам, как и биологическим видам, свойственно *относительное постоянство*. Это значит, что в них сочетаются *устойчивость и пластичность*. Устойчивость обеспечивает осуществление биоритма в определенных условиях. Иногда он держится в старых рамках даже при смене условий. Например, в Заполярье, при вечном дне, лесные птицы сохраняют летом суточный ритм, свойственный видам средних широт. Ритмы двигательной активности часто сохраняются у животных, выращенных даже при постоянной температуре и освещенности. Многие животные Южного полушария (страусы, динго и др.) размножаются в Северном полушарии осенью или зимой, когда на их родине весна или лето. Такое постоянство в высокой степени характерно для эндогенных, генетически обусловленных ритмов. Однако было замечено, что протекание многих биоритмов зависит от конкретной обстановки. Это знает всякий, кому довелось менять часовые пояса, летая, скажем, из Европы на Дальний Восток. В пустыне мокрицы и жуки-чернотелки активны в те часы, когда температура и влажность на поверхности почвы оптимальны – ночью, только вечером, рано утром либо весь день. Цветы шафрана перестают открываться при низкой температуре, а цветы одуванчика – при слабой освещенности. Многие наши листопадные виды при длинном дне и теплом климате становятся вечнозелеными. Береза бородавчатая при дне длиннее 15 часов растет непрерывно и листьев не сбрасывает. А при десятичасовом дне начинается листопад и переход в состояние зимнего покоя даже при высокой температуре. Известен опыт по перевозке устриц в США на 1600 км к западу от «места прописки». За неделю они приспособились к новому приливно-отливному циклу. Таким образом, пластичность ритмов позволяет видам выживать при изменении внешних условий.

Краткие характеристики экологических факторов

Абиотические факторы

Излучение

Основной источник излучений – космос, в особенности Солнце. По пути к поверхности планеты излучение сильно ослабевает, поглощаясь озоновым экраном на высоте 25 км, прочими газами, облаками, атмосферной пылью. Количество лучистой энергии, проходящей через атмосферу называется **солнечная постоянная**, которая равна 2 кал/см²/мин, или 5х10 ккал/год на всю планету. Поступающее к Земле излучение имеет разную природу – ионизирующее, видимый свет, тепловое и так далее. У каждого вида излучения своя персональная судьба. Например, ультрафиолетовое излучение ловится озоновым экраном, а видимый свет равномерно слабнет при прохождении через атмосферу. По примерной оценке, 30% идущих к планете излучений отражается в космос, около половины поглощается планетой, около 20% уходит на теплосодержание атмосферы. Излучение обуславливает циркуляцию воды в Мировом океане, испарение, осадки, ветер. Менее 1% идет на фотосинтез, который лежит в основе бытия биосферы.

Во взаимодействии живых организмов с излучением существует дилемма: прямой свет – смерть для живой клетки, и он же источник энергии для всей жизни на Земле. Органический мир нашел выход в том, чтобы ослаблять вредные воздействия излучений и использовать полезные. Из свойств света для организмов важны длина волны (цвет), интенсивность (энергия) и длительность действия. Известно, что в разных средах жизни световой режим совсем не одинаков. Так, вода (особенно мутная) сильно поглощает свет. Велика у воды и отражающая способность. Отражение тем больше, чем ниже солнце над горизонтом. В результате света в воде в целом меньше, чем в наземно-воздушной среде, а световой день короче. В почвенной среде свет присутствует лишь у самой поверхности, а эндопаразиты его вовсе не знают, за исключением паразитов глаз. В наземно-воздушной и водной средах общие показатели светового режима сильно зависят от широты, рельефа,

высоты над уровнем моря, альбедо (отражающей способности) субстрата, состояния атмосферы, глубины водоема. Значение света для разных групп организмов также не одинаково.

Растения частично отражают свет, пропускают и поглощают. Отражается в основном ближнее инфракрасное излучение, что избавляет организм от перегрева, а также зеленая часть солнечного спектра. Поглощаются сильнее всего синие лучи, красные и дальнее инфракрасное излучение. Для фотосинтеза важен свет в диапазоне волн 380–710 нм, который называется ФАР – **фотосинтетически активная радиация**. Она составляет лишь 44% лучистой энергии Солнца, падающей на уровень моря. Бактериальные хлорофиллы берут свет с длиной волны 800, 850 и 870–890 нм. Свет не только дает растениям возможность фотосинтеза, но также влияет на деление клеток, биосинтез в них, формирование структуры хлоропластов, газообмен и испарение, тормозит или запускает прорастание семян и другие жизненно важные процессы.

Количество поступающего к листу света бывает не оптимальным. Наиболее общая адаптация к нехватке света – изменение пространственной ориентации листьев: при вертикальном расположении (злаки, осоки) они лучше ловят свет на восходе и закате, при горизонтальной – в полдень. Бывает диффузное размещение листьев на одной особи. У кукурузы снизу вверх идут горизонтальные, косые и вертикальные листья. Другая общая адаптация – изменение соотношения скоростей фотосинтеза и дыхания. Под дыханием здесь подразумеваются энергетические затраты на жизнеобеспечение организма. Значение освещенности, при которой фотосинтез уравнивает дыхание, называется **точка компенсации**.

Свет как элемент среды является для растений не только условием, но и ресурсом. Разные растения затеняют друг друга, делая свет недоступным или малодоступным для конкурентов. Даже на одном дереве листья оказываются в неравных условиях по части освещенности. Затененные листья производят органику плохо, зато дышат вовсю, и количество органики у растения в целом снижается. В опыте в слишком плотных посадках капусты удаляли нижние листья, и скорость производства органики росла, ибо энер-

гия на дыхание «дармоедов» зря не тратилась. При обилии листьев на растении используют понятие **«индекс листовой поверхности»** – общая площадь листьев на единицу площади почвы.

По отношению к свету растения делят на три группы:

1. **Гелиофиты** – светолюбивые. Живут на открытых местах. Дают невысокий и разреженный покров. У них обычны укороченные побеги и розеточное расположение листьев. Имеют положительный гелиотропизм (ориентацию к Солнцу), как, например, подсолнух. При нехватке света дают этиолированные (обесцвеченные) побеги с удлинёнными междоузлиями. Многие виды (кактусы и другие) вторично используют углекислоту, выделяющуюся при дыхании. Это необходимо, поскольку днем на жаре устьица закрыты и нормального газообмена нет. Фотосинтез идет при высокой температуре и закрытых устьицах. Ночами же он прекращается, зато растение энергично дышит. В это время и происходит фиксация углекислого газа, который понадобится для синтеза органики. Листья у растений данной группы «световые»: некрупные или рассеченные, с толстой кожицей, многочисленными жилками и устьицами. Устьица часто погружены. Лист толстый и темный из-за плотной упаковки мелких хлоропластов. Столбчатая паренхима в два или много слоев. Дают максимум фотосинтеза при высокой освещенности. При избытке света могут ставить листья ребром к его источнику (эвкалипты). В эту группу входят также мятлики, осоки, гвоздики, молочаи.

2. **Сциофиты** – тенелюбивые. Большинство видов – травы. Это типичные обитатели нижнего яруса влажных экваториальных лесов. В наших краях в группе такие растения, как мхи, плауны, кислица, бегония, недотрога, майник двулистный. Они используют свет эффективней гелиофитов в том смысле, что интенсивность фотосинтеза максимальна при слабой освещенности, а дыхание медленней. Однако упомянутый максимум ниже, чем у гелиофитов. Листья «теновые»: более крупные, тонкие, светлые, с малым числом жилок, устьиц и крупных хлоропластов, тонким эпидермисом и однослойной столбчатой паренхимой. Выражена листовая мозаика.

3. Факультативные гелиофиты – теневыносливые. Живут при разных уровнях освещенности. В основном это лесные виды с листовой мозаикой, способные давать густо сомкнутые насаждения. Листья на одной особи бывают обоих названных выше типов. Тип листа часто определяется освещенностью, при которой почка формировалась год назад. Аппарат фотосинтеза может перестраиваться при изменении светового режима по сезонам года. Смена бывает и в онтогенезе. Так, проростки и ювенильные стадии многих деревьев и луговых трав более теневыносливы, чем взрослые. У сныти и некоторых осок весеннее поколение светолубивое, а летнее – тенелубивое. Четких границ между тремя группами растений нет.

В воде по мере погружения происходит замена зеленых водорослей на бурые, а затем красные. Краснота обусловлена наличием пигментов фикоэритринов. Их окраска дополняет проникающий в глубины синий свет, и потому он легче ловится. Это дополнение дает и еще один хороший эффект: организм воспринимается как черный и маскируется. Потому красны и разные глубоководные животные – ряд раков, морской окунь, благородный коралл.

Животные имеют со светом другие отношения. Во-первых, освещенность обуславливает их цвет (человеческий загар, темный цвет особей в горах при обилии ультрафиолета). Жители пучин, пещер, почвы и эндопаразиты обычно не окрашены, а если окраска есть, то с освещенностью она не связана. Во-вторых, излучение является источником тепла. В-третьих (и это, пожалуй, главное), свет дает возможность ориентации посредством зрения. Он сигнализирует как о сиюминутном состоянии окружающего мира, так и о его грядущих изменениях. Замечательные примеры – ориентация людей и перелетных птиц по Солнцу и звездам при миграциях. Пчелы, сообщая танцем о месте нахождения пищи, пишат восьмерку с поперечной осью, смещенной от вертикали. Вертикаль указывает на Солнце, а поперечина – на источник корма. Добавим, что мимикрия и прочие виды защитных окрасок основаны на способности естественного врага видеть тебя.

Зрение у всех животных разное. Часто не совпадают диапазоны: гремучие змеи видят инфракрасные лучи и ловят добычу

в темноте, а пчелы не видят красного света, зато видят ультрафиолет. Степень развития глаз в целом пропорциональна развитию центральной нервной системы. Здесь диапазон очень широк – от простых фототаксисов (движения к источнику света или от него) до определения формы, размера, цвета, расстояния. Цветовое зрение более развито у дневных видов, зато ночные способны куда лучше различать интенсивность света. Объемное зрение зависит от угла расположения глаз и степени перекрывания их полей зрения. Монокулярное (плоскостное) зрение наблюдается, если глаза расположены по бокам головы, а объемное – при расположении глаз в одной плоскости и параллельных оптических осях. Наиболее совершенны органы зрения хордовых, головоногих моллюсков и насекомых. На границе сред жизни бывают глаза смешанного типа: у жуков-вертячек и ряда рыб верхняя и нижняя половины органа приспособлены к зрению соответственно на воздухе и в воде.

Особый источник зрительной информации – биолюминесценция. Ее природа – окисление органических веществ люциферинов. Избыточная энергия окисления переходит в свет. Иногда свечение – побочный результат обмена у бактерий, грибов, низших растений и животных (хорошо от этого лишь их поедателям). А вот у самок жуков-светляков свечение – это уже способ привлечения самцов. В основном явление биолюминесценции характерно для морских видов. Иногда сам организм к свечению не способен, но в нем живут бактерии-симбионты. Это имеет место у глубоководных рыб-удильщиков. Первый луч спинного плавника удильщика сдвинут к верхней челюсти. На его конце подвижная червеобразная железа, в которой и живут бактерии. Приток крови к железе регулируется, зажигая или гася приманку. У ряда рыб и головоногих моллюсков свет служит для ориентации в стае и согласованности действий. Наконец, у каракатиц из освещенных вод защитное облако черное, а у глубоководных – светящееся. У ряда донных многощетинковых червей свечение возникает в сезон размножения, причем светятся ярче самки, а глаза лучше развиты у самцов.

Несколько слов об ионизирующем излучении. Имея очень высокую энергию, оно выбивает электроны из атомов и соединяет их с другими атомами, создавая пары ионов – радионуклидов. Источники данного вида излучения – космос и радиоактивные элементы горных пород. Все виды ионизирующего излучения в совокупности создают на планете фоновое излучение. Население планеты в целом приспособлено к нему. На индивидуальном уровне радиация вызывает смерть, а на групповом является источником мутаций и, таким образом, служит одной из движущих сил эволюции. На сложные организмы ионизирующее излучение влияет сильнее, чем на простые. Самые чувствительные части организма – это участки с быстро делящимися клетками: красный костный мозг, эмбрионы, зоны роста и другие. Радионуклиды накапливаются в организмах при движении по пищевой цепи, а также аккумулируются в почве и донных осадках, если их поступление туда происходит быстрее распада. В экологии изучают **коэффициент накопления** радионуклидов – отношение содержания в организме к содержанию в среде в процентах. Это позволяет установить пороги отрицательных воздействий и выявить слабые точки в организме.

Температура

В опыте жизнь переносит диапазон от -271°C до $+180^{\circ}\text{C}$. При этом у большинства видов диапазон переносимых температур лежит в пределах от нуля до $+50^{\circ}\text{C}$. Виды-экстремалы немногочисленны, но тем и интересны. К примеру, деревья Якутии, бактерии и лишайники Антарктиды выдерживают холод до -70°C ; верблюжья колючка окружена воздухом, нагретым до плюс стольких же градусов; рыба пятнистый ципринодон в горячих источниках Калифорнии живет при температуре $+52^{\circ}\text{C}$, а некоторые бактерии из аналогичных источников – при температуре свыше $+90^{\circ}\text{C}$.

В разных средах жизни диапазоны температур неодинаковы. Максимум наблюдается в наземно-воздушной среде, в воде колебания несколько меньше, еще меньше в почве, а для паразитов переносимые колебания пока не оценены. В любой из отдельно взятых сред тоже наблюдаются местные различия. В наземно-воздушной и водной вполне отчетливы горизонтальная зональ-

ность и вертикальная стратификация, а кроме них, заметные сезонное и суточные колебания. В горах и тундре температура у поверхности почвы обычно выше, нежели над ней. Это обуславливает приземистость растений, прижатость розеточных листьев к грунту, шпалерная и подушковидная формы роста. Микроклиматические различия по температуре нетрудно увидеть между освещенной и теневой сторонами древесного ствола или горы, в разных ярусах леса, в котловине и над ней. В природе есть места, где температурные колебания малы или отсутствуют: глубинные и приполярные воды, горячие источники; экваториальные воды у поверхности, глубины почвы, организмы теплокровных хозяев. В таких местах живут stenотермные виды. А вот на литорали морей умеренных и высоких широт, в мелких континентальных водоемах, в холоднокровных видах хозяев и в большей части наземно-воздушной среды обитают более эвритермные виды.

Лимитирующее значение температуры для жизни состоит в следующем. Высокие значения приводят к обезвоживанию организма, инактивации или денатурации ферментов, сбою баланса в обмене веществ. Последний вызван тем, что у разных химических реакций в организме разный температурный оптимум и колебания температуры нарушают равновесие между сопряженными реакциями. Слишком низкая температура приводит к замедлению обмена веществ и ослаблению организма. Кроме того, нарушается водообмен в клетке и структура клеточных мембран. В клетках могут возникнуть кристаллы льда. Они рвут клеточные структуры и забирают в себя воду, отчего опасно растет концентрация веществ в цитоплазме. Подчеркнем, что при сложном жизненном цикле летальные значения температуры не одинаковы для разных стадий цикла. Среди стадий всегда есть наиболее уязвимая. Значения, близкие к летальным, не менее опасны, поскольку нарушения жизнедеятельности мешают переносить колебания других факторов.

Для ряда биологических видов установлено влияние температуры на ареал. Так, она ограничивает ареал лося и некоторых рептилий с севера. Показательно, что самые северные по ареалу рептилии (уж, гадюка, живородящая ящерица) – живородящие

(у яйцекладущих видов гибнут яйца). Для мадрепоровых кораллов температура не должна быть ниже $+20^{\circ}\text{C}$. Некоторые виды бабочек и птиц смогли переселиться из Северной Америки в Южную лишь в горные районы, где не слишком жарко. Ряд голотурий в полярных водах живет близко к поверхности, а на экваторе – на больших глубинах (это явление известно под названием «тропическое погружение»). Некоторые виды бабочек (бархатниц, голубянок, перламутровок), куриных птиц, карликовая береза, травянистая ива, заяц-беляк пришли в Южную Европу с ледником. При его отступлении они удержались лишь в горах. Так же обстоит дело с хариусом в Ярославской области, который в послеледниковый период сохранился лишь в немногих холодных водоемах. От температуры зависит порой даже локализация организмов в пределах местообитаний. В тропических лесах разные виды комаров-кулицид распределены по ярусам. На южных, более теплых, склонах гор лес поднимается куда выше, чем на северных. Жуки-ксилофаги часто распределены на дереве в зависимости от степени нагревания участков ствола. Так, златки на упавшем стволе обнаруживаются в массе на верхней теплой части, на боковых сторонах их меньше, снизу нет вовсе.

Случается, что границы ареала коррелируют с температурой, но не она их определяет. В садах при прополке живут растения, гибнущие в природе при той же температуре. Дело в том, что прополка убирает другие виды, нивелируя несостоятельность в конкуренции. В Британии ситниковая моль кладет яйца на цветы чешуйчатого ситника, а гусеницы едят его семена. Встречается моль не выше 600 м над уровнем моря. А выше температура слишком низкая, но не для моли, а для развития семян. Так что моль ограничивает корм. У многих гидробионтов приуроченность к определенным температурным диапазонам есть в реальности результат зависимости от концентрации кислорода: при низких температурах концентрация растет и наоборот.

Сигнальное влияние температура оказывает в районах с резкой сезонностью. Многим животным и растениям для нормального хода цикла нужен период охлаждения покоящихся стадий – семян, яиц, куколок и пр. Температурный перепад – это знак, что

зима миновала. Для таких перелетных птиц, как стриж, иволга, коростель, перепел, снижение температуры является сигналом к началу миграций.

Растения и животные имеют очень несхожий характер адаптаций к температурному фактору. У растений есть специфические черты, помогающие понять их отношения с температурой. Прежде всего, это слабые возможности терморегуляции. Тепло от обмена быстро тратится на транспирацию и излучение с большой поверхности тела. Потому для них велика роль внешних источников тепла. Нагрев растений бывает весьма велик (некоторые кактусы перуанских Анд горячий воздуха и почвы на 24 градуса). При этом практически единственный способ терморегуляции – испарение воды. Если ее хватает, температуру тела удастся понизить на 10–15 градусов по сравнению с окружающей средой. По отношению к низкой температуре растения делят на три группы:

1. Нехолодостойкие. Они гибнут даже при положительных температурах из-за инактивации ферментов, нарушения клеточных мембран, обмена белков и нуклеиновых кислот, прекращения тока синтезированных веществ. Таковы водоросли теплых морей и многие обитатели влажных дождевых лесов.

2. Неморозостойкие гибнут при температурах в районе нуля из-за образования в тканях льда. С этим можно бороться, повышая в цитоплазме концентрацию осмотически активных веществ и снижая точку замерзания до $-5-7^{\circ}\text{C}$ (ряд вечнозеленых субтропических видов).

3. Льдоустойчивые. У них после летнего роста в клетках копится до 20–30% сахаров, аминокислот и других веществ веществ, связывающих свободную воду. Различные масла вытесняют воду из вакуолей. Органоиды клеток и ферменты структурно изменяются. Происходит закалка организма перед зимой (растения из мест с континентальным и более суровым климатом).

По отношению к высокой температуре выделяют нежаростойкие (водные и околководные, гибнущие при $+30-40^{\circ}\text{C}$) и жаровыносливые (флора степей, пустынь, сухих субтропиков и многие виды их средней полосы России). Их общие адаптации: повышение термостойкости цитоплазмы, испарение воды,

уменьшение нагреваемых площадей, отражение света за счет серебристой окраски, глянца, опушения.

У животных гораздо больше собственного тепла, чем у растений, благодаря наличию мышц. Больше у них и возможности терморегуляции, в частности, за счет подвижности и наличия нервной системы. Основных путей терморегуляции три:

1. Химический – изменение теплопродукции путем изменения интенсивности обмена.
2. Физический – удержание или рассеяние тепла.
3. Поведенческий – изменение поведенческих реакций в зависимости от температуры.

У растений последний тип регуляции отсутствует нацело, возможности удерживать тепло сильно ограничены, а уровень обмена сравнительно невысок.

По отношению к температуре животных издавна делили на холодно- и теплокровных. Субъективность подобного деления станет очевидна, если пощупать змею в жаркий день и нос замерзшего ребенка. Позднее появилось деление на пойкило- и гомойотермных. Подразумевается, что первые с изменением температуры среды меняют температуру тела, а вторые сохраняют ее постоянной. Такое деление тоже не совершенно. У медведей, сурков, сонь, стрижей, колибри и других видов при спячке температура тела сильно падает. Из-за этого иногда впадающих в спячку птиц и зверей выделяют в особую группу гетеротермных животных. У утконоса, считающегося теплокровным, температура тела не постоянная и без всякой спячки. Отсюда исторически возник третий принцип разделения групп, а именно на экто- и эндотермов. Считается, что первые регулируют свою температуру в основном за счет внешних источников тепла, вторые – преимущественно за счет внутренней теплопродукции. Последний способ деления, по видимому, лучший на сегодняшний день, хотя и он не идеален. Например, многие рыбы (тунцы), рептилии (питоны) и насекомые (пчелы, бабочки, стрекозы) отлично вырабатывают тепло сокращением мышц, вплоть до насиживания яиц у питонов.

Экотермы имеют довольно слабую терморегуляцию из-за морфологических и физиологических ограничений, не дающих

вырабатывать много тепла и сохранять выработанное. Отсюда и зависимость от внешних источников тепла. Его отдача происходит довольно быстро теплоизлучением, теплопроводностью, испарением, дыханием. У представителей данной группы скорость развития линейно растет с ростом температуры. Наоборот, в холодных озерах Швейцарии развитие земноводных от икринки до лягушонка может растянуться на три года. Это плохо, ибо смерть способна настигнуть в любой момент столь длинного развития. Показательно, что для определения скорости развития недостаточно знания температуры. Необходимо учитывать также время ее действия. В этой связи обычно говорят о «градусо-днях», или **физиологическом времени**. Его формула:

$$X = (T - C)t,$$

где X – градусо-дни; T – температура среды; C – температурный порог развития (минимальная температура, при которой обмен нормален), t – время (часы, дни). Разница между порогом и реальной температурой названа **эффективной температурой**. Легко заметить, что чем выше температура среды, тем меньше времени нужно на развитие. На этой основе можно делать предсказания о времени выхода из покоя, о числе поколений в год и о скорости развития. Число поколений в год у эктотермов широко колеблется (у плодовых мух – от 2 до 12). Нередко при низкой температуре у них удлиняется жизнь. Лососи в холодных водах Атлантики живут до 12 лет, а в более теплых – только 6–7. Часто у долгожителей больше средний размер тела. Касательно скорости обмена для эктотермов выявлен температурный коэффициент, равный 2,5. Он означает, что при росте температуры тела на каждые 10° скорость метаболизма вырастает в 2,5 раза. При низких температурах и слабом обмене падает потребление пищи. Это плюс, уменьшающий затраты на выживание. На протекание физиологических процессов влияют не только конкретные значения температуры, но и факт ее колебания. Выяснено, что при низкой в целом температуре среды ее колебания стимулируют рост, при средней никак на рост не влияют, а при высокой тормозят его.

Помимо способности долго не питаться, распространенная адаптация – наличие диапаузы, которое у эктотермов широко рас-

пространено. Также многие виды, подвергающиеся действию высоких температур, имеют светлую или металлическую окраску. У жителей холодных мест она чаще темная. В холодах многие виды животных, подобно растениям, имеют в клетках антифризы – глицерин, синтезируемый из гликогена, триэтиламин и другие. В жару эктотермы забираются на травины или кусты подальше от горячей почвы, зарываются в грунт, роют норы, меняют место, а также период активности в сутках. Саранча на восходе и закате подставляет солнцу свой широкий бок, а в жару – узкую спину. Муравьи-теплоносцы нагреваются на поверхности купола муравейника, уходят внутрь и остывают там, нагревая жилище. Некоторые виды муравьев меняют форму купола, подставляя солнечным лучам плоскую, хорошо нагреваемую площадку.

У эндотермов средняя температура тела в пределах +35–40° С. Они имеют высокий уровень обмена плюс теплоизоляцию на поверхности тела – перо, шерсть, подкожный жир. Это дает высокий в целом уровень активности и ее огромные значения на пике жизнедеятельности. При низких температурах среды тепло удерживается в организме, при высоких – отдается в окружающую среду. Выработка тепла на холоде усиливается химически и дрожанием, а в тепле ослабевает. Химическая регуляция температуры лимитируется пищевыми ресурсами. Необходимость постоянно есть – это жестокая плата за высокую и постоянную температуру тела. У эндотермов есть хорошее эволюционное приобретение – бурый жир. Вся энергия его разложения идет в тепло без затрат на синтез АТЗ.

Физическая регуляция осуществляется у эндотермов несколькими способами:

1. Сосудистые реакции, работающие в двух направлениях, – сжатие кожных капилляров на холоде и расширение на жаре.

2. Распределение подкожного жира по всему телу в холодном климате, а в жарком – островами, что предотвращает перегрев (верблюд, зебу, курдючная овца).

3. Поднятие и опускание шерсти и перьев на жаре и в холоде.

4. Испарение воды (до 12 л/сут у человека) и тепловая одышка (до 400 вдохов в минуту у собаки).

5. Изменение размеров тела и поверхностей теплообмена. К примеру, широко известны факты эффективной теплоотдачи через большие уши слона, фенька, американского зайца. Существует *правило Алена*, суть которого в том, что в холодном климате выступающие части тела (уши, хвосты, морды, конечности) короче, чем у того же вида в теплых частях ареала. Это понятно, так как выступающие части усиливают потери тепла и легко обмораживаются. Есть также *правило Бергмана*: размер тела у представителей вида в холодном климате больше, чем в жарком. Данное правило тоже легко понять: большой уют остывает медленнее маленького.

6. Противоточный теплообменник. Это своеобразный физиологический механизм удержания тепла. Артерия несет из глубины тела к коже теплую кровь. К ней прилегает параллельная ей вена, несущая от кожи охлажденную кровь. Артерии отдают тепло венам и тем самым меньше его уходит с поверхности тела. Подобное явление зарегистрировано в коже тунцов, ногах арктических птиц, у китов, тюленей, сумчатых, ленивцев, муравьедов, лемуру.

Поведенческая регуляция осуществляется в основном теми же способами, что у эктотермов – выбором места и времени активности, уходом в норы, сбиванием в тесные группы на холоде (пингвины, овцебыки) и жаре (верблюды). Есть красивый пример с колибри *Oreotrochilus estella* из высокогорных Анд. Эта птичка весом 8–9 г строит гнездо 10 см высотой и 14 см в диаметре из шерсти, перьев и растительных волокон. Такие теплоизолирующие «хоромы» размещаются на скалах, обращенных к востоку. Гнездо нагревается с самого утра и до следующего восхода держит тепло.

Нетрудно заметить, что у эндо- и эктотермов две стратегии адаптаций к температурному фактору. Первые имеют большую активность при больших затратах, у вторых – ни затрат, ни активности. Образно говоря, это стратегии бизнесмена и бомжа. И для выживания обе вполне хороши.

Самые экстремальные проявления температурных воздействий – это пожары. Данный фактор затрагивает наземно-воздушную и почвенную среды жизни. Он нигде не действует постоянно, однако возникает многократно, особенно в умеренной зоне и тропиках с выраженным засушливым сезоном. Сюда

относятся опасные верховые и менее опасные низовые пожары в лесах, а также в кустарниковых зарослях, лесостепях и степях, на торфяниках. Основная причина возникновения – удар молнии. Понятно, что хорошего в пожарах мало: множество особей гибнет, многие животные уходят. Прирост сохранившегося после пожара древостоя ниже, легче его заражение грибами и насекомыми. В сухих лесах выгорает подстилка со всем ее населением. Верхний слой почвы стерилизуется, в нижнем меняется население. Почва уплотняется и при сгорании органических кислот выщелачивается. Минеральные частицы спекаются и не пускают в грунт воду, воздух и корни растений. Но, как это ни странно, пожары могут иметь позитивный экологический эффект. В особую группу выделяются **пирофиты** – обитатели мест, где обычны пожары. У деревьев саванн на стволах толстая корка, пропитанная огнеупорными веществами. Плоды и семена также с толстой одревесневшей оболочкой, которая после обжигания трескается, давая выход зародышам. В США болотная сосна устойчива к огню: верхушечная почка ее семянца защищена пучком длинных плохо горящих иголок. За счет выживания сосны при гибели других древесных видов, образуются редкостойные сосновые боры на береговой равнине. Если пожаров нет, сосну забивают быстрорастущие лиственные деревья. В сухих степях США пожары охраняют ландшафт от вторжения пустынных кустарников. В высокотравных прериях при пожарах деревья гибнут, а травы быстро восстанавливаются после пожара, используя золу как минеральное удобрение. Огонь им не страшен, поскольку их запасющие части прячутся вместе с почками возобновления глубоко в почве. То же самое происходит в саваннах Восточной Африки. В описанных случаях огонь работает как редуцент растительной органики. В Англии на вересковых болотах в прикладных целях выжигают участки примерно 6 га/км. В зрелом вереске гнездится шотландская куропатка, а на восстанавливающихся гаях у нее много корма. В итоге возрастает численность этого охотничье-промыслового вида.

Вода

Вода может рассматриваться и как субстрат жизни, и как условие среды, и как ресурс. В двух последних назначениях она играет роль в наземно-воздушной и почвенной средах жизни. В почве вода содержится во многих формах:

1. *Гигроскопическая* – слой толщиной в несколько молекул, покрывающий частицы почвы. Он удерживается с силой 10–20 тысяч атмосфер и высвобождается при температуре более 100° С.

2. *Химически связанная* в составе гипса, глины и пр. Эти две формы организмам практически недоступны и образуют мертвый запас воды.

3. *Пленочная* – много слоев молекул вокруг почвенных частиц. Она удерживается с силой 1–10 атмосфер и доступна в ограниченной степени.

4. *Капиллярная* вода заполняет мелкие поры, по которым движется в разных направлениях, но всегда по градиенту, то есть туда, где ее меньше.

5. *Гравитационная* вода заполняет мелкие пустоты и медленно сочится вниз под действием силы тяжести. При испарении с поверхности почвы дает восходящий ток.

6. *Парообразная* – это насыщенный водяной пар, которого нет только в пустынных почвах.

7. *Грунтовые воды*:

- а) низкие – не влияют на водный режим почв;
- б) высокие – влияют на него и даже могут переувлажнять грунты.

8. *Лёд* имеется при низких температурах.

Процент каждого вида воды меняется в зависимости от типа почвы и сезона года. В целом в почвах существует сильный водный градиент. Посему даже слабые перемещения организмов позволяют им резко менять обстановку.

Для микрофауны (простейшие, коловратки, мелкие нематоды) почва – это система микроводоемов, и ее представители являются по сути гидробионтами. Они могут, подобно бактериям, подолгу жить в слоях пленочной влаги. Мезофауна (клещи, многоножки, первичнобескрылые насекомые – колемболы, про-

туры, двухвостки) ползает по стенкам полостей и обычно дышит через покровы. В периоды затопления грунта животные сидят в пузырьках воздуха, собранного на поверхности тела. Макро- и мегафауна близка по характеру отношений с водой к наземно-воздушным видам. Запасы почвенной влаги важны также для корней растений, но об этом ниже.

Для обитателей наземно-воздушной среды важно прежде всего количество осадков. Оно зависит от рельефа местности, доминирующих ветров, близости крупных водоемов. Осадки определяют в целом водный режим среды: изменяют влажность воздуха, *полевую влагоемкость почвы* (количество воды на единицу объема при свободном дренаже); вызывают затопления и паводки, определяют свойства субстрата, дают питье организмам и механически повреждают их.

При определении роли воды в конкретном ландшафте важно соотносить количество осадков с интенсивностью испарения, правильно оценивать сроки их выпадения, частоту и продолжительность. Например, при ливнях почва не успевает впитать воду и много ее стекает в водоемы, унося мелкие организмы и поверхностный слой почвы. Морось хороша лишь тогда, когда она не продолжительна. В противном случае происходит переувлажнение, заболачивание и анаэробность грунтов, а это губит многие организмы и снижает продуктивность растений. При неравномерном выпадении осадков чередуются сухой и влажный сезоны, определяющие общий облик ландшафта.

Особое значение в жизни организмов имеют зимние формы осадков:

1. Лёд удушает растения, ложась как на них самих, так и на почву.

2. Снег механически повреждает растения (снеговалы и снеголомы).

3. Глубокий снег, наст и лед затрудняют перемещение животных.

4. Глубокий снег затрудняет добычу корма копытными.

Снег изолирует от промерзания почву. Это важно для растений с почками возобновления у земли и вечнозеленых (брусника,

плауны, копытень и др.). В снежные зимы при наличии корма грызуны даже размножаются под снегом, поскольку при покрове в 20 см при -14°C температура на почве около нуля.

5. Снег – укрытие для многих животных (куриных птиц, грызунов, кунных).

Другой важный фактор, связанный с водой, – **влажность**, т. е. содержание паров воды в воздухе. Влажность бывает двух видов:

1. *Абсолютная* – граммы воды в килограмме воздуха.

2. *Относительная* – отношение абсолютной влажности к насыщающему количеству пара при данных температуре и давлении. Показатель этот введен постольку, поскольку насыщение как раз и зависит от температуры и влажности.

Есть показатель и для иссушающих свойств воздуха – **дефицит насыщения водяным паром**. Это разность между максимальной и абсолютной влажностью, а не их отношение. Все три показателя сильно меняются в течение суток и по сезонам года, в зависимости от широты местности и высоты над уровнем моря и сильно влияют на жизнь наземных видов. Как и в случае с температурой, есть микроклиматические различия по влажности. Например, в траве у самой земли относительная влажность бывает 100%, а на полметра выше – вдвое меньше.

Одна из главных особенностей наземно-воздушной среды – общий дефицит влаги. Вся эволюция жизни шла здесь под знаком добывания и хранения воды, что не мудрено, коль скоро жизнь вышла из воды на сушу. В воздухе воды всегда меньше, чем в теле. И она неизбежно теряется при испарении, дыхании, выделении продуктов обмена и непереваренных остатков пищи. Чем ниже относительная влажность воздуха и чем выше его иссушающие свойства, тем ощутимей потери. Их снижают защитные водонепроницаемые поверхности, уменьшение площадей испарения, сухость выводимых продуктов, добывание и запасаение воды. Посмотрим, как это происходит в двух главных царствах живых организмов.

Растения поглощают воду всем телом, ризоидами, корнями. Корневое давление у деревьев средней полосы России достигает

тридцати атмосфер, а у пустынных растений – даже шестидесяти. Некоторые пустынные виды всю воду получают из росы и тумана и поглощают ее чешуевидными волосками листьев. Полпроцента воды идет на фотосинтез, прочее – на испарение и поддержание тургора клеток.

Когда корень поглощает воду, он создает вокруг себя зону пониженной увлажненности. Возникает градиент концентрации, и почвенная вода движется к корню. При этом надо затрачивать всё больше сил, так как оставшаяся в грунте вода находится во всё более узких капиллярах. Поэтому корни растут сперва в длину, а затем дают боковые отростки, захватывая все новые участки пространства. Отдельные участки корневой системы нередко оказываются в совсем разных условиях. Корни хорошо приноравливаются к этому, обходя препятствия, прорастая сквозь субстрат, оплетая предметы, ветвясь. В местах с эпизодическими ливнями хороша мочковатая корневая система, а там, где весной всё пропитано водой и долгая засуха летом, лучше стержневая. В степях и пустынях бывают эфемерные корни: при наличии воды они быстро растут, отмирая в засуху.

По приспособленности к колебаниям водоснабжения растения делятся на следующие группы:

I. Пойкилогидрические. Обводненность их тканей сильно зависит от условий среды. Быстро поглощают и отдают воду, не регулируя испарение. В их клетках часто нет центральной вакуоли, и организмы равномерно сжимаются при высыхании. Могут жить в местах с кратким влажным и длинным сухим сезонами. Засуху переживают в неактивном состоянии (ряд водорослей, мхи, лишайники, папоротники, а также цианофиты и некоторые грибы).

II. Гомойогидрические. Они поддерживают постоянную обводненность тканей и имеют центральную вакуоль в клетках. Корневая система развитая, эпидермис в той или иной степени кутикуляризован, испарение регулируется устьичным аппаратом. Данная группа велика и разбита на несколько дочерних:

1. *Гидатофиты* целиком или почти целиком погружены в воду. Кутикула, устьица и корневая система у них редуцированы,

листья тонкие, устьица почти не развиты, механическая ткань слабая (рдесты, ряски, элодея, уруть, валлиснерия);

2. *Гидрофиты* частично погружены, проводящая и механическая ткани развиты лучше, чем в предыдущей группе. Есть устьица, транспирация очень сильная (тростник обыкновенный, частуха подорожниковая, калужница болотная);

3. *Гигрофиты* живут при повышенной влажности воздуха и часто на влажных почвах. Из-за слабой транспирации у многих видов есть *гидатоды* – водяные устьица, выделяющие капельножидкую влагу. В вегетативных органах развита *аэренхима* – основная ткань с большими полостями для аэрации организма. Корни короткие, слабо ветвящиеся, со слабо развитыми корневыми полосками или вовсе без них. Гигрофиты делятся на две группы:

а) *теневые* с большой обводненностью тканей и гидатодами; они не переносят засуху и живут обычно в нижних ярусах сырых лесов;

б) *световые*, напротив, живут на открытых местах во влажной почве и влажном воздухе (росянка, подмаренник болотный, рис, папирус);

4. *Мезофиты* – обитатели мест со средней увлажненностью, умеренно теплым режимом, хорошим минеральным питанием. Засуху они проводят в анабиозе (наши лиственные деревья и кустарники, травы дубрав и лугов, эфемеры пустынь, листопадные деревья саванн и вечнозеленые деревья влажных субтропиков, верхний ярус тропических лесов);

5. *Ксерофиты* живут при дефиците воды. Их приспособления в максимальной степени направлены на добывание, запасаание воды и уменьшение потерь. В отсутствие воды могут останавливать рост организма. Есть две группы ксерофитов с разными адаптационными тактиками:

а) *суккуленты* – сочные растения с большим запасом воды в тканях, толстой кутикулой, нередко с густым опушением, погруженными устьицами, неглубокой и широко распростертой корневой системой (кактусы, молочаи, алоэ, агавы, очитки, молодило, кислица);

б) *склерофиты* – низкорослые, сухие на вид, с мелкими листьями; большие листья ковыля и типчака могут свертываться устьичной стороной внутрь. Вода в клетках в основном связанная. Корневая система глубокая, с большой сосущей силой и бывает в 9–10 раз тяжелей надземной части растения (саксаулы, ковыли, полыни, верблюжья колючка).

У животных уровень влажности влияет на интенсивность обмена, скорость развития (комнатная муха, перелетная саранча), плодовитость (бабочки, жуки, грызуны) и продолжительность жизни. Подобно растениям, они могут быть разделены на гигро-, мезо- и ксерофилов. Первая и последняя группы – крайние варианты, обычно стеногигрические. Гигрофилы живут у условиях большого содержания влаги – мокрицы, дождевые черви, амфибии, наземные турбеллярии. Они могут поглощать влагу всей поверхностью тела. Прочим группам приходится приспосабливаться к уменьшению потерь воды и ее добыванию. Основные адаптации в этом направлении таковы:

1. Уход в места с максимальной влажностью и регуляция суточной и сезонной активности (ночной образ жизни жабы, летняя спячка пустынных черепах и т. п.).

2. Водонепроницаемые покровы.

3. Закрывание дыхательных отверстий.

4. Всасывание воды в кишечнике и сухой помет.

5. Всасывание воды в почках и концентрированная моча.

Продукты азотистого обмена могут становиться менее растворимыми или вовсе нерастворимыми. Например, паукообразные выделяют гуанин, а рептилии и птицы – мочевую кислоту.

6. Удаление солевых концентратов через солевые железы (знаменитые крокодиловы слезы). Это наблюдается у многих рептилий, а также морских и пустынных птиц.

7. Малое количество слюны.

8. Высокая концентрация белков в крови или гемолимфе, что замедляет испарение из-за высокого осмоса (личинки муравьев из Сахары).

9. Получение метаболической воды. Совсем не пьют некоторые грызуны, амбарные долгоносики, личинки платяной моли и

мучного хрущака. Воду они добывают путем полного расщепления углеводов и жиров.

Неорганические молекулы

Автотрофы получают их из неорганического мира, гетеротрофы – с органической пищей. Каждый химический элемент поступает в организм в виде ионов или иных соединений. Потребности у разных видов разные, и концентрация элементов в разных частях организма нередко неодинаковая. Бывает, что у того или иного таксона существует своего рода «тяга» к какому-либо элементу: у диатомовых водорослей – ко кремнию, у бурых водорослей – к йоду и калию, у ряда папоротников – к алюминию и т. д.

Большинство элементов поступает в организм в виде растворов. Растворимость их неодинакова, и, значит, существует проблема добывания. Так, в почвах сравнительно легко добываются натрий и кальций, трудно – калий и фосфор. Между тем два последних элемента лимитируют процесс фотосинтеза. Для растений выявлена следующая тенденция: «легкие» элементы эффективно забираются из среды крупной, но не сильно разветвленной системой корней, «трудные» – небольшой, но сильно разветвленной. Показательно, что всасывательную способность сильно повышает образование микоризы. В почвах крайне сложную для растений и других организмов ситуацию представляют солончаки. Причина засоления почв – неполное их промывание осадками. Преобладает восходящий ток воды, приносящий наверх легкорастворимые соли. Это происходит на низких побережьях океанов, в местах выхода соленых источников и ключей. В подобных местах складывается специфическая флора и фауна из *галофилов*. У растений-галофилов очень высок осмос, позволяющий забирать воду из соленой почвы. Для этого растения нередко копят соли, выделяя их при необходимости через листья, как это происходит у солероса (*Salicornia herbacea*), сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*), солянки содовой (*Salsola soda*) и поташника (*Kalidium*). Вокруг солончака часто образуются концентрические пояса из разных видов с той или иной чувствительностью к соли.

Применительно к водной среде обычно говорят о двух показателях – жесткости и солености. Жесткость определяется со-

держанием кальция, магния и некоторых других металлов. Значения карбонатной жесткости имеют очень большое значение для групп, строящих известковые скелеты, – фораминифер, коралловых полипов, моллюсков, иглокожих. По карбонатной жесткости воды делят на мягкие (до 9 мг/л), жесткие (более 25 мг/л) и нормальные (значения между первыми двумя).

По общей минерализации все воды делят на пресные (до 1 мг/л), солоноватые (1–25 мг/л), морской солености (26–50 мг/л) и рассолы (более 50 мг/л). Наиболее распространенные соли – карбонаты, сульфаты и хлориды, а из катионов – кальций, магний, натрий и калий. Основной источник карбонатов – углекислота, сульфатов – гипс и железный колчедан, хлоридов – дожди, ибо у них в основном морское происхождение. В устьях больших рек и закрытых морях, получающих много пресной воды, идет изрядное опреснение. Соленость сильно влияет на распространение организмов. В природе имеется много чисто морских или пресноводных таксонов разного ранга. Среди них встречаются стеногалинные экстремалы, такие как мадрепоровые кораллы, плавунцы рода *Potamonectes*, веслоногий рачок *Artemia salina* из пересоленных озер. Встречаются также виды, переносящие широкие колебания солености в пределах солоноватых и морских вод: медуза *Aurelia aurita*, съедобная мидия *Mytilus edulis*, краб *Carcinus maenas*. В пресной и морской воде свободно живут лещ, щука, судак, кефаль, корюшка и колюшка. В эстуариях рек хорошо бывает видна ограниченность распространения различных биологических видов, обитающих только здесь и нигде более. Эстуарии крупных рек порой делятся на зоны с разной соленостью и можно наблюдать переходы между ними по водорослям, рачкам, рыбам и т. д.

У животных лучшая стратегия адаптаций к оптимальной солености – избегание мест, где она не оптимальна. Например, при дождевом опреснении верхних слоев моря различные радиоларии и рачки погружаются. На уровне физиологии в пресных водоемах происходит откачивание из организма избытков воды сократительными вакуолями, выделение жидкой мочи, поглощение ионов жабрами. В морях, напротив, идет откачивание ионов,

выделение концентрированной мочи. Животные нередко пьют соленую воду, оставляя в организме растворитель и удаляя ионы через покровы, жабры и т. д. На литорали и в лужах морской воды может наблюдаться солевой анабиоз у жгутиконосцев, инфузорий, коловраток, рачков и полихет.

Особый вопрос – pH среды. Данный фактор может лимитировать жизнь, ибо имеет сильное физиологическое влияние на организмы. Значения ниже четырех способствуют концентрации в почве ионов алюминия, железа и марганца, причем концентрация становится высокотоксичной для растений. pH меньше трех повреждает цитоплазму клеток корня у большинства сосудистых растений. В сильнощелочной среде фосфор и ряд микроэлементов связаны в малорастворимых соединениях и недоступны для растений. В целом очень мало растительных видов переносит pH ниже 4,5. У животных-гидробионтов ситуация сходная. В кислой воде не работают многие ферменты, нарушается осморегуляция тканей и газообмен через покровы. Как и в почве, в воде растет концентрация тяжелых металлов. Известно, что для рыб оптимальная pH = 5–9. Значения за этими пределами для большинства водных животных смертельны.

Кислород

Данного газа много только в наземно-воздушной среде, за исключением разве что высокогорий, а в прочих средах нередок его дефицит и лимитирующее влияние на жизнь.

Лучше всего ситуация по кислороду изучена в воде, где кислород растворяется сравнительно плохо (коэффициент диффузии в 320 тысяч раз ниже, чем в воздухе). Соответственно его содержание в верхних слоях воды в 21 раз ниже, чем в атмосфере. Кислород быстро расходуется при разложении органики, ибо идет на дыхание микробов – биохимическое потребление кислорода, которое ограничивает разнообразие организмов. Это особенно заметно в стоячих водоемах с листовым опадом и органосодержащим стоком. В водоемах бывают заморы: зимние, когда лед перекрывает кислороду доступ в воду, а также летние, когда при высоких температурах снижается растворимость газа в воде. Организмы имеют две стратегии потребления кислорода. Бактерии,

грибы, растения и мелкие животные поглощают его диффузно, то есть всей поверхностью тела. Крупные животные имеют циркуляторные системы для доставки газа к тканям. При этом наличие специальных органов дыхания не обязательно, как, например, у дождевого червя. Зато в циркулирующих жидкостях или специальных клетках содержатся дыхательные пигменты. Усиление газообмена достигается многими путями: увеличением сродства пигментов к кислороду, их количества в эритроцитах, количества эритроцитов в крови, частоты и глубины дыхания, частоты сердечных сокращений, ударного объема сердца, мощности капиллярной сети. В ходе эволюции возник обширный список иных адаптаций к дефициту кислорода, встречающихся у разных групп животных. Назовем некоторые из них:

1. Уменьшение размеров тела. Оно происходит у некоторых морских раков и у части почвенных клещей. Их органы дыхания и кровообращения редуцируются вплоть до полного исчезновения, и наблюдается переход к диффузному «малозатратному» дыханию.

2. Увеличение дыхательных поверхностей, известное у сидячих полихет в известковых трубках.

3. Гидрокинетическая активность ресничек (турбеллярии), конечностей (раки), жабр (поденки), всего тела (олигохеты, личинки комаров). За счет нее через органы дыхания проходит максимальный объем воды.

4. Замедление дыхания или переход к анаэробному обмену у некоторых олигохет, хирономид и двустворчатых моллюсков.

5. Особые дыхательные пигменты (эритро- и хлорокруорин), в которых создается резерв кислорода. Резерв начинает использоваться при остром кислородном дефиците.

6. Комбинация водного и воздушного дыхания у рыб, сифонофор, ракообразных.

7. Симбиоз с одноклеточными водорослями, дающими сожителям кислород. Подобный симбиоз обычен у инфузорий, коралловых полипов и турбеллярий.

Разнообразие приспособлений к нехватке кислорода показывает, насколько важен данный элемент для нормального хода процессов жизнедеятельности.

Пространство

Оно является лимитирующим ресурсом при избытке всего прочего. Так, происходят битвы между рептилиями за места, где можно погреться, между разными зверями и птицами за убежища, между рыбами за ограниченные площади нерестилищ. То же самое имеет место у седентарных видов – устриц и усоногих раков, у паразитов в кишечной трубке хозяев и т. д.

Важно не перепутать случаи, когда требуется именно пространство, с теми, где организмам нужно не оно, а заключенные в нем иные ресурсы. Если территориальное животное (хищный зверь, певчая птица) захватило участок, оно собирает с него дань в виде разных ресурсов, прежде всего пищевых. Для растений такими ресурсами являются свет и минеральные соли. Таким образом, путь к овладению разными ресурсами и к получению оптимальных значений иных факторов лежит через овладение пространством. И надо понимать, что распространение видов часто ограничивается не отсутствием самого пространства, но отсутствием в пространстве ресурса. В темном лесу для многих растений место есть, а света нет. Занявшие пространство виды из верхнего яруса лишили их этого.

Механическое действие среды

Подобное действие обусловлено подвижностью субстратов, на которых или в которых обитают организмы. Поэтому целесообразно рассмотреть данный фактор по средам жизни.

В наземно-воздушной среде движения твердого субстрата как правило носят катастрофический характер: землетрясения, извержения, снежные лавины, камнепады, грязевые потоки. Они убивают огромное число живых существ, но, к счастью, не слишком регулярны. Кроме того, они изменяют рельеф и структуру поверхности, и изменения остаются надолго.

Ветер тоже может иметь катастрофический характер воздействия – смерчи, торнадо, ураганы, а в сочетании с осадками – метели и бураны. В более спокойном варианте ветер изгибает стебли растений в подветренную сторону, создавая флагообразную форму крон. Он лимитирует рост трав на альпийских лугах, сни-

жает активность мелких летунов, особенно насекомых, определяет направление передвижения ряда видов – перелетной саранчи, малярийных комаров, лугового мотылька. В сухих районах планеты ветер лимитирует жизнь некоторых растений, ибо увеличивает скорость потери испаряющейся воды.

Подвижность воздуха (а также воды, речь о которой пойдет ниже) помогает расселению организмов. Это относится к растениям, распространяющим плоды и семена с пухом или крылатками, и к степным видам, образующим перекасти-поле. Аналогичным образом расселяется и молодежь многих пауков, летающих по осени на длинных паутинах, подхватываемых ветром. Напомним также (см. раздел о средах жизни), что подвижность воды и воздуха обуславливает возможность звуковой и химической рецепции.

В водной среде жизни многие виды приспособлены к жизни в струе или в стоячей воде. Известно, что в реках средняя скорость потока растет вниз по течению, но донным видам хуже всего в верхнем, где мелкая и бурная вода. У реофильных гидробионтов типичная адаптация – реотропизм, то есть ориентация и движение головой против течения. Тело многих реофильных рыб (форель, гольян, подкаменщик) почти округлое в сечении, а не сжатое с боков. У беспозвоночных, наоборот, оно часто сжато дорсовентрально для жизни на грунте, в щелях, под камнями (планарии, личинки ряда подёнок и др.). В воде у донных видов обычны разные органы прикрепления. У личинок сетчатокрылок (*Diptera*, *Blepharoceridae*) **плоское тело с шестью присосками** на брюшной стороне. У личинок мошек-симулиид на заднем конце брюшка венец хитиновых крючьев, а во рту шелковые железы. Головастики лягушки *Rana hainensis* из быстрых рек Южной Азии и беломорская рыба пинагор, живущая на камнях в приливно-отливной зоне, имеют присоску на брюхе позади рта. Намертво прикреплены к субстрату усоногие раки и некоторые брюхоногие моллюски (*Patella*, *Haliotis*). Растения в струе часто обрастают субстрат коркой либо крепятся ко дну, а «свободная» часть легко обтекается. А вот ряска живет только в тихих местах, ибо плавает пассивно.

Движение воды имеет положительный эффект в том плане, что выравнивает температуру во всей толще и обогащает ее кислородом. Поэтому в текучих водах могут жить только жаберные насекомые, которым не надо всплывать для дыхания. Течения разносят планктонных расселительных личинок, характерных для громадного числа морских животных (кишечнополостные, турбеллярии, полихеты, моллюски, раки, иглокожие), пыльцу водных растений, их плоды и семена (кувшинка, чилим, ольха, кокосы). Нередко течения способствуют концентрации объектов питания (приливно-отливная зона, апвеллинги).

В связи со звуковой рецепцией в двух средах жизни есть три наиболее интересных, на наш взгляд, случая. Во-первых, это эхолокация, независимо возникающая у рукокрылых и китообразных млекопитающих. Во-вторых, это замена органа слуха у змей сейсморецепцией. В-третьих, это способность медуз слышать изменения инфразвука при смене ритма волн перед штормом, что позволяет спастись от него путем погружения. Совершенно особый случай – развитие боковой линии у рыб и личинок амфибий. Колебания водного субстрата несут им настолько обширную информацию о среде, что иногда данный орган может заменить рыбам глаза.

В организменной среде жизни паразитов делят на рео- и статофилов. Реофилы решают проблему сохранения локализации путем движения против изгоняющего потока веществ. Это по сути тот же реотропизм. Кроме того, они приобретают органы прикрепления, о которых говорилось выше (см. характеристики сред жизни). Статофилы – это обитатели карманообразных выпячиваний кишечной трубки или тканевые паразиты. Иногда условия, близкие к стаатофильным, наблюдаются и в других органах хозяев (легкие амфибий, желчные пузыри позвоночных). Для стаатофильных паразитов типичны частичная или полная редукция органов фиксации, относительно слабая мускулатура и толстое, нередко шарообразное тело.

До сих пор мы рассматривали каждый экологический фактор по отдельности. Однако ясно, что в реальности на организмы большинство из них действует одновременно. И общий эффект является

не простой суммой действия, а сложным соотношением – **конstellацией факторов**. Сложность констелляции обусловлена взаимодействием факторов. Взаимодействие выражается в том, что не оптимальные показатели одного фактора сужают пределы толерантности по отношению к другому. И то, что не было лимитирующим влиянием, может им стать. Приведем некоторые примеры.

1. Каждый из нас испытывал на себе сопряженное действие температуры и влажности. Сухой мороз не столь страшен, как влажный. На морозе влажный воздух ускоряет потери тепла в силу высокой теплоемкости воды. Влажная жара быстро приводит к перегреву из-за слабого испарения воды организмом. В сухом воздухе перегрев наступает не столь быстро, зато ускоряется обезвоживание из-за избыточного испарения. На перечисленные ситуации накладывается ветер. Он снижает устойчивость к холоду и сухой жаре, ибо ускоряет потери тепла в первом случае и воды во втором.

2. Тропические орхидеи не переносят прямой свет при высокой природной температуре. В оранжереях, при более низких температурах, они вполне терпимы к свету.

3. Уменьшение количества азота в почве снижает засухоустойчивость растений.

4. Недостаток цинка в минеральном питании растений сужает их пределы толерантности по отношению к свету.

5. Снижение температуры в некоторой степени компенсирует растениям недостаток воды.

6. Растворимость кислорода в воде обратно пропорциональна солёности и температуре. Омары при неоптимальной солёности плохо переносят повышение температуры и нехватку кислорода. В целом, гидробионты при низких температурах легче терпят не оптимальную солёность воды (слишком высокую или слишком низкую, в зависимости от того к чему привычны).

7. Низкие температуры легче переносить сытым, нежели голодным.

Приведенные примеры касаются, главным образом, действия абиотических факторов. Однако факт констелляции касается и факторов биотических, к описанию которых мы теперь переходим.

Биотические факторы

Пища как ресурс и организмы как пищевой рацион

Автотрофы потребляют в качестве «строительного сырья» различные неорганические соединения. В этой группе организмов основной интерес как пищевые объекты представляют растения. Их отличительная черта – низкая пищевая ценность и трудная усвояемость. Белка в растениях мало, зато полно связанного углерода в виде целлюлозы и лигнина. При этом замечательно, что почти ни у кого из фитофагов планеты нет ферментов целлюлаз, расщепляющих эту органику. Отсюда большой объем непереваренных остатков. Таким образом, растения – колоссальный источник труднодоступной энергии. Во многих случаях проблема с потреблением целлюлозы решается с помощью сожителей в пищеварительных трактах животных (термитов, копытных, грызунов и т. д.). Сожителями являются в основном бактерии, реже – жгутиконосцы. Они разлагают растительный детрит, а хозяева усваивают продукты разложения и нередко – самих сожителей. Отметим также, что разные части растений имеют разную пищевую ценность. Белка сравнительно много в зонах роста, а легко перевариваемых углеводов – в запасающих частях (сердцевине стебля, семенах, корнеплодах и т. п.).

При разной пище кишечники фито- и зоофагов сильно различаются: у первых они гораздо длиннее. Это понятно, ибо животная пища зоофагов куда легче перерабатывается. Нетрудно заметить, что по ходу пищевых цепей параллельно с уменьшением общего количества пищи возрастает ее качество.

Среди потребителей органической пищи есть эври- и стенофаги плюс множество плавных переходов между ними. Добыча далеко не всегда поедается целиком. Нередко от нее отъедается лишь часть, например листья или порция крови. Порой животные используют много разных видов добычи с одной и той же отъедаемой частью, как в случае с теми же кровососами. Чем уже пищевая специализация гетеротрофа, тем теснее его экологические связи с пищей: пространственная и временная привязка к местам скопления ресурса, минимальные затраты на поиск до-

бычи и т. д. К примеру, жук малинник обыкновенный (*Byturus tomentosus*) кладет яйца в цветок, вышедшая личинка пожирает плод, а куколка спит до следующего цветения малины. Пищевая специализация сказывается в числе не только поедаемых видов, но и отъедаемых частей организма. При широком спектре питания добываются либо самые полноценные в пищевом отношении объекты, либо самые доступные. Известно, что при массовых миграциях леммингов соколы, охотящиеся в воздухе на птиц, спускаются на землю и берут с нее грызунов. В местах с резко выраженной сезонностью вполне обычна сезонная смена пищи (волки, северные олени, белые медведи).

Хищничество

По определению, речь идет о поедании одного организма другим. Важно, что в момент нападения добыча жива. В противном случае мы будем иметь дело с некрофагией. Заметьте, что в соответствии с определением корова, зерноядный грызун и пожиратель пыльцы – это такие же хищники, как тигр, шершень или беркут.

Всех хищников условно делят на несколько групп по способу добывания пищи:

1. Истинные хищники, охотящиеся на добычу, – стрекозы, совы, гепарды и т. п.

2. Хищники с пастбищным типом питания (проще – пастбищники), собирающие большое число мелких объектов – голуби, лесные мыши, копытные, жуки-листоеды, кровососы.

3. Паразиты, пожирающие ткани хозяина простейшие, глисты.

4. Паразитоиды, которые сперва ведут себя как паразиты, а потом как хищники, практически съедая хозяина изнутри (личинки наездников и мух-тахин).

Данная классификация имеет тот изъян, что две последние группы не отличаются друг от друга принципиально. К тому же паразиты по способу питания – типичные пастбищники. Наконец, едва ли следует относить паразитов к хищникам, ибо хищничество и паразитизм – это явления разных рядов. Паразитизм есть существование в организменной среде жизни. А хищничество возможно в любой из сред. Так, сосальщики отряда *Paramphisto-*

matida по месту жительства (пищеварительный тракт позвоночных) – паразиты, а по питанию – истинные хищники, охотящиеся на инфузорий, которые живут рядом с ними.

Есть иное подразделение хищников на фильтраторов, паразитов, растительноядных, плотоядных и всеядных. К сожалению, оно не имеет общего принципа. Фильтраторы – это способ добычи пищи, паразиты – население одной из сред жизни, а прочие группы различаются объектами питания. При этом остается неясным, куда отнести пожирателей грибов и прокариот. Есть, помимо этого, любопытное явление геофагии, не находящее места ни в одной из классификаций. Имеется в виду поедание почвы на солонцах и под корнями деревьев, муравьиных, термитных и птичьих гнезд, лесной подстилки, гниющей древесины. Этим занимаются обезьяны, копытные, хоботные, грызуны, птицы, рептилии. Подобная пища восполняет минеральную недостаточность, адсорбирует токсины, нормализует желудочную кислотность, снабжает организм грибами и бактериями. В любой из двух приведенных классификаций трудно найти место таким всеядным видам, как человек, многие обезьяны, свиньи и медведи.

У хищников и жертв, как правило, идет длительная параллельная эволюция. В ходе ее у хищников улучшаются средства обнаружения, преследования и умерщвления добычи. От этого плохо жертвам, поскольку снижается их численность. С другой стороны, совершенствуются оборонительные средства – поведение, защитные окраски, форма тела, иглы и панцири, яды. От этого плохо хищнику, ибо растут затраты на добывание пищи. Таким образом, сопряженная эволюция в известной степени угнетает обе взаимодействующие стороны. Интересно, что растения и их специфичные опылители пошли по иному пути. Взаимное приспособление друг к другу дает хищникам пищу, а растениям возможность оставлять большее количество потомков. То же, вероятно, происходит у муравьев, доящих тлей. Эти примеры говорят о том, что в природе нет резких границ между отношением типа «хищник – жертва» и другими типами отношений.

Экологическая роль хищников заключается в регуляции численности жертв. На индивидуальном уровне поедание – личная

трагедия жертвы. На популяционном – это огромное благо, ибо в популяциях жертвы уничтожаются, как правило, самые слабые особи, и характеристики популяции за счет этого улучшаются. Примеров можно привести очень много. Упомянем лишь один, где дело касается сразу трех видов. На побережье Камчатки бурая водоросль рода *Macrocystis* выедается морскими ежами, а те – каланом. Это позволяет всем трем популяциям существовать в динамическом равновесии. Регуляторы численности бывают очень сильны. Один из лучших примеров – поедатели семян растений. Семя – ключевое звено в жизненном цикле растения, поскольку в этом компактном и легко уничтожаемом образовании заключен целый живой организм.

Эффективный хищник в принципе способен целиком уничтожить свою жертву на определенной территории и следом вымереть сам. Столь печальный конец обоих членов пары предотвращается в природе несколькими способами. Во-первых, экологическими ограничениями для хищника – неблагоприятными значениями абиотических факторов, его естественными врагами, конкурентами и паразитами. Во-вторых, низкой относительно жертвы скоростью размножения. В-третьих, альтернативными источниками пищи, которые ослабляют пресс на жертву. В-четвертых, неэффективностью хищника, который может погубить лишь самых уязвимых представителей вида жертвы (старых, больных, расселяющихся). При низких численностях жертвы растут затраты хищника на добывание пищи. Заметим также, что при оценке эффективности следует соотносить поедательные способности хищника со способностью жертвы к размножению.

Если несколько хищников имеют общую жертву, то в совокупности они являются более эффективными регуляторами численности, чем порознь. Данное явление используют при биологической борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства. На вредителя напускают несколько видов естественных врагов, разных по тактике добывания пищи.

На увеличение численности жертвы хищник реагирует двумя способами:

1. Функциональная реакция – рост скорости потребления пищи отдельной особью. Понятно, что этот рост не бесконечен и ситуация на данном уровне сравнительно быстро стабилизируется.

2. Численная реакция – интенсификация размножения (больше поколений в год, яиц в кладке и пр.) и иммиграция особей в места концентрации добычи.

Каждому понятно, что малочисленность жертв для хищника плоха, ибо подрывает пищевую базу. Интересней, однако, то, что очень высокая численность жертвы тоже плоха: жертва слабо размножается из-за высокой внутривидовой конкуренции. Оптимальным вариантом является средний уровень численности. При этом скорость размножения жертвы максимальна, и хищник может изымать прирост, не снижая общую численность добычи.

Конкуренция

Данный тип взаимодействий возникает тогда, когда две или более организменные единицы используют один и тот же ресурс среды, находящийся в дефиците. В природе нет организмов, способных победить в борьбе сразу за все ресурсы. Они живут только там, где побеждают. Для обоих конкурентов взаимодействие неблагоприятно. У них в той или иной степени падают скорость роста, плодовитость, ухудшаются другие показатели, от которых зависит выживание. Действие конкурентов называют **экологической компрессией**. Удаление конкурентов или их части открывает для организма доступ к дополнительным ресурсам, жить становится лучше, и улучшение может быть зарегистрировано по параметрам организма. Реакция на уменьшение упомянутой компрессии – это **экологическое высвобождение**. Например, при прореживании лесов увеличивается скорость роста оставленных деревьев. Исход конкуренции предсказать заранее трудно, так как он зависит от действия на конкурентов других факторов. Так, в смешанных культурах мучных хрущаков (*Tribolium confusum* и *Tribolium castaneum*) первый вид побеждает при более низкой температуре и влажности, второй – наоборот.

Конкуренцию классифицируют двумя способами. Первый принцип классификации – по остроте отношений. Здесь выделяют два вида конкуренции:

1. Интерференционная, или прямая, – непосредственное подавление конкурента нападением, ядами и т. д.

2. Эксплуатационная, или непрямая, – косвенное воздействие на конкурента через уничтожение ресурсов.

Считается, что второй вид более мягок и может переходить в первый. Подобным образом осуществляется переход разных видов к каннибализму при острой нехватке белковой пищи. Первый тип конкуренции обычен у животных со сложным поведением. Обсуждаемое подразделение имеет изъян, поскольку конкуренция является эксплуатационной по определению, независимо от остроты отношений. Поэтому в дальнейшем изложении мы станем опираться на другую классификацию, принцип которой – степень родства конкурентов. В соответствии с этим принципом выделяют внутри- и межвидовую конкуренцию. Рассмотрим примеры по каждому из двух видов.

1. Внутривидовая.

1. Наверное, самый распространенный ее вариант – *пищевая* конкуренция. К ней относится, в частности, острейшая борьба между растениями за свет. В густых зарослях разных видов – от моркови до сосны – процент гибели особей очень высок. Растения при конкуренции ведут себя несколько иначе, чем животные: у них не столько падает численность и плодовитость, сколько замедляется рост. Поэтому на экспериментальных делянках часто оценивают суммарный вес растений. Животных голод порой доводит до внезапных временных переселений. Известно, что такие таежные фитофаги, как кедровка и свиристель, в малокормные годы совершают «налеты» на Западную Европу.

2. Другая обычная форма внутривидовой конкуренции – *территориальная*. Хрестоматийными примерами являются лесные деревья верхнего яруса, многие хищные звери, дневные хищные птицы, а также певчие насекомоядные птицы. На индивидуальном участке легко собирать дань в виде разных ресурсов и уходить от естественных врагов. Проблема территорий остра и для дуплогнездных птиц, поскольку пригодные к заселению дупла могут быть в остром дефиците.

3. Для животных характерна *половая* конкуренция. Особи противоположного пола доступны зачастую не всем, а лишь лучшим представителям. Этим достигается производство полноценного потомства. На этом основаны половые турниры и брачные ритуалы у самых разных видов (бои у турухтанов, многих копытных, ластоногих и кошачьих, демонстрации у куриных птиц, танцы пауков и журавлей и т. д.).

4. Опять-таки у животных, а именно у зверей, живущих группами распространена конкуренция *за место в иерархии* (волки, приматы). Это зачастую связано с половой конкуренцией, поскольку особи с высоким социальным статусом получают преимущественные возможности размножения.

II. Межвидовая.

1. В совместных посадках клеверов *Trifolium repens* и *Trifolium fragiferum* первый вид побеждает в борьбе за свет за счет более длинных черешков листьев.

2. В совместных поселениях рясок *Lemna gibba* и *Spirodela polyrrhiza* первый вид при больших загущениях образует азренхиму. За счет нее он выше держится в воде и затеняет конкурента.

3. В засушливых районах Калифорнии происходит конкуренция между травами и кустарниками. Если первыми на территории развиваются травы, они выбирают воду из грунта, и кусты не развиваются. Если же кусты поднимаются первыми, они затеняют травы, не давая им хода.

4. Во Французском лесу Фонтенбло после пожара прошел ряд вытеснений одних видов деревьев другими – все более теневыносливыми: береза – сосна – дуб – бук.

5. Морские желуди родов *Balanus* и *Chthamalus* (отряд Усоногие раки) в приливно-отливной зоне шотландского побережья являются территориальными конкурентами. Балянусы побеждают в нижней части зоны, имея более толстую раковину и более быстрый рост. Они просто срывают конкурентов со скал. В верхней части зоны ситуация обратная, ибо хтамалюсы лучше противостоят обсыханию во время отлива.

6. Есть множество примеров вытеснения аборигенных видов более жизнеспособными завозными. Кролики и овцы силь-

но осложнили жизнь травоядным в степной зоне Австралии. На этом же континенте европейская медоносная пчела теснит местный аналог, не имеющий жала. В Англии обыкновенная белка вытесняется каролинской белкой, завезенной из Америки. Американская норка теснит более мелкую европейскую.

Когда говорят о близкородственных видах, подразумевают, что они, в силу большого сходства, находятся в состоянии ожесточенной конкуренции. Однако возможна и иная точка зрения по этому вопросу. Возможно, что образование близкородственных видов – это способ снизить жестокую внутривидовую конкуренцию в материнском виде. Конкуренция как раз и разводит виды, позволяя им после расхождения относительно безболезненно существовать бок о бок. Иными словами, внутривидовая конкуренция стимулирует эволюционный процесс, разводя виды в пространстве, времени и способах освоения среды. Большой и малый пестрый дятлы – не конкуренты за пищу, так как большой находит ее на стволах, а малый – в ветвях кроны. Разные виды циклопов в водоемах бывают разделены по глубинам или по сезону пиковой численности и мало мешают друг другу. На побережьях США большой баклан берет сельдь и угря из толщи воды, а живущий рядом хохлатый – камбалу и креветок со дна. В Англии четыре близких вида пчел из рода *Apis* «разошлись» следующим образом. Один вид имеет рот более длинный, чем прочие, и берет пищу из длинных трубчатых цветков. Из трех оставшихся видов один кормится на лугах, а другие – в кустарниковых зарослях, причем два последних – в разные сезоны.

Отсутствие конкуренции между родственными видами давно используется в прикладной деятельности. В теплых прудах Китая много веков разводят карповых рыб, помещая в один пруд до пяти-шести не мешающих друг другу видов. В подобном пруду белый амур – типичный фитофаг, белый или пестрый толстолобики – планктофаги, циррина питается червями и детритом, черный амур – моллюсками, а белый амурский лещ и карп всеядны. Столь рациональный подход позволяет добывать до 5 т рыбы с гектара водного зеркала.

Антибиоз (аменсализм)

Не исключено, что данный тип взаимодействий произошел от конкурентных и представляет собой крайний их тип. Суть антибиоза в том, что один вид начисто подавляет другой, а сам не испытывает никаких воздействий с его стороны. Такое подавление скорее всего является следствием отрицательных биотических воздействий в эволюционном прошлом. Негативное влияние, как правило, имеет химическую природу. Вот некоторые примеры:

1. Антибиотики, выделяемые многими грибами, подавляют бактерий и другие виды грибов.

2. Морские перидиниевые водоросли рода *Goniaulax* секретируют вещества, губящие всю фауну в больших объемах воды.

3. Корни ястребинки волосистой выделяют токсины, губящие другие травы, и ястребинка образует чистые заросли на больших площадях. Аналогичным образом, рогоз при зарастании водоема подавляет все высшие растения, а выделения фасоли тормозят рост яровой пшеницы.

4. Из разлагающихся листьев каштана выделяются токсины, подавляющие сеянцы многих других деревьев.

5. Шалфей выделяет летучие терпеновые соединения (цинеол, камфару), которые привлекают пчел. Эти же вещества – яды для других трав. Вокруг шалфейных зарослей часто имеется полоса голой почвы.

Возможно, к антибиозу относятся случаи затенения растений друг другом, когда для одного из видов борьба заранее безнадежна, например, в силу разной высоты взрослых особей. Обламывание ветвей и усыхание стволов от сдавливания лианами, вероятно, также служат примерами антибиоза, хотя в этом случае основа антибиоза – не конкуренция.

Комменсализм

Название этого типа межвидовых взаимодействий происходит от латинских слов *cum* – совместный и *mensa* – трапеза. По сути речь идет об одностороннем использовании одного вида другим без нанесения ущерба. Примеры комменсализма делятся, по крайней мере, на три категории:

1. Нахлебничество. Египетские цапли сопровождают стадо крупного рогатого скота и поедают испуганных им мелких животных. Рыбы-лоцманы являются нахлебниками акул, а гиены – львов. У насекомоядных растений из рода *Nepentes* в жидкости ловчих кувшинов живут личинки комаров-кулицид и стрекоз, устойчивые к пищеварительным ферментам. Они питаются частью пойманных растением насекомых. Последний пример является спорным, поскольку тут может идти речь о пищевой конкуренции.

2. Квартиранство. Средиземноморские рыбки карапусы прячутся в органах дыхания голотурий. Молодь различных рыб спасается от врагов, живя между щупалец медуз и актиний. Различные эпифиты (орхидеи и др.) используют деревья как субстрат, поднимаясь на них к свету без больших затрат на рост. Семена лопуха, череды и иных растений распространяются, прикрепляясь к шерсти зверей и одежде людей.

3. Сочетание квартиранства с нахлебничеством. Полихета *Nereis fucata* живет в раковине рака-отшельника *Eupagurus prideauxi* и берет остатки пищи прямо с его ротовых органов. В гнездах птиц и норах грызунов обитает множество мелких членистоногих. Они находят там не только убежище, но и пищу в виде разлагающихся органических остатков. Иногда вокруг позвоночного животного собирается много видов комменсалов. Так, в норах альпийского сурка одних только жуков зарегистрировано 110 видов. Различные комменсалы (полихеты, двусторчатые моллюски, крабы, рыбы) живут в норках крупных морских червей (род *Erechis*) и роющих креветок (роды *Callinassa*, *Urogebia*), в теле губок, в мантийной полости устриц.

Протокооперация

При данном виде взаимодействий происходит факультативная (необязательная) «взаимопомощь» представителей разных видов. Это означает, что партнеры могут существовать и независимо друг от друга. Приведем некоторые примеры:

1. В Африке различные виды птиц склеивают членистоногих с кожи носорогов и буйволов, получая пищу и освобождая партнера от паразитов.

2. Есть экологическая группа «чистильщиков», убирающих остатки пищи изо рта рыб (другие рыбы) и крокодилов (птицы).

3. Крачки и цапли устраивают совместные гнездовья и совместными же усилиями легче обнаруживают общих естественных врагов.

4. Растения и неспецифичные опылители обеспечивают выживание друг друга. Это же относится к случаям переноса семян растений в желудках животных.

5. Муравьи *Formica cinerea* питаются выделениями гусениц голубянок рода *Maculinea* и за это защищают их, позволяя зарываться для окукливания в собственный муравейник и даже пожирать детву муравьев. Аналогичные отношения у рыжего лесного муравья и тлей, которых муравей доит.

6. Протокооперационные отношения наблюдаются у людей с одомашненными видами животных и растений. По крайней мере, это касается тех видов, что живут не только возле нас, но и в дикой природе.

Мутуализм

Данное явление означает сопряженное развертывание наследственных программ двух или более видов, повышающее вероятность реализации каждой из них. Иначе говоря, это «взаимопомощь» различных видов, но, в отличие от комменсализма, облигатная, обязательная. Сказанное означает, что мутуалы не способны жить отдельно друг от друга. Их сожительство дает экологические, а часто и эволюционные преимущества. Вот несколько примеров.

1. Разные виды инфузорий, гидр, планарий и мадрепоровых кораллов живут в симбиозе с зоохлореллами. Водоросли имеют подходящую среду, давая в обмен углеводы. В случае с инфузориями рода *Paramecium* в одной их клетке может находиться до пятисот зоохлорелл, каждая в отдельной вакуоли. Еще интересней, что в водорослях обнаружены вирусы. Последние контролируют стабильность генотипа водорослей, уничтожая генетических «уклонистов».

2. У самых разных многоклеточных животных есть упоминавшиеся выше сожители в пищеварительном тракте, которые перерабатывают клетчатку, переводя ее в легко усвояемые формы углеводов.

3. Клубеньковые бактерии являются азотфиксаторами и живут колониями на корнях голо- и покрытосеменных растений, в основном бобовых (всего около двухсот видов растений). Они переводят азот в нитраты, получая взамен углеводы.

4. Микориза – случай мутуалистических отношений высших растений со шляпочными грибами. Она увеличивает площадь всасывания в 10–14 раз. Грибы опять-таки получают углеводы.

5. Выше говорилось о светящихся бактериях, входящих в состав фотофоров глубоководных рыб и головоногих моллюсков.

6. К мутуализму относятся далеко зашедшие отношения многих растений и узкоспецифичных опылителей.

7. Бактерии *Bushnera aphidicola* живут в кишечнике тли и вырабатывают аминокислоты лейцин и триптофан, которых хозяину не хватает в растительном соке.

8. Есть гипотеза о симбиотическом происхождении клетки, согласно которой пластиды и митохондрии в далеком эволюционном прошлом были самостоятельными организмами. Если она верна, то мутуализм можно рассматривать как очень широкое, едва ли не всеобщее явление. Оно особенно интересно с той точки зрения, что новые видовые сущности состоят из нескольких, ранее самостоятельных.

Перечисленные виды биотических взаимодействий являются наиболее распространенными в природе, однако не исчерпывают всего их разнообразия. Есть биотические факторы, не поддающиеся пока классификации. Например, известно, что ряд грызунов и птиц делают запасы семян на зиму. Те, кто хорошо находят свои кладовые и используют их, – хищники. Те, кто находят плохо, – распространители семян. У многих растений семена для нормальной всхожести должны побывать в пищеварительном тракте хищника. И неясно, как расценивать двоякую роль хищника. Вытаптывание растений копытными и охлестывание деревьями друг друга не стоят близко ни к одному из перечисленных типов взаимодействий. То же относится к срастанию корней деревьев одного и даже разных видов. Так, в густых насаждениях ели *Picea alies* сращены корнями около 30% особей. Здесь имеет место прямой физиологический контакт, характер которого пока никому не ясен.

Экологический статус паразитизма тоже не до конца ясен, потому что отсутствует его общепринятое определение. Фактически паразитизм – это существование в организменной среде жизни, о чем говорилось выше. Если же рассматривать паразитизм как способ взаимодействия членов экосистемы, то бросается в глаза явная «асимметрия» в отношениях паразита и хозяина: паразит является для хозяина лишь одним из факторов среды, а хозяин для паразита – средой со множеством факторов. Очевидно, что в некоторых экосистемах паразиты заметно влияют на хозяев, являясь, например, регуляторами их численности. Известно также, что водные личинки многих паразитов являются важными кормовыми объектами рыб. Но это уже другие типы межвидовых отношений.

Демэкология

От Линнея и до начала XX века вид считался внутренне гомогенным и потому неделимым. С начала века ломаются представления о виде как о морфологически однородной совокупности особей. Открывают ряд *географических рас* (подвидов), тоже сперва считавшихся неделимыми. Узнают, что различия между подвидами слагаются из множества мелких постепенных изменений, которые связаны с действием среды. Неполнота природных преград обуславливает обмен генами между подвидами и целостность биологического вида. Позднее открывают *экологические и физиологические расы*, которые могут обитать и на одной территории: нерестовые расы рыб, расы паразитов по хозяину и пр. Суммируя сделанные открытия, С. П. Семенов-Тянь-Шанский (1908) и Н. И. Вавилов (1931) выделяют *две причины внутривидового разнообразия*:

- 1) незавершенность процесса разделения вида на дочерние;
- 2) разные адаптации в разных частях ареала, которые увеличивают генетическое разнообразие вида и придают ему устойчивость.

Постепенно создается представление о виде как *политической системе* со сложной внутренней структурой. Внутри вида выделяется несколько планов структурной организации, которые показывают:

1) адаптации к среде (морфологические и физиологические формы);

2) механизмы воспроизводства (возрастная, половая и социальная структура);

3) упорядоченное использование территории и ее ресурсов (пространственное распределение особей).

Оказалось, что все эти аспекты довольно хорошо увязываются с идеей существования элементарных внутривидовых единиц – **популяций**. Данные единицы следовало всесторонне изучить.

Термин «популяция» пришел в биологию из социологии и демографии (от латинского «*populus*» – народ). Что такое популяция людей? Это их совокупность, живущая в определенных пространственно-временных границах. Данную идею предстояло использовать применительно к диким видам. Толчком к развитию демэкологии стали:

1) необходимость борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства;

2) открытие роли диких животных в хранении и передаче болезней;

3) истощение запасов промысловых видов.

Раз внутривидовые группировки реально существуют, возникла необходимость дать определение популяции. И сразу появились проблемы, не до конца решенные по сей день.

Первая проблема относится к *составу* популяции. На этот счет известны три мнения:

1. Популяция включает особей *многих видов*. Г. дю Рие (1930) определял ее как «...любое конкретное сообщество растений, более или менее гомогенное».

2. Промежуточная позиция заключается в признании *и одно-видовых, и смешанных* популяций. Последние состоят из взаимодействующих видов, населяющих одну территорию.

3. Популяция включает особей *одного вида*.

Вопрос о составе принципиально важен. Если принять, идею многовидовых популяций, стирается разница между понятиями «популяция» и «сообщество». Поэтому большинство исследователей склоняются к мысли об *одновидовом* составе популяции.

Вторая проблема касается *границ* популяции. Существуют два подхода к решению данного вопроса:

1. *Границы популяции определяются границами какого-то сообщества.* Например, М. С. Гиляров (1954) пишет: «Популяция – совокупность особей данного вида, входящая в состав местного биоценоза». У ботаников такая группировка называется **ценопопуляцией**.

2. *Границы популяции не обязательно совпадают с границами сообществ.* И этот вопрос принципиально важен. В природе очень много так называемых *гетеротопных видов*, у которых разные стадии развития живут в разных сообществах – в воде и на суше, в почве и наземно-воздушной среде, в хозяине и вне его. Для возрастных (фазовых) группировок гетеротопных животных было даже введено особое название – **геми(полу-)популяция** (Беклемишев, 1960). К тому же очень подвижные животные способны перемещаться по территории, занимаемой несколькими сообществами. В этих случаях в пределах одного сообщества будет существовать никак не целая популяция, а лишь ее часть. Поэтому в дальнейших рассуждениях мы будем придерживаться второй точки зрения.

Третья проблема связана с *выбором признаков*, вводимых в определение популяции. Неясно, что является главной чертой объекта – территория, общность черт строения особей, их генетическое сходство или нечто иное. Сейчас можно выделить две основные причины разногласий по данному вопросу. Во-первых, это разные специальности исследователей – систематика, экология, генетика, теория эволюции. Систематик сосредоточен на признаках строения, отличающих членов данной популяции от членов других. Экологу интересны ареал, численность, роль популяции в том или ином сообществе. Генетик изучает концентрации аллелей в популяции, интенсивность обмена генами с другими популяциями и т. д. Во-вторых, это огромное разнообразие изучаемых объектов. Если сравнить популяции микробов, мышевидных грызунов, дубов, слонов, то даже непрофессионал увидит огромный разброс по многим параметрам: срокам жизни особей, занимаемой территории, численности, возрастной структуре и др.

Четвертая проблема – это сложность *реального* выделения популяций. Между ними часто нет отчетливых географических границ, а есть широкие переходные полосы. В результате, признаки особей меняются от популяции к популяции очень плавно. Кроме того, активное или пассивное расселение особей сильно перемешивает группировки, унифицируя их параметры. Наконец, мешает сложная внутренняя структура популяций, т. е. их деление на еще более мелкие группы – расы, дэмы, клоны... Итогом является сильная путаница, в которой непонятно, что считать за популяцию. Сопоставим для примера иерархии внутривидовых группировок, созданные зоологами и ботаниками.

У зоологов иерархия сверху вниз такова:

- **географическая популяция** – крупное региональное объединение особей;
- **экологическая (биотопическая, местная) популяция** – поселение в пригодном ландшафте;
- **элементарная популяция** – мелкая территориальная группировка;
- **парцеллярная группировка («большая семья»)** – еще более мелкая совокупность семей или одиночек, живущих в непосредственном соседстве.

У ботаников иерархия иная:

- **климатическая (географическая) популяция** занимает часть ареала вида со специфическими особенностями климата;
- **эдафическая популяция** связана с характерными почвенно-грунтовыми условиями;
- **ценотическая популяция** приурочена к определенному типу растительного покрова (сообщества).

В более крупных внутривидовых группировках линейные границы менее отчетливы, но более стабильны, а устойчивость численности, богатство генофонда и надежность существования больше.

Науке известны неясные случаи недавно образовавшихся групп, малых по численности и территории. Станут ли они со временем популяциями, никто не знает. Для них введено специальное название – **«формы популяционного ранга»**.

Описанные проблемы привели к великому изобилию определений популяции. Для дальнейшей работы возьмем одно из них, которое ничем не хуже прочих.

Популяция – это минимальная внутривидовая группировка особей, длительное время занимающая определенное пространство и относительно изолированная от других аналогичных группировок

Попытаемся расшифровать определение. Прежде всего, популяция – форма существования вида. В этом ее главное свойство и биологическая сущность. Отсюда вытекают способность к самовоспроизведению, длительность существования, общность признаков особей. Кроме того, мы уже знаем, что популяция – это система. Сие означает, что она реагирует как нечто целое на любые внешние воздействия.

Подобно любой другой системе, популяция имеет собственные *пространственно-временные границы*, о чем говорится в определении.

Относительно пространства заметим, что это понятие лучше, чем понятие «ареал», которое всегда подразумевает площадь. Для обитателей же водной или почвенной толщи речь может идти только о трехмерном пространстве.

Пространство, занимаемое популяцией, сильно варьирует. В искусственной популяции микробов оно может не превышать чашку Петри, а у крупных хищников включать тысячи км² или км³. Пространство ограничивается двумя факторами:

1. **Естественными преградами**, которые делают невозможным само существование популяции вне определенных границ.

2. **Радиусом индивидуальной активности**, т. е. расстоянием, на которое могут перемещаться отдельные особи. В ряде случаев используют термин «**радиус репродуктивной активности**». Он означает расстояние, на которое могут перемещаться не только размножающиеся особи, но и их половые продукты (попробуйте сравнить в этом плане инфузорию, большого прудовика, землеройку, бурого медведя и серого кита). Для видов,

размножающихся не по всему ареалу (перелетные птицы, проходные рыбы), выделяют **трофический и репродуктивный ареалы**. Обычно репродуктивный – часть трофического. Но у тихоокеанских лососей, которые при нерестовом ходе не кормятся, эти ареалы полностью разобщены.

Время в популяции интересно тем, что является не астрономическим, а *биологическим*. Единица измерения биологического времени – поколение. Это позволяет сравнивать популяции с очень разной продолжительностью жизни особей. Поэтому длительное время, обозначенное в определении популяции, означает длинный ряд поколений. Если в популяции слонов за 10 лет биологическое время не сдвинется, то в популяции простейших, размножающихся часто, оно уйдет далеко, поскольку образуются многие тысячи поколений.

Наличие более или менее отчетливых границ популяции приводит к ее *относительной изолированности* от соседних популяций того же вида. Вместе с тем относительная изолированность является не географической, а генетической и состоит в том, что члены одной популяции скрещиваются друг с другом чаще, чем члены разных. Для видов с половым размножением введен даже термин **панмиксия** (свободное скрещивание), т. е. равновероятное сочетание любых типов гамет при скрещивании. В результате, в длинном ряду поколений гены равномерно «перемешиваются» между всеми членами популяции, и все особи состоят в той или иной степени родства. Родство обуславливает два важных генетических свойства популяции – *генетическое единство* и *генетическую уникальность*. Последняя означает, что концентрации аллелей в разных популяциях не идентичны, например, в одной популяции больше голубоглазых, а в другой – кареглазых особей.

Степень обмена генами между популяциями варьирует у разных видов и у одного вида в разных условиях. Например, обмен генами тем больше, чем больше численность. При вспышках численности нередко массовые миграции особей (саранча, лемминги и др.). Миграции – причина широчайшего обмена генами между популяциями. При резких падениях численности наблюдается обратная картина.

Среди важнейших критериев популяции следует назвать **численность и плотность**. Второе понятие ввели ради популяций, где трудно подсчитать численность (многочисленные или труднодоступные виды). По сути плотность – это численность на единицу пространства. Естественно, что оба показателя могут сильно варьировать – от единиц до миллионов особей. Высокая численность весьма существенна для популяции, т. к. определяет саму возможность ее существования на больших отрезках времени при разнообразных внешних воздействиях. В природоохранной практике есть даже проблема *минимальных численностей* – тех, ниже которых популяция неизбежно исчезает по разным причинам. Причинами могут быть уязвимость для врагов, невозможность встреч особей для скрещивания, их генетическая неполноценность в результате близкородственного скрещивания и др.

Для любой популяции характерна сложная *внутренняя структура*, включающая несколько основных параметров.

1. Пространственное распределение особей (рис. 2).

а) **Равномерное (регулярное)**. Встречается редко. Причины – сильный антагонизм между особями при равной обеспеченности ресурсами. Примеры – крупные деревья, тропические птицы, кормящиеся нектаром, многие хищники. В ряде случаев у животных формируются способы охраны индивидуального участка – метение, голосовые сигналы и др.

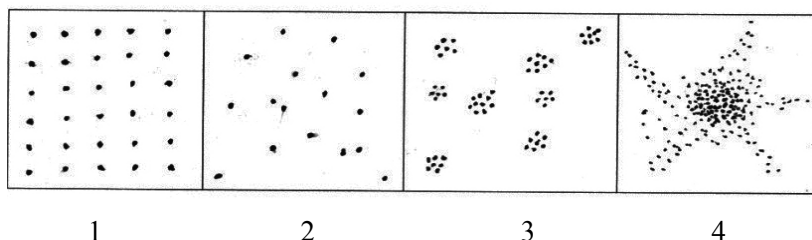


Рис. 2. Пространственное распределение членов популяции:
1 – равномерное; 2 – случайное; 3 – групповое; 4 – конгрегационное

б) **Случайное**. Встречается сравнительно редко. Причины – однородность среды, избыток ресурсов и свободное проникновение особей в любую точку ареала. При этом летальные воздействия распределены в пространстве случайным образом (так

называемая стратегия случайного распределения риска). Отсюда случайная гибель особей и такое же их распределение. Примеры – популяции ряда донных организмов.

в) **Групповое (пятнистое, контагиозное)**. Наиболее обычное. Причины – градиенты абиотических факторов в ареале популяции; конкуренция и выедание; особенности размножения (например, вегетативное у полипов и растений с образованием клоновых и семейных группировок); социальное притяжение особей с образованием стай, гнездовых и т. п. Распределение самих групп может быть случайным (как на рис. 2) или равномерным. Агрегация усиливает конкуренцию между особями, но у группы часто больше шансов на выживание (легче согреться, обнаружить врага, отбиться от него, овладеть добычей).

г) **Конгрегационное**. Характерно для «общественных» видов – многих морских птиц, общественных насекомых, северных оленей, людей. В основе распределения лежит *стратегия безопасных поселений*: вся популяция представлена одной компактной группой особей, из которой они разбредаются по разным житейским надобностям, а потом возвращаются назад.

Обобщающим для форм пространственного распределения является **принцип Олли**:

Степень агрегации и плотность, при которых наблюдается оптимальный рост и выживание популяции, варьирует у разных видов и при разных условиях; как недо-, так и перенаселение является лимитирующим фактором

2. Возрастная структура популяции зависит от продолжительности жизни, времени созревания, интенсивности размножения особей. Ее нельзя выделить у одноклеточных видов, поскольку возраст придется определять фазами деления клетки. То же относится к популяциям однолетних видов, в которых все особи – ровесники. Для прочих случаев выделяют в общем виде три возраста – *пререпродуктивный* (особи, не приступившие к размножению), *репродуктивный* (размножающиеся) и *постре-*

продуктивный (старые, прекратившие размножаться особи). Длительность каждого из периодов у представителей разных видов варьирует чрезвычайно резко, как и сроки жизни в целом. У моноциклических видов, размножающихся раз в жизни, пострепродуктивный период вообще не выражен (многие пауки, кальмары, тихоокеанские лососи).

3. Половая структура выделяется в популяциях эукариот, размножающихся половым путем. Известно три вида *соотношения полов*:

- а) *первичное* – при зачатии;
- б) *вторичное* – при рождении;
- в) *третичное* – при созревании.

В популяционной биологии рассматривается третий случай. О половой структуре нет смысла говорить применительно к гермафродитным видам. У раздельнополых видов существуют разные соотношения полов: примерно равное (гусеобразные); много самок и мало самцов (олени, ластоногие); много самцов и мало самок (ряд тропических икромечущих рыб). В некоторых случаях соотношение полов определяется условиями развития яиц, клубней, личинок (термиты, крокодилы и др.).

4. Социальная структура. Сюда относятся иерархия, доминирование, кастовые подразделения общественных насекомых. Обязательные свойства любого социума – это разделение труда (функций) и обмен информацией. Функциональное разделение бы- вает связано с полом, степенью зрелости, возрастом особей, принадлежностью к определенной, легко различимой касте. Особи обмениваются звуковой и зрительной информацией, а также широко используют в этих целях химические вещества (метки, феромоны).

Помимо сложной внутренней структуры, для популяции характерно наличие ряда *динамических показателей*. Рассмотрим их.

5. Рождаемость – способность популяции к увеличению численности путем воспроизводства. Различают несколько ее видов:

- а) **максимальная (физиологическая)** – теоретический максимум для идеальных условий; определяется генетическими свойствами организмов и постоянен для данной популяции;

б) **экологическая (реализованная)** – фактическое увеличение численности; определяется характером и силой внешних ограничений, варьирует и существует в двух формах:

– *абсолютная* – число новорожденных в единицу времени:

$$B_a = dN/dt;$$

– *удельная* – число новорожденных в единицу времени на одну особь от начального числа: $B_y = dN/N_0 dt$.

В формулах dN – прирост численности популяции; dt – рассматриваемый отрезок времени; N_0 – число особей в начальный момент времени.

Введение удельной экологической рождаемости необходимо для сравнения популяций с резко различной численностью. Понять это не трудно. Представим, что численность одной из сравниваемых популяций 10 особей, а другой – 1000. За некое время в обеих популяциях родилось по одной особи. Абсолютная рождаемость совпадает. А вот удельная показывает, что прирост первой популяции в процентном выражении гораздо больше, чем второй.

6. Смертность – уменьшение численности популяции за счет гибели особей. Как и рождаемость, смертность бывает нескольких видов:

а) **минимальная** – теоретический минимум для идеальных условий (смерть по старости); определяется свойствами организмов и постоянна для данной популяции;

б) **экологическая (реализованная)** – фактическая гибель в реальной среде; определяется внешними ограничениями, варьирует. Подобно рождаемости экологическая смертность бывает абсолютная и удельная. Формулы те же, только вместо буквы «В», обозначающей рождаемость, ставится «D».

7. Выживаемость – процент особей от начального числа, выживших за определенное время.

Рождаемость, смертность и выживаемость не могут быть величинами отрицательными, они больше или равны нулю. Введение названных параметров позволило исследователям прийти к ряду важных обобщений, касающихся воспроизводства и изменения численности популяций.

В первую очередь речь пойдет о **стратегии размножения**. Данный термин родился при сравнении так называемых кривых выживания – графиков, иллюстрирующих выживаемость (рис. 3). По оси абсцисс откладывается время, по оси ординат – процент выживших особей. Прокомментировать графики можно следующим образом.

Вся энергия жизнедеятельности делится на **энергию размножения и энергию поддержания**. Если большая часть энергии расходуется на размножение (формирование половых систем, гамет, эмбрионов), мы будем иметь то, что называют **R-стратегия**. Данная стратегия подразумевает отбор на высокую плодовитость, быстрое созревание, короткий жизненный цикл и большое число циклов в сезон, переживание неблагоприятных условий в покоем состоянии. Смертность в популяциях весьма высокая, особенно на ранних стадиях онтогенеза. При благоприятных условиях R-стратегии дают резкие всплески численности и быстрое распространение в различных местообитаниях, в том числе новых.

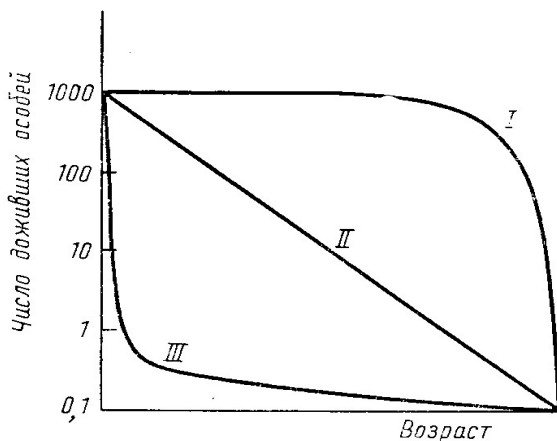


Рис. 3. Кривые выживания:

1 – K-стратегии; 2 – диагональная кривая; 3 – R-стратегии (пояснения в тексте)

Если же акцент делается на энергию поддержания (выживания), налицо **K-стратегия**. Здесь налицо отбор на защищенность

эмбриональных стадий и родившегося потомства, устойчивость взрослых особей по отношению к хищникам и паразитам, высокую конкурентоспособность (зародышевые оболочки и запасы пищи для эмбриона, высокий иммунитет, охрана и воспитание потомства, сложные формы поведения и др.). Выживаемость особей на ранних стадиях развития высокая, потому кривая выживания выпуклая. Плодовитость у К-стратегов сравнительно невелика.

Диагональная кривая показывает постоянный, независимый от возраста уровень смертности на протяжении всей жизни. В течение любого возрастного промежутка погибает одна и та же доля особей от численности в начале этого промежутка. Подобные случаи отмечены в популяциях видов, принадлежащих к самым разным таксонам: различным многолетним травам, рыбам, рептилиям, птицам.

Искать в природе стратегии в чистом виде не стоит. Между крайними вариантами есть множество промежуточных. Например, возможна ступенчатая кривая. Она типична для видов со сложным жизненным циклом вроде насекомых с полным превращением. Разные стадии цикла уязвимы в разной степени, отсюда и ступени на графике. Подобная картина отмечается даже для видов с простыми жизненными циклами. Известно, что в Америке смертность снежного барана велика в возрасте до двух лет, а также после десяти. В обоих случаях причина высокой смертности – пресс хищников (волков). Между этими периодами лежит время практически стопроцентного выживания. График в данном случае будет иметь вид двух «обрывов» с плато между ними. Стратегии означают лишь тенденции, проявляющиеся в конкретных популяциях в той или иной мере. В ходе эволюции не исключена даже смена стратегий. Важно здесь то, что не бывает одновременно высокой смертности при низкой плодовитости и низкой смертности при высокой плодовитости. В первом случае популяция не сможет самовоспроизводиться, во втором ей не хватит ресурсов. В обоих случаях существование популяции станет невозможным.

Стратегии размножения в описанном виде предложены зоологами. В ботанике существует несколько иное деление на группы:

1. **Виоленты или конкуренты** (*violentia* – склонность к насилию). Подавляют конкурентов более быстрым ростом и пол-

ным использованием территории (крупные деревья в коренных лесах, сфагнум на болотах, тростник, обрастающий сплошь мелководья озер).

2. **Пациенты или стресс-толеранты** (*patientia* – терпеливость, выносливость). Способны выживать в плохой для других среде: мало света, влаги, бедная или засоленная почва. Это многие виды пустынь и солончаков, часть которых хорошо себя чувствует и в нормальных условиях.

3. **Эксплеренты или рудералы** (*explere* – наполнять). Быстро размножаются и расселяются. Внедряются в нарушенные коренные сообщества – вырубки, гари и т. д. У многих видов погребенные в почве семена подолгу сохраняют всхожесть в ожидании благоприятных условий (иван-чай, осина и др.).

Изменения (динамика) численности. Из соотношения рождаемости и смертности выводится общее уравнение динамики численности популяции:

$$\begin{array}{c} R = B - D \\ \text{или} \\ R = (B + \text{иммиграция}) - (D + \text{эмиграция}) \end{array}$$

Скорость роста популяции бывает абсолютная и удельная. Последняя, подобно рождаемости и смертности, вычисляется в пересчете на одну особь от начального числа. Это делается опять-таки для того, чтобы иметь возможность сравнивать популяции разной численности.

Приведенная формула отражает наследственно обусловленную способность популяции к росту. В нелимитирующей среде (т. е. в среде без отрицательных внешних воздействий) уменьшение численности обусловлено только смертью по старости, и скорость роста является максимальной. Это максимальное значение скорости назвали **биотическим, или репродуктивным, потенциалом**. Естественно, что биотический потенциал реализуется только в идеальных условиях, которые в реальности практически не встречаются. Поэтому разница между максимальной скоростью роста популяции (биотическим потенциалом) и реально наблюдаемой скоростью получила название **сопротивление среды**.

**Сопротивление среды – это сумма действия
всех лимитирующих факторов,
препятствующих реализации биотического потенциала**

Было установлено, что процесс роста популяции можно изобразить графически и что существуют два непохожих способа роста – **экспоненциальный и логистический**. Различия между двумя способами роста представлены в таблице 1. В формуле экспоненциального роста нам уже знакомы все параметры (они приведены под таблицей). Что же касается формулы логистического роста популяции, то здесь новой для нас является константа «К», которую называют пределом роста популяции, или верхней асимптотой.

**Предел роста – это размер популяции,
при котором скорость ее роста становится нулевой**

Данный предел зависит от емкости среды.

**Емкость среды – степень ее способности
поддерживать существование популяции**

Емкость определяется ресурсами среды, которые и ограничивают рост популяции. Если в данный момент времени численность популяции мала, емкости среды для нее вполне хватает. В этом случае значение дроби в правой части формулы логистического роста будет близко к единице, а форма графика станет близка к экспоненциальной (рис. 4). Если же в данный момент времени численность популяции велика, значение дроби будет стремиться к нулю, рост популяции – к прекращению, а график будет пологим. Хотя мы и называем предел роста константой, эта величина изменчива, т. к. в разные годы ресурсы среды становятся то больше, то меньше по не зависящим от популяции причинам.

Таблица 1

Некоторые параметры способов роста популяции

<i>ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНЫЙ РОСТ</i>	<i>ЛОГИСТИЧЕСКИЙ РОСТ</i>
Математическая формула: $dN/dt = rN_0$	Математическая формула: $dN/dt = rN_0 \times (K-N)/K$
Рост популяции с самого начала быстрый	Рост популяции не столь быстрый
Популяция начинает испытывать сопротивление среды почти в конце своего роста	Популяция испытывает сопротивление среды с самого начала роста, и сопротивление пропорционально численности популяции
Равновесная численность не достигается	Равновесная численность достигается

Обозначения: dN/dt – абсолютная скорость роста популяции (изменение численности во времени); r – удельная (внутренняя скорость) роста, то есть в пересчете на одну особь от начального числа; N – численность популяции; N_0 – ее численность в начальный момент времени; K – максимально возможная численность (предел роста).

На графике кривые А-1 и А-2 показывают случаи колебаний численности при экспоненциальном росте популяции. Резкие снижения численности происходят, как только популяция истощает какой-либо ресурс среды (обычно пищу или пространство) либо при внезапных экстремальных воздействиях иных факторов (заморозки, засуха и т. д.). При повторных подъемах численности ее прежний уровень может и не достигаться. При логистическом росте популяций ряда животных и высших растений нередко наблюдается временной разрыв между увеличением численности популяции и проявлением сопротивления среды. В этих случаях показатели численности «перепрыгивают» через предел роста (кривые Б-2 и Б-3). Реакция среды на рост численности как бы запаздывает. Это обусловлено тем, что требуется время, чтобы в неблагоприятных условиях перенаселения начали изменяться рождаемость и смертность. Когда же они начинают изменяться, происходят колебания численности, которая постепенно стабилизируется на уровне емкости среды. Например, в

новых водохранилищах и прудах питательные вещества часто бывают накоплены до начала популяционного роста, и эти водоемы в молодом возрасте богаче рыбой, чем в старом.

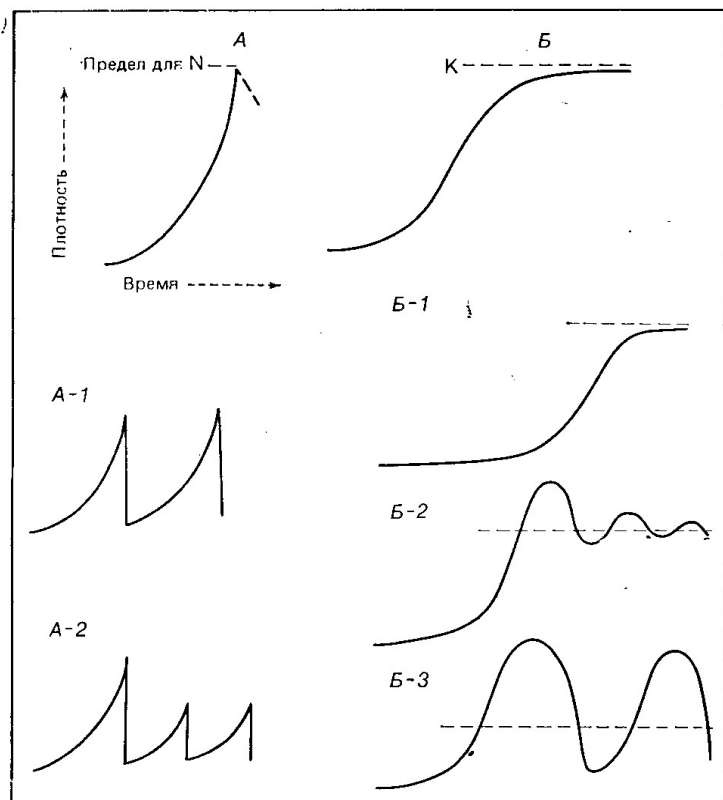


Рис. 4. Кривые роста популяции:
А – экспоненциальный рост; Б – логистический рост
(пояснения в тексте)

Экспоненциальная кривая показывает самый быстрый тип роста, логистическая – самый медленный. Это крайние варианты. Между ними существует много промежуточных форм. Одна и та же популяция в благоприятные годы может расти экспоненциально, в неблагоприятные – логистически. Поэтому надо помнить, что обсуждаемые способы роста в известной степени

схематизированы. Популяция рассматривается здесь как «закрытая» система, не подвергающаяся внешним воздействиям. В реальности приток вещества и энергии в популяцию или их отток могут изменить закономерности роста в ту либо другую сторону. Рождаемость и смертность в популяции – величины также непостоянные. Они могут меняться даже в разные сезоны года. От этого будет меняться скорость роста, а значит, форма графика.

Рассматривая графики, легко заметить, что лавинообразный экспоненциальный рост не может продолжаться долго. Через какое-то время наступит снижение численности, обусловленное истощением ресурсов среды. И чем быстрее был рост, тем резче окажется падение. При росте логистическом максимальный размер популяции не обязательно сохраняется неограниченно долгое время. В реальной среде это просто невозможно. Таким образом, увеличения и уменьшения численности популяций неизбежно будут сменять друг друга. Такие колебания численности получили название **волны жизни**.

Сам факт существования волн жизни известен с незапамятных времен, особенно для вредителей и промысловых видов (достаточно вспомнить о перелетной саранче, знаменитых миграциях леммингов и о кроликах Австралии, начавшихся с 24 особей). Широко известны и другие, не менее интересные случаи. Так, в 1536 г. Аделантадо Педро де Мендоза закладывал Буэнос-Айрес. Туда были привезены из Европы 20 коров и 72 лошади. Через три года индейцы сожгли поселение. Люди ушли, бросив скот. К 1700 г. в пампе бродило примерно по 1 млн особей каждого из завезенных видов. В 1704 г. моряка Александра Селкирка (прототип Робинзона Крузо) за плохое поведение высадили на остров у побережья Чили. Там обитало стадо примерно из 10 000 коз. А началось оно с одной пары, завезенной туда несколькими десятилетиями раньше. Примеры обратного характера известны по случаям истребления ряда многочисленных некогда видов: странствующего голубя, дронта, тура и др.

Специалисты изучали волны жизни различных видов, пытаясь установить причины массовых размножений и депрессий, условия восстановления популяций. Выяснилось, что на чис-

ленность влияет множество разнообразных факторов: температура, снежный покров, количество пищи, влияние паразитов и хищников и др. Самым интересным оказалось то, что колебания численности имеют довольно четкую *ритмику* у многих видов грызунов, пушных зверей, птиц, насекомых и иных видов. Это породило закономерный вопрос о *механизмах регулирования* численности популяций. В процессе его решения сформировались три разные теории.

1. **Стохастизм.** Численность регулируется факторами, случайно распределенными во времени и пространстве, и в качестве регулирующего может выступать *любой* фактор. Раз действие факторов-регуляторов носит случайный характер, значит, случайны и изменения численности, и нельзя говорить о каком-то «нормальном», типичном, равновесном уровне численности популяции.

Классический пример такого рода колебаний известен для некоторых популяций серой цапли в Британии. После суровых зим, случавшихся нерегулярно и непредсказуемо, численность цапли резко падала, а затем повышалась в течение ряда лет. Подобные колебания цикличности не имеют, а регулирующие факторы лежат вне сферы внутри- или межпопуляционных взаимодействий.

2. **Регуляционизм.** Существует равновесный уровень численности, и его поддержание регулируется автоматически. Распространение организмов регулируется абиотическими факторами, а численность – биотическими. Эффект действия биотических факторов зависит от численности (плотности) популяции. С изменением численности определенным образом меняются строение, физиология и поведение особей. Благодаря этому, численность начинает изменяться в обратную сторону, и таким путем возникают повторяющиеся колебания. Цикличность волн обусловлена действием таких факторов, как пищевые объекты, хищники, паразиты, конкуренты. Например, продукция семян у хвойных растений часто циклична, и с ней связаны колебания численности многих зерноядных видов (в основном грызунов и птиц). Численность рыси колеблется вслед за изменениями численности зайца, служащего ей основной добычей.

Обе концепции сходятся в том, что *роль ограничителя численности принадлежит внешним факторам*, каковы бы они ни были.

3. Теория саморегуляции. С ростом численности меняется не эффект действия факторов, не качество среды, а качество (признаки) членов популяции. Изменение признаков (плодовитости, сроков созревания, миграционной активности, иммунитета и пр.) обусловлено генетически. В популяции существуют и работают, по крайней мере, две генетически разных формы, т. е. она *генетически полиморфна*. Численность регулируется путем изменения процентного содержания каждой из этих форм. Рост численности может тормозиться еще *до наступления* неблагоприятных условий, вызываемых этим ростом.

В рамках теории саморегуляции разработано **учение о биологическом стрессе**. Схема саморегуляции через механизм стресса такова: увеличение плотности – усиление стрессового напряжения – стресс – увеличение смертности и миграционной активности, снижение интенсивности размножения вплоть до полной остановки и резорбции образовавшихся зародышей (половая система тормозится работой эндокринных желез) – уменьшение плотности – уменьшение стрессового напряжения – увеличение плотности и замыкание цикла.

Еще один пример. У коконопряда рода *Malacosoma* волнам численности соответствует чередование «сильных» и «слабых» физиологических рас. Первая из них доминирует на подъеме численности. Для гусениц характерны длинная паутина, активное питание листвой и перемещение, слабая восприимчивость к болезням. На пике численности начинает преобладать «слабая» раса с компактной паутиной, меньшей интенсивностью питания и более слабым иммунитетом. Длина цикла колебаний численности 4-10 лет. Здесь мы сталкиваемся с работой генетического механизма, который предотвращает подрыв пищевой базы.

Принципиальное отличие последней теории от двух предыдущих в том, что механизм регуляции численности является *внутрипопуляционным*, в то время как стохастизм и регуляционизм стоят на точке зрения внепопуляционных механизмов регуляции.

То есть при саморегуляции *роль ограничителя численности принадлежит генетическому материалу.*

Не исключено, что в природе встречаются все три названных способа. При этом первые два, вероятно, более древние, более жесткие и менее тонкие.

Мы видим, что колебания численности часто обусловлены устойчивыми взаимодействиями различных биологических видов. О характере этих взаимодействий речь пойдет в следующей главе, посвященной экологии сообществ.

Синэкология

В первой главе мы говорили о работах А. Гумбольдта, отмечавшего, что виды растений распределяются в ландшафтах не как попало, а образуют четкие группировки. Фактически в этом положении – основа синэкологии, ибо такие неслучайные группировки и есть сообщества. Однако во времена Гумбольдта представлений о сообществах еще не существовало, и до рождения синэкологии как таковой прошло несколько десятилетий. За это время в разных частях Земли исследователи постепенно изучали флоры и фауны и проводили биогеографическое районирование территорий. Выделялись так называемые природные комплексы и природные зоны и делались первые попытки их типизации.

Самым ранним по рождению термином синэкологии стал термин «**биоценоз**» – базовый для всего раздела науки. Большую роль в его появлении сыграли гидробиологи. Они выяснили, в частности, что состав морской фауны меняется с глубиной. Оказалось также, что кроме глубины, на состав фауны влияют «вторичные» факторы – географическое положение изучаемого района, свойства воды и дна и др. Ученые обнаружили, что группы организмов, выделяемые в тех или иных границах, обладают довольно высокой устойчивостью. Для таких групп немецкий ботаник И. Лоренц предложил название «*фация*». Оно не прижилось, т. к. уже применялось в других отраслях науки в ином смысле. Однако необходимость дать название устойчивым природным многовидовым группировкам назрела. Она была реали-

зована профессором зоологии Кильского университета Карлом Мебиусом.

Работа Мебиуса «Устрицы и устричное хозяйство» (1877) замечательна как пример рождения серьезных теоретических обобщений в процессе решения чисто прикладной задачи. Суть работы состоит в следующем.

Промышленники, державшие устричные хозяйства на немецком побережье Северного моря, были заинтересованы в увеличении добычи. Однако ничего не получалось. Подозревали, что низкая плодовитость устриц не дает им широко расселяться. Мебиусу предложили разобраться, так это или нет. Выполняя заказ, он подробно изучил биологию устриц и сопутствующих видов и установил ряд фактов.

1. Устрицы не могут широко расселяться. На изучаемой акватории всего 47 пригодных для заселения устричных банок (отмелей), т. е. менее 1% площади дна. На банках обитает примерно 5 млн устриц.

2. Плодовитость этих животных высокая – более 1 млн яиц с одной особи. При таком воспроизводстве на 1 м² банки придется более 1 500 отложенных яиц. Места всему потомству не хватает.

3. Значительная часть потомства гибнет в борьбе за территорию, уничтожается хищниками и паразитами устриц. На устричной банке число особей всех видов – это итог борьбы за существование.

4. Численность различных видов колеблется, отклоняясь от исходной и возвращаясь к ней. Таким образом, население устричной банки саморегулируется.

5. Рекомендуются защищать потомство устриц от врагов, обеспечивать его пищей и, главное, территорией.

Из работы Мебиуса выросла практика устричных хозяйств – искусственных субстратов, где поддерживаются более или менее оптимальные условия для этих промысловых животных.

На основе изучения устричной банки Мебиус дал первое определение биоценоза: «...сообщество, в котором сумма видов и особей, постоянно ограничиваемая и подвергаемая отбору под

действием внешних условий жизни, благодаря размножению непрерывно владеет некоторой определенной территорией». «Общее число взрослых особей всех видов, живущих в какой-либо области, есть то, что осталось от всех зародышей предыдущего периода размножения. Этот остаток выросших зародышей есть известное количество жизни, которое проявляется в известной сумме индивидуумов и которое, как и всякая жизнь, поддерживается путем размножения. Наука еще не имеет никакого слова для обозначения такого сообщества живых существ для такого отбора и числа видов и индивидуумов, которые соответствуют решительно всем данным внешним условиям, которые взаимно обуславливают друг друга и путем размножения поддерживают свое существование в данной определенной области. Такое общество я называю «*Biocoenosis*».

Мебиус выделил главные черты биоценоза:

– соответствие между потребностями членов и условиями их существования;

– тесная взаимосвязь и взаимообусловленность членов;

– длительность существования.

Позднее, в XX веке, было дано много других определений биоценоза, которые в чем-то уточняли определение Мебиуса, но ничего не меняли в нем по существу. Приведем некоторые из них.

Р. Гессе (1924): группировки живых существ, которые населяют единообразный участок мест обитания и соответствуют по составу и числу видов средним внешним условиям среды.

Г. Ф. Морозов (1926): общежитие растений и животных, взаимно приспособленных друг к другу, находящееся под влиянием внешней среды.

В. Шелфорд (1929): растения и животные однородного местообитания (границы совпадают с границами видов-доминантов).

К. Фридерикс (1930): система популяций, спаянная экологическими факторами в состояние неустойчивого равновесия.

Б. П. Уваров (1931): экологическое единство популяций растений и животных определенного местообитания.

После того как понятие биоценоза более или менее оформилось, начался закономерный процесс выявления и изучения

конкретных сообществ. На первых порах он носил в основном описательный характер. Добавим, что, вполне сознавая целостность сообществ, специалисты работали в основном с отдельными видами или небольшими группами видов, связанных главным образом через питание. Понятно, что чисто описательная работа не могла длиться долго. Требовались планомерные усилия в двух взаимосвязанных направлениях. Надо было:

1) разрабатывать теоретические основы синэкологии и выработать единую терминологию для этой науки;

2) изучать структуру сообществ и устанавливать четкий статус в нем каждого вида.

В процессе решения этих задач возникло много дискуссий, часть которых не прекращается по сей день. Например, в начале XX века произошел раскол ботаников и зоологов по вопросу о предмете экологии и синэкологии в частности. Многие ботаники считают, что экология должна изучать только действие абиотических факторов, а все, что касается сообществ – предмет отдельной науки – геоботаники. И хотя геоботаника – это по сути синэкология растений, расслоение сохранилось по сей день.

Работая с различными сообществами, исследователи довольно быстро поняли, что их (сообществ) существование сильно зависит от абиотических условий. Без учета действия абиотических факторов понять принципы устройства и функционирования сообщества нельзя. Данный факт отразился в некоторых определениях сообществ и их характеристиках:

А. Тинеман (1925): «Каждое сообщество организмов образует вместе со средой, которую оно наполняет, единство, и часто единство столь тесно спаянное, что оно может быть названо организмом высшего порядка».

В. Олли и др. (1949): «Сообщество – естественное объединение организмов, которое в единстве со своим местообитанием достигло такого уровня выживаемости, что приобрело относительную независимость от смежных объединений того же ранга».

В этих внешне разных формулировках общим является тезис о *единстве* сообщества и среды, в которой оно существует. Стало ясно, что при наличии единства биоценоз – совсем не одно и

то же, что биоценоз плюс среда. Значит, требовались два новых термина. Во-первых надо было как-то назвать часть среды, вмещающую биоценоз. Ее назвали **«биотопом»** (дословно – «место жизни»), о чем мы толковали во второй главе. А для единства биоценоза и биотопа был предложен целый ряд терминов, например, **«микрокосм»** (Форбс), **«эпиморфа»** (Аболин), **«голоцен»** (Фридерикс), **«биосистема»** (Тинеман), **«биокожное природное тело»** (Вернадский). Все перечисленные названия в экологии не прижились. В настоящее время используются два, предложенные почти одновременно, но независимо друг от друга английским и русским ботаниками. Первое из названий принадлежит А. Тенсли (1935):

Экосистема – любая система, включающая биотическое сообщество на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями

Легко заметить, что в приведенном определении речь идет о живых организмах, неживой природе, а также о наличии постоянного обмена между этими важнейшими компонентами экосистемы. Показательно, что второе понятие, которое определил В. Н. Сукачев (1940), при всех отличиях от первого однотипно с ним в принципе:

Биогеоценоз – совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и другими явлениями природы

Вопрос о соотношении этих понятий оказался довольно запутанным. Оба определения громоздки и звучат по-разному. Однако, как уже говорилось, они совпадают в трех важнейших пунктах. Во-первых, система включает в себя живую и неживую части. Во-вторых, ее компоненты активно взаимодействуют друг с другом. В-третьих, сквозь систему проходит поток энергии. Казалось бы, в обоих определениях говорится об одном и том же и нужды в двух терминах нет. Однако на деле вышло иначе. На Западе используется понятие «экосистема», а в России – оба. Многие специалисты полагают, что понятие биогеоценоза предпочтительней, поскольку его границы довольно четко определяются границами растительного сообщества, на которое обращал большое внимание Сукачев, а понятие экосистемы – безразмерное и зачастую с невыраженными границами. В то же время множество четко обособленных экосистем существует без участия растений (донные на больших глубинах, в организме хозяина и др.). Стало быть понятие «экосистема» шире, чем «биогеоценоз». Ученик Сукачева Н. В. Дылис (1978) отмечает, что обе категории совпадают на уровне растительного сообщества, но принципиально расходятся за его пределами. Исходя из этого, будем в дальнейшем изложении пользоваться исключительно понятием «экосистема» как более широким. А также примем за основу простую формулу:

ЭКОСИСТЕМА = БИОЦЕНОЗ + БИОТОП.

Вместе с представлением об экосистемах возник и принципиальный вопрос о возможности их вычленения, а значит, о реальности существования. По существу это вопрос *о границах экосистем*. Очертить границы иногда легко, но часто трудно из-за наличия широких переходных зон. Так, рассматривая крупные экосистемы, мы обнаруживаем между тундрой и тайгой обширную полосу лесотундры, между лесом и степью – лесостепь, а между степью и пустыней – полупустыню. Есть примеры и в меньших пространственных границах. Когда озеро окружено лесным болотом, а далее – лесом, переходы между этими тремя экосистемами тоже бывают плавными. Сложность проблемы усугубляется тем, что и внутри экосистемы нередки довольно

резкие границы между ее частями. Отсюда еще один важный для изучения вопрос – *о структуре экосистем*, в том числе пространственной. Рассмотрим эти проблемы последовательно.

По вопросу о границах в синэкологии оформились два противоположных суждения. Оба они появились при исследовании наземных растительных сообществ. Согласно первому из них, одно растительное сообщество плавно и непрерывно переходит в другое. Это *учение о непрерывности растительного покрова (о его континууме)*. Легко понять, что непрерывность подразумевает отсутствие четких границ между экосистемами и условность их выделения. Другая точка зрения – *учение о дискретности растительного покрова* – подразумевает наличие хорошо различимых границ и относительную легкость вычленения экосистем. Источники дискретности таковы:

- 1) резкие градиенты (перепады значений) факторов среды;
- 2) средообразующее влияние доминантных видов в сообществах;
- 3) конкуренция между разными видами;
- 4) наличие исторически сложившихся объединений видов в результате их сопряженной эволюции.

Обратим внимание, что причины практически те же, что и для группового распределения особей в популяции. Сочетание причин «разводит» сообщества в пространстве. Существует мнение, что границы экосистем определяются не столько градиентами абиотических явлений, сколько характером взаимодействий между живыми компонентами. Такой подход в определенной мере оправдан. Внутренние связи в экосистеме должны быть прочней ее внешних связей. Только в этом случае удастся различать экосистемы как некие устойчивые «отдельности».

С современной точки зрения, в природе, по-видимому, имеют место оба случая – и плавные, и резкие переходы. При изучении отчетливых, кинжально прочерченных границ между экосистемами в синэкологии появилось новое понятие – «экотон».

Экотон – это пространственно ограниченное сообщество в месте соприкосновения двух или более хорошо отличающихся сообществ

Приведем некоторые примеры резких границ:

1. Опушка как граница лесной и луговой экосистем;
2. Берег в месте соприкосновения наземной и водной экосистем;
3. Поверхность тела организма, где разграничены паразитоценоз и непаразитическое сообщество;
4. Границы вертикальной ярусности в горах (снизу вверх: широколиственный лес – хвойный лес – альпийский луг – голец, заселенный в основном лишайниками и с очень бедной фауной);
5. Границы ярусов в морских сообществах, например, зона температурного скачка и «сумеречная» зона, в которой соприкасаются освещаемая и неосвещаемая части водоема;
6. Эстуарии рек – самый сложный случай; здесь соприкасаются морское и пресноводное сообщества, а каждое из них – еще и с береговым.

Определение четко указывает, что экотон – это не сами опушка или эстуарий, а их население.

В экотонах обычно сочетается действие факторов, характерных для каждого из граничащих сообществ. Поэтому в нем могут встречаться виды, приспособленные именно к таким сочетаниям факторов и не живущие за его пределами. Здесь встречаются также виды из обоих граничащих сообществ. В результате вмещающая способность экотона оказывается высокой, и в нем нередко (хотя и не всегда) наблюдается так называемый краевой эффект.

Краевой эффект – это тенденция к увеличению разнообразия и плотности организмов на границах сообществ

Явление краевого эффекта имеет интересное прикладное использование. Для увеличения разнообразия жизни на определенных территориях можно увеличивать площади границ, напри-

мер, производя посадки деревьев в степи или, наоборот, вырубая участки леса. В целях охраны природы полезно помнить, что разнообразие зависит не только от площадей экотонов, но и от площадей самих граничащих сообществ. Их чрезмерное уменьшение (скажем, при сильной вырубке лесов) уменьшит разнообразие и на границах. В каждом случае важно найти золотую середину и не сталкивать две тенденции: «граница – разнообразие» и «площадь – разнообразие».

Экосистема, как и любая другая система, внутренне неоднородна. Отсюда вытекает проблема расчленения экосистемы и выделения ее структурных единиц (составных частей). В поисках составных частей экологии сформулировали ряд новых понятий. Вот одно из них.

Консорция – совокупность разнородных организмов, связанных общностью судьбы

Здесь имеется в виду не только индивидуальная, но и эволюционная судьба. Во многих случаях консорция есть результат сопряженной (совместной) эволюции нескольких или даже многих видов. Консорция изначально понималась как отдельное самостоятельное растение и все, связанные с ним организмы: эпифиты, прочие экто- и эндопаразиты, поедатели, симбионты (микориза, микробы ризосферы) и другие. Главное растение называют **растением-эдификатором**, а также **центром или ядром консорции**. Виды, связанные с ним, – консортами (от латинского «*consors*» – партнер). Связи консортов с центром многообразны:

- топические (по месту; центр формирует микроклимат, свойства среды);
- трофические (через питание);
- фабрические (использование центра для своих построек);
- форические (транспортировка одних видов другими).

Консорты, связанные с центром непосредственно, образуют **внутренний круг (первый концентр) консорции**. Каждый вид первого концентра бывает связан с видами, составляющими второй концентр, и т. д. Таким образом, косвенные связи способны простирались очень далеко от центра, в том числе за пределы эко-

системы. Обычно также ситуация, когда один консорт (к примеру, жук-листоед) связан одновременно с несколькими центрами (кормовыми растениями).

Изучение консорций очень помогло в установлении сложных межвидовых связей в экосистемах. Узнали, в частности, что центры консорций могут расти не поодиночке, а группами. В этом случае пространственное подразделение экосистемы вычленяется еще легче и четче и называется совсем по-другому:

Синузия – структурная часть пространственного расчленения экосистемы со специфическим набором компонентов, связей между ними и материально-энергетическим обменом

Данное понятие было предложено Гамсом в 1918 г., еще до определения экосистемы и возникновения представлений о консорциях. Оно объединяет разрозненные части экосистемы, похожие друг на друга по указанным в определении параметрам. Два главных свойства синузии:

- 1) «особость» (узнаваемость);
- 2) неполная самостоятельность, т. е. неотделимость от экосистемы в целом.

Синузии делят на горизонтальные и вертикальные. Горизонтальные – это **парцеллы**. Им часто дают названия по парцеллообразующим растениям (елово-кисличные и др.) и по особенностям этих растений – числу, высоте, видовому составу, форме роста, возрасту. Границы парцелл, как и границы экосистем, могут быть резкими и размытыми. Причины образования парцелл – неравномерность внедрения и отмирания организмов, неодинаковость условий в разных точках экосистемы. В аграрных экосистемах причинами образования могут быть неравномерное распределение удобрений и внедрение сорняков, огрехи при посеве и уходе. Парцеллы классифицируют двумя основными способами.

1. По месту и роли в экосистеме:

- а) **основные** – занимают большое пространство, определяют общий облик экосистемы и характер протекающих в ней процессов;

б) **дополняющие** – занимают малое пространство и сравнительно мало значат в общем метаболизме системы; в отличие от основных парцелл бывают многих видов и их общий объем может достигать 30–40% экосистемы.

2. По происхождению:

а) **коренные** – являются результатом естественного развития экосистемы, довольно устойчивы;

б) **производные** – результат деятельности человека или работы стихий (наводнений, пожаров, оползней), малоустойчивы.

3. По срокам жизни:

а) **многолетние**;

б) **сезонные**;

в) **кратковременные** (например, у эфемерных растений).

Разнообразие парцелл прямо пропорционально обилию видов в экосистеме.

Вертикальные синузии называют **стратосинузиями, биогоризонтами, а также ярусами**. Понятие введено Ю. П. Бялловичем в 1960 г. Ярусы хорошо известны в лесных экосистемах. Их число и состав образующих растений сильно варьируют. Например, дубовый лес – кленовый подлесок – травяно-кустарниковый покров – почвенная толща. В ряде случаев выделяют горизонты корневых систем. Аналогичная вертикальная ярусность характерна и для распределения организмов в водных экосистемах.

В связи с вопросом о структуре экосистем, возникла интересная проблема. Часть экологов признает существование экосистем разного размера: макро- (Мировой океан, тайга); мезо- (небольшое озеро или лесной массив) и микроэкосистем (пень, лужа, труп, навозная куча). Другие же считают последнюю группу не экосистемами, а либо консорциями, либо парцеллами в пределах более крупных экосистем. Данная проблема до конца не решена. Если возобладает первая точка зрения, то структура живой природы предстанет в виде иерархии экосистем разного масштаба, вложенных друг в друга, как шары различной величины.

От пространственной структуры целесообразно перейти к функциональной, т. е. к «работе», выполняемой различными

компонентами экосистемы. Основных *функциональных компонентов* выделяют шесть.

1. **Элементы неживой природы** (субстраты жизни, климатические факторы). Их основная роль – средообразующая. Они оказывают большое влияние на набор биологических видов, входящих в состав экосистем, и зачастую на характер межвидовых взаимодействий.

2. **Продуценты** (организмы-производители). По способу питания представители группы – автотрофы. Сюда включаются растения и бактерии, для которых характерны фото- или хемосинтез. Их основная роль в экосистемах – трансформация неорганики в органическое вещество. Благодаря этому, они создают некую массу живого вещества, которая может использоваться другими группами организмов. Не стоит думать, что использование бывает только пищевое. Организмы продуцентов становятся убежищами, строительным материалом и субстратом жизни для других организмов. Фототрофы, выделяющие кислород, формируют также газовый состав в пределах экосистемы.

3. **Консументы** (организмы-потребители). Речь идет о потреблении органики, созданной продуцентами. По способу питания консументы являются гетеротрофами. Это в основном животные, а также микробы и паразитические грибы. Данная группа выедает определенную массу продуцентов и создает собственную биомассу. Вещество и энергия переносится, таким образом, через ряд ступеней, разговор о которых впереди.

4. **Редуценты** (организмы-разрушители). Разрушается отмершая органика, в том числе токсины и труднорастворимые соединения железа, фосфора, серы. За счет деятельности редуцентов высокомолекулярные соединения разлагаются до низкомолекулярных и легкоусвояемых продуцентами. Можно видеть, что, благодаря редуцентам, замыкается круговорот веществ в пределах экосистемы. Редуценты условно делятся на **некрофагов** (пожирателей падали) и **минерализаторов**, разлагающих сложную органику до простых неорганических соединений типа воды, углекислоты, сероводорода и др. Наибольшая роль среди редуцентов принадлежит гетеротрофным бактериальным организмам. Как правило, речь

идет о комплексе видов, работающих последовательно. Заметим, что у микробов есть два важнейших свойства: приспособленность к широчайшему диапазону условий и «умение» использовать в качестве источников углерода и энергии множество разнообразных веществ. Прочие формы жизни этих способностей лишены. Интересным является тот факт, что роль редуцентов могут выполнять и абиотические факторы: пожары, выветривание, вымораживание, вымывание, высушивание, высаливание.

5. Органические и неорганические вещества, находящиеся в круговороте и связывающие живую и неживую части экосистемы.

6. Вещества, извлеченные из круговорота, но остающиеся в экосистеме. Что это значит? На протяжении больших отрезков времени деятельность продуцентов в экосистемах бывает значительней деятельности редуцентов. В результате не вся отмершая органика разрушается – редуценты не справляются, либо создаются условия, мешающие их деятельности. Неразложившееся органическое вещество консервируется тем или иным способом, и образуются полезные ископаемые: нефть, торф, каменный уголь и др. Результатом преобладающей деятельности продуцентов является также накопление кислорода в атмосфере Земли и образование современной атмосферы. Самый большой избыток органического вещества отмечен примерно 300 млн лет назад. В последние 60 млн лет установилось приблизительное равновесие между работой продуцентов и редуцентов. А сейчас мы имеем большую природоохранную проблему: человек с огромной скоростью извлекает накопленные «консервы» и сжигает их либо превращает в другие вещества, часто вредные для экосистем. Это приводит к болезненным сдвигам биосферного масштаба.

Исходя из представленных структурных единиц, можно дать общую (довольно приблизительную) графическую модель экосистемы (рис. 5).

Направления стрелок показывают открытость экосистемы. Через нее проходит непрерывный поток энергии. В пределах экосистемы энергия трансформируется тем или иным способом: содержится в телах живых организмов с разным способом питания, расходуется на процессы их жизнедеятельности, переходит

от живой части системы к неживой и обратно, т. е. находится в непрерывном круговороте.

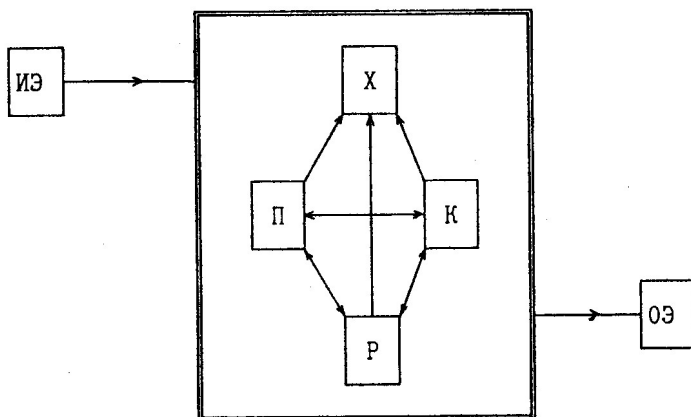


Рис. 5. Обобщенная графическая модель экосистемы:

ИЭ – источники энергии; ОЭ – отток энергии; П – продуценты; К – консументы; Р – редуценты; Х – хранилища вещества и энергии в виде ископаемых; рамка – границы экосистемы

Подчеркнем, что понятия «продукция», «потребление» и «деструкция» относятся не к видам и даже не к систематическим группам, а к функциям. Одну и ту же функцию в экосистеме могут выполнять виды с очень разной организацией. Так, к редуцентам относятся, помимо бактерий, черви, моллюски, членистоногие, млекопитающие. Кроме того, один и тот же вид может принадлежать одновременно к двум звеньям. К таким видам можно отнести всеядных животных, не брезгающих мертвечиной – они и консументы, и редуценты. Другой пример – миксотрофные (со смешанным питанием) организмы типа эвглены зеленой, хламидомонады или насекомоядных растений. Эти виды и продуценты, и консументы. Наконец, есть бактерии, являющиеся одновременно продуцентами и редуцентами. Это хемотрофные организмы (продукционная роль), использующие энергию окисления органических веществ (редукционная роль).

Итак, в экосистеме содержится три функциональных живых звена. Однако число звеньев может быть увеличено, если взгля-

нуть на объект под несколько иным углом. В 1942 г. американский гидробиолог Р. Линдемэн высказал исключительно полезную идею о большой важности пищевых связей в поддержании целостности экосистемы. Он указал, что поток энергии проходит через ряд **трофических уровней** (звеньев). Часть ее усваивается каждым звеном, а часть передается следующему. Передача является не плавной, а каскадной, т. е. резкой, ступенчатой. Попробуем разобраться в этих положениях.

В любой экосистеме все население, грубо говоря, непрерывно хочет есть. И большинство видов могут есть только друг друга. Причем поедание идет в определенной последовательности. «Жук ел траву, жука клевала птица, хорек пил мозг из птичьей головы» и так далее. Отсюда появилось представление о пищевых цепях.

**Пищевая цепь – это перенос энергии пищи
через ряд организмов путем поедания одних другими**

В экосистемах разного размера и сложности цепи сильно варьируют по длине, включая от двух-трех до десятка и более звеньев. Каждое звено обычно представлено не одним, а несколькими видами. Их пищевые предпочтения различны, поэтому цепи ветвятся, дают замкнутые кольца и преобразуются в **пищевые сети**. Можно видеть, что понятия «пищевая цепь» и «пищевая сеть» отражают разную степень знакомства с пищевыми связями в экосистемах.

Про организмы, получившие энергию через равное число ступеней пищевой цепи, говорят, что они принадлежат одному трофическому уровню. Представители одного вида могут занимать в экосистеме одновременно несколько трофических уровней. Количество уровней, на которых они находятся, прямо пропорционально их спектру питания. Медведь коала, поедающий листья единственного вида эвкалиптов, занимает всегда один уровень и не может идти ни в какое сравнение с такими эврифагами, как дикий кабан или бурый медведь.

Наличие трофической структуры – одно из фундаментальных свойств любой экосистемы. Эту структуру можно графиче-

ски представить в виде **экологических пирамид**. Существуют три вида пирамид.

1. Пирамиды численности. Во многих случаях они имеют неправильную форму. Причина этого – разница в размерах представителей разных видов. Совершенно очевидно, что при прочих равных условиях гораздо большую численность будут иметь мелкие виды. Достаточно сравнить, допустим, секвойю, какой-либо кустарник и одноклеточную водоросль. Данный вид пирамид не слишком показателен, т. к. на их основе переоценивается роль мелких видов.

2. Пирамиды биомасс. Их тоже нельзя считать универсальными, поскольку форма пирамиды сильно зависит не только от размеров, но и от скорости размножения организмов. Что касается размеров, то в экосистеме порой переоценивается роль крупных видов. Крупные особи при прочих равных тратят меньше энергии на обеспечение жизнедеятельности, чем мелкие. Это происходит оттого, что у них отношение площади поверхности к объему тела меньше и энергия в виде тепла уходит из тела медленнее. В результате, крупные особи на своем трофическом уровне могут создать большую биомассу.

Показательны в этом смысле пирамиды Мирового океана, полученные для трех трофических уровней – фитопланктона, рыб и китов. Эти пирамиды оказались инвертированными (обращенными), т. е. расширяющимися от основания к вершине. Парадоксальная ситуация, при которой биомасса потребителей органики превосходит биомассу производителей, объяснилась довольно просто. Замеры биомасс делаются в какой-то момент времени. А скорость размножения не учитывается. Эта скорость у рыб намного больше, чем у китов, а у планктона намного больше, чем у рыб. Поэтому на каждом уровне поедаемая биомасса быстро восстанавливается интенсивным размножением выживших особей.

Поиск параметра для построения «правильных» по форме пирамид привел к третьему их виду, который основан на приведенных выше положениях Р. Линдемана.

3. Пирамиды энергии. Они всегда сужаются к вершине, их предыдущее звено больше последующего. На форму пирамиды

не влияют изменения ни размеров, ни численности особей на разных трофических уровнях. Любой трофический уровень получает некоторое количество энергии. Часть ее используется на данном уровне, другая (меньшая!) часть передается следующему.

Возникает вопрос: на что расходуется энергия на каждом трофическом уровне? Ответ на него представим в виде схемы (рис. 6).

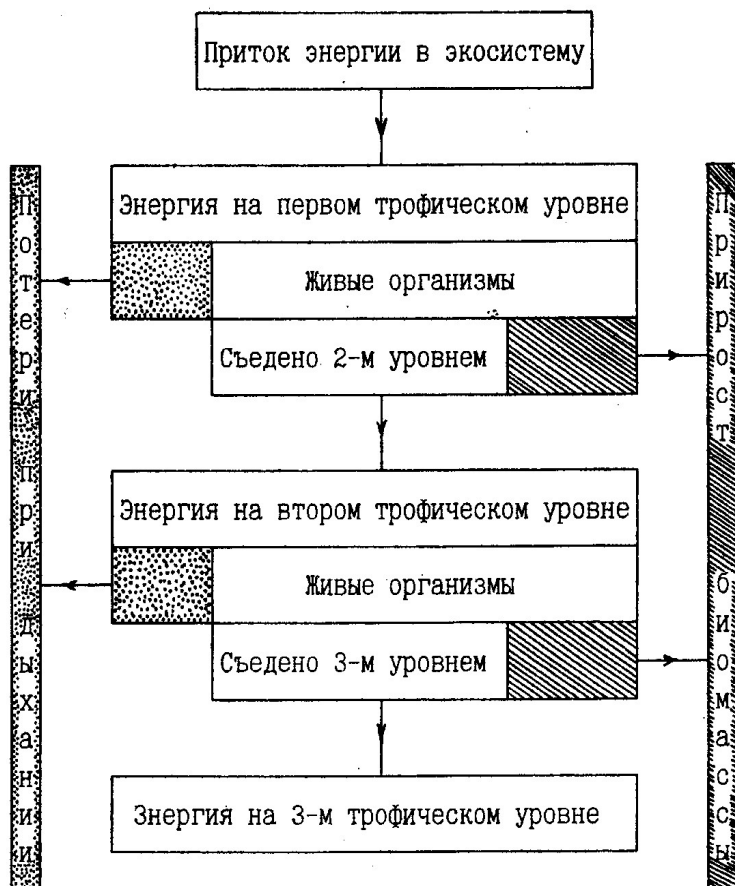


Рис 6. Схема трансформации энергии в экосистеме
(пояснения в тексте)

Блок «Потери при дыхании» включает в себя все энергетические затраты на процессы жизнедеятельности и составляется как сумма потерь на всех трофических уровнях в экосистеме. Аналогичным образом суммируются приросты биомассы на всех уровнях. Это та живая материя, которая никем не поедается и в дальнейшем достанется редуцентам. Схема не учитывает процентного соотношения затрат, приростов и поеданий. Она показывает, *куда и что* переходит, но не в каких количествах.

На основе схемы нетрудно понять один из главных динамических показателей экосистемы, который называется продукция.

Продукция – это скорость прироста биомассы

Продукция бывает двух основных видов.

Первичная продукция – это скорость усвоения продуцентами лучистой энергии и перевода ее в органическое вещество.

Вторичная продукция – это скорость прироста биомассы гетеротрофных организмов

Если первый трофический уровень экосистемы представлен автотрофами, можно выделить опять-таки два вида первичной продукции.

Валовая первичная продукция – общая скорость фотосинтеза, включая органику, потраченную на дыхание

На схеме это блок «Энергия на первом трофическом уровне».

Чистая первичная продукция – это скорость накопления органики автотрофами за вычетом затрат на дыхание

На схеме данный вид продукции представлен блоком «Живые организмы» на том же первом трофическом уровне.

Существует, наконец, еще один вид продукции.

Чистая продуктивность сообщества – это скорость накопления органики, не съеденной гетеротрофами

На схеме чистая продуктивность представлена блоком «Прирост биомассы».

Изучение продукции экосистем – один из хороших способов оценить их состояние и способность сопротивляться внешним воздействиям. По продукции можно также регистрировать переход от одного типа сообщества к другому в процессе образования и эволюции экосистем. Кроме того, продукционные показатели полезны при выработке регламента эксплуатации экосистем человеком.

Сложная внутренняя структура экосистемы тесно связана с другим ее важнейшим свойством – способностью к саморегуляции. В этом отношении она похожа на организм. Однако у организма действие механизмов регуляции записано в геноме, а в экосистеме связь частей и координация их работы обусловлены явлениями, не имеющими генетической основы. К ним относятся в первую очередь межвидовые взаимодействия, описанные в разделе о биотических факторах среды. К механизмам саморегуляции, безусловно, относятся миграции особей как в экосистему, так и из нее, поскольку они влияют на численность различных видов. Численность варьирует также вследствие изменений рождаемости и смертности особей. Обратим внимание, что конкретные показатели рождаемости и смертности обусловлены не только биотическими взаимодействиями, но и влиянием абиотических факторов. Наконец, в экосистеме возможна функциональная взаимозаменяемость видов. Чтобы лучше понять последний путь саморегуляции, целесообразно перейти к представлениям об экологической нише.

В сообществе, населенном многими биологическими видами, полезно знать место и функциональный статус каждого из них. В ходе разработки этого вопроса было сформулировано одно

из важнейших понятий синэкологии – «**экологическая ниша**». Краткая история развития представлений о нише такова.

Понятие было введено в науку Джозефом Гриннеллом в 1914 г. Он понимал нишу как основную **единицу пространственного распределения**, в пределах которой удерживается в сообществе данный вид. Поэтому ниша была первоначально названа пространственной.

Чарльз Элтон (1927) рассматривал нишу уже иначе – как **функциональный статус организма в сообществе**. Этот статус он характеризовал как отношения вида с пищевыми объектами и врагами. Отсюда пошла традиция говорить о пищевой нише.

Дж. Хатчинсон (1957) существенно расширил элтоновскую трактовку, назвав нишей **весь диапазон условий для жизни и воспроизводства ценопопуляции**. Часть диапазона (для трех факторов) можно показать в виде графической схемы (рис. 7).

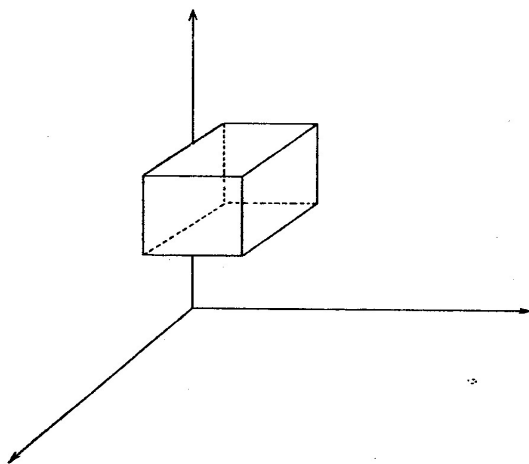


Рис. 7. Схема части экологической ниши в трактовке Хатчинсона (пояснения в тексте)

На схеме по осям откладываются значения факторов. Каждая сторона параллелепипеда – это диапазон значений фактора, пригодный для члена сообщества. Геометрическая правильность

фигуры обусловлена тремя допущениями, сделанными Хатчинсоном.

1. **Реакция группы на один фактор не зависит от действия другого.** Понятно, что это не так. Вспомним из аутоэкологии, что жара легче переносится в сухом воздухе, чем во влажном, а холод – при обилии пищи, чем при ее недостатке.

2. **Пространство внутри ниши везде равно благоприятное.** Теоретически это возможно, но в реальной природе среда не столь однородна, как в теории.

3. Факторы **независимы друг от друга.** На самом же деле, они нередко коррелируют (температура и освещенность, температура и соленость воды). Хатчинсоновская графическая схема – это своеобразный аналог идеального газа, которого в природе нет. Если же учесть все поправки к допущениям, параллелепипед превратится в фигуру неправильной формы.

На организм действует много факторов, и их диапазоны нельзя изобразить на трехмерном рисунке. Следовательно, ниша рассматривается как многомерное явление, иначе – *многомерный континуум среды*. Более поздние определения ниши оказались совсем непохожи на только что разобранные. Приведем два примера.

Юджин Одум:

Экологическая ниша – это положение организма в экосистеме, вытекающее из его структурных адаптаций, физиологических реакций и специфического поведения

Эрик Пианка:

Экологическая ниша – это общая сумма адаптаций организменной единицы

Попытаемся определить, чем отличаются эти определения от трактовки Хатчинсона.

Во-первых, понятие «ниша» авторы определяют *не через диапазоны условий, а через свойства организма*. В принципе, это вполне логично. Освоение того или иного диапазона условий воз-

можно только при наличии соответствующих морфологических, физиолого-биохимических и поведенческих приспособлений, т. е. признаков. Но если нишу определять как сумму признаков, то легко заметить, что точно так же определяется понятие из совсем другой науки – «фенотип». Как быть с этим несоответствием? Дело в том, что, говоря о фенотипе, мы имеем в виду набор признаков и не более того. Но те же признаки, рассматриваемые с «нишевой» точки зрения, показывают *пути фактического использования среды организмом*. Не случайно авторы двух последних определений дали, в дополнение к официальным, еще и другие характеристики ниши. По Одуму, ниша – это *«профессия»* организма, а по Пианка – это *способ освоения ресурсов среды*.

Во-вторых, обсуждаемый термин используется применительно к *особям, а не ценопопуляциям*. Почему? Часто в жизненном цикле организм проходит ряд стадий, отличающихся друг от друга по многим параметрам. Так, лещ по мере роста переходит от питания мелкими донными организмами к хищничеству. Меняя спектр питания, он меняет свое место в данной экосистеме и, соответственно, свою нишу. У других видов в цикле чередуются водные и наземно-воздушные, паразитические и свободноживущие стадии. Характерные примеры – насекомые с полным превращением и сосальщики. Естественно, что разные стадии жизненного цикла будут занимать разные ниши в одном и том же сообществе, а то и в совершенно разных.

В-третьих, разные особи или группы особей *не могут занимать одну экологическую нишу*. Это вытекает из ее определения. Сумма признаков всегда будет хоть немного, но различаться.

Понятие ниши трудно применять к популяции и виду. Эти группировки могут не только включать стадии развития с разными нишами, но и занимать обширные территории. В этих случаях члены одной популяции входят в несколько экосистем, в каждой из которых их ниши могут быть разными.

Из общего, более или менее однозначного, понятия был выведен ряд других, связанных с изучением ниш в конкретных сообществах. Стало известно, что экологические ниши разных членов экосистемы могут перекрываться. Если изображать отдель-

ную нишу в виде кольца, то перекрывание целого ряда ниш легко представить графически как олимпийскую символику. Только в реальной природе колец не пять, а больше, и размеры их не одинаковы. Величина зон перекрывания тоже варьирует, вплоть до того, что одна ниша целиком помещается внутри другой. Перекрывание тем больше, чем более похожи жизненные потребности разных видов, и его результатом является межвидовая конкуренция. В этом случае больше шансов на выживание имеют те организмы, свободная часть ниши которых крупнее, а значит, есть больше «путей отступления». Из явления перекрывания вытекают два новых термина.

**Фундаментальная ниша – максимальный
«абстрактно заселенный гиперобъем»
в отсутствие биотических ограничений**

**Реализованная ниша – объем, занятый
в условиях биотических ограничений**

Ограничителями выступают не только конкуренты, но также хищники и возбудители болезней. Реализованная ниша по определению не может быть больше фундаментальной. Она практически всегда меньше, т. к. нет экосистемы, члены которой не испытывают на себе действия неблагоприятных биотических факторов.

Сравнение близких по статусу членов одной экосистемы дало еще одно понятие из серии «нишевых».

**Экологическая гильдия – это группа
членов сообщества со сходными функциями
и близкими экологическими нишами**

В качестве примеров назовем антилоп в африканских саваннах, мышевидных грызунов в лесных экосистемах, планктонных рачков-фильтраторов. Формирование гильдий часто отражает процесс эволюционного дробления систематической единицы на

группу родственных видов. Узкая специализация ослабляет конкуренцию и позволяет близким видам сравнительно безболезненно существовать друг рядом с другом. Такое дробление полезно, поскольку открывает возможность наиболее полного использования среды, а выпадение одного из членов гильдии не наносит экосистеме существенного вреда, и «работу» выпавшего могут осуществлять прочие члены.

В различных географических областях существуют физиономически сходные экосистемы. Они могут иметь разный состав населения. Но принципы их устройства и функционирования однотипны. Сравнение ниш в таких сходных, но географически далеких экосистемах привело к представлению об экологических эквивалентах.

Экологические эквиваленты – это особи, занимающие сходные экологические ниши в экосистемах разных географических областей

Если рассмотреть степи разных континентов, легко заметить, что состав копытных сильно различается в Африке (антилопы, зебры, буйволы и др.), Евразии (сайгак, джейран, кулан, а ранее еще и лошадь Пржевальского) и Северной Америки (бизон). В Австралии роль копытных в степях выполняют сумчатые. Хорошая параллель имеется между структурой ихтиоценозов Великих Озер Северной Америки, с одной стороны, и Ладогой и Онегой – с другой.

Существование в сходных условиях нередко приводит к большому сходству между представителями видов, даже далеких друг от друга систематически. Так, всем известно сходство между акулой, ихтиозавром и дельфином, между летающими ящерами и зверями отряда рукокрылых. Эти конвергентно сходные виды, порой являющиеся экологическими эквивалентами, объединяют под названием «жизненная форма».

Жизненная форма – это тип строения, сложившийся у таксономически далеких видов под действием сходных факторов

В определении подчеркивается, что представителей одной жизненной формы роднит однотипность приспособлений к определенным условиям. Есть и другая точка зрения о существовании этого понятия. По мнению ряда исследователей, жизненная форма – это все представители какой-либо систематической группы, обитающие в определенном ландшафте (птицы пустыни, змеи экваториального леса, грызуны тундры и т. д.).

На основе представлений о нише можно представить структуру экосистемы в виде эластичной рыболовной сети, узлы которой – это ниши. Оттягивая за один узел, мы тянем за много нитей (связей между членами экосистемы). Чем дальше от узла, тем натяжение нитей меньше. В основе саморегуляции экосистем лежит возможность перемещать разные узлы в разных направлениях. Эластичность гасит напряжения, а перемещения узлов могут компенсировать друг друга. Чтобы исчерпать эластичность, надо приложить много сил. Однако эластичность не беспредельна. Необратимые изменения (разрывы сети) наблюдаются в эволюции экосистем и при воздействиях человека.

До сих пор речь шла в основном о структуре экосистемы, определяемой в неких пространственных границах. Однако у нее имеются и временные границы. Существование любой экосистемы имеет начало и конец и представляет своего рода «онтогенез» от начала образования до смерти. Под «смертью» экосистемы следует понимать прекращение ее существования в прежнем качестве и замену данной экосистемы на другую. Основопологающим в данной области стало понятие «сукцессия».

Развитие экосистемы во времени, состоящее в изменении видовой структуры и биоценотических процессов, называется экологическая сукцессия

Данное понятие введено американским ботаником Г. Коульсом (1899) в работе о формировании растительности на песчаных дюнах.

Известно довольно много видов сукцессий, из которых для нас важнее всего два. Это **первичная сукцессия**, начинающаяся

на прежде не занятом участке, и **вторичная сукцессия**, начинающаяся на участке, с которого удалено прежнее сообщество. Примеры первичных сукцессий – упомянутое заселение песчаных дюн, заселение паразитами изначально стерильного организма, формирование сообщества на застывшем лавовом потоке и др. Вторичные сукцессии наблюдаются на лесных вырубках, заброшенных полях, при образовании водохранилищ.

Любая экосистема складывается далеко не сразу. Вселение организмов на территорию, установление между ними определенных типов отношений, изменение сообществом физической среды требуют времени. За это время друг друга сменяют ряд стадий развития или переходные (промежуточные) сообщества, которые называют **сериями**, или **пионерными стадиями**. В конце концов достигается определенное конечное состояние экосистемы. Оно весьма стабильно и в отсутствие резких внешних воздействий может существовать неопределенно долго. Это состояние Ф. Клементс (1916) назвал **климаксом**. Экосистема в климаксном состоянии вполне соответствует географическим и климатическим условиям данной местности. Классическим примером климакса была экосистема североамериканских прерий с их бизонами и индейцами вплоть до вторжения туда белого человека.

Часть 2. Учение о биосфере

Учение о биосфере – это целостная система взглядов о той оболочке нашей планеты, в которой обитают все живые организмы, ее свойствах, строении и функционировании

Не существует единого определения биосферы. В. И. Вернадский несколько раз обращается к формулировке в своих трудах и дает их весьма по-разному. Вот некоторые из них:

- **Биосфера – это особая оболочка, схваченная жизнью.**
- **Биосфера представляет собой оболочку жизни – область существования живого вещества.**
- **Биосфера может быть рассматриваема как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические излучения в действенную земную энергию – электрическую, химическую, тепловую и т. д.**

С точки зрения современной термодинамики можно дать следующее определение:

Биосфера представляет собой открытую нелинейную неравновесную систему, функционирующую по принципу самоорганизации на основе сложившихся круговоротов вещества и информации

Коротко и емко дал определение Маргалеф (1992) «Биосфера – жизнь на нашей планете, вместе с ее жизнеобеспечивающей системой». Существуют и другие подходы. Их широта во многом определяется процессами становления, незавершенности учения о биосфере, как, впрочем, и научного знания в целом.

При изучении биосферы как сложной системы, состоящей из весьма разнородных частей, важен синтез наших знаний о каждой из них. Но обобщение таких разнородных данных можно осуществить только в том случае, если ясна цель такого синтеза. При определении цели важно себе ясно представлять, что научные знания о любом объекте исследования, результаты любой научной работы являются **не конечной**, а всего лишь **промежу-**

точной целью. Конечная же цель – построение на основе полученных знаний новой практической деятельности.

Данный курс введен в систему образования по специальности «Экология и природопользование» с начала XXI века. В Ярославском государственном университете имени П. Г. Демидова за его разработку взялся известный ученый, доктор геологических наук Будимир Владимирович Поярков. Совместная работа с доцентом кафедры экологии и зоологии О. В. Бабаназаровой вылилась в две редакции пособий по учению о биосфере (Поярков, Бабаназарова, 2003, 2007). При сокращении программы по стандартам бакалавриата возникла необходимость следующей модификации. В настоящем пособии мы оставили центральную линию рассуждений. Темы семинаров не повторяют курса. На семинарских занятиях мы будем обращаться к Вашему опыту, школьным знаниям, творческой энергии, постоянно прорабатывать междисциплинарные связи. Специалиста ценят не по количеству знаний, которые он запомнил, а по тому, как он умеет применять знания для решений частных практических задач. При изучении курса использованы методы, развивающие умения практического применения фундаментальных знаний. К ним в первую очередь относятся умения целенаправленно анализировать большие массивы информации и отбирать из нее то, что необходимо и достаточно для достижения поставленной цели; выявлять, какой именно информации не хватает для ее достижения.

Семинар 1

Вопросы к письменной работе

(Срез знаний)

1. Как вы представляете биогеохимическую функцию живого вещества?
2. Что является объектом изучения в курсе «Основы учения о биосфере и ноосфере»?
3. Что Вы знаете о биосфере? Графически изобразите Ваши представления.

История возникновения учения о биосфере

Отец умел беречь «кусочки времени»,
никогда не терял ни минутки.

Н. В. Вернадская-Толль

Впервые идея о необходимости выделения на нашей планете специальной оболочки, в которой обитают живые существа, появилась в труде германского географа Б. Варениуса «География генеральная». Его книга была издана в середине XVII века в Голландии. К мысли о выделении своеобразной оболочки, включающей верхнюю часть земной коры, гидросферу, нижнюю часть атмосферы и все живые организмы, Б. Варениус пришел в результате размышлений о предмете исследования географии. Он стал первым, кто стал считать эту оболочку предметом изучения географии. По книге Б. Варениуса в течение 30 лет И. Ньютон читал свой курс географии. Петр I из всей географической литературы того времени выбрал книгу Варениуса для перевода на русский язык.

Впервые термин «биосфера» для обозначения пространства земных оболочек, где обитают живые существа, использовал великий австрийский геолог Э. Зюсс в 1875 г. То, что именно он стал употреблять термин *биосфера* в нашем современном понимании, далеко не случайно. Геология во второй половине XIX века далеко опередила все другие естественные науки по уровню систематизации накопленного огромного фактического материала. Э. Зюсс первый уловил ростки новых тенденций в развитии науки – переход от дифференциации и углубленной специализации к синтезу, созданию целостных мировоззренческих концепций. Однако в его биосфере живые организмы все еще оставались сторонними самодовлеющими телами. Он был еще очень далек от понимания их химического взаимодействия с окружающими их телами, поскольку геохимия и биогеохимия зародились позже, в начале XX века.

История науки в формировании учения о биосфере сохранила для нас два имени – А. Гумбольдт и В. И. Вернадский. Именно у них возник замысел о создании целостной системы взглядов,

раскрывающий феномен «сферы жизни», в которой живые организмы выступают как всемогущая геологическая сила, преобразующая среду своего обитания. У молодого А. Гумбольдта этот замысел возник в конце XVIII века, вероятно, под влиянием одной потрясшей его до глубины души находки. Он, будучи начинающим горным инженером, в заброшенных старых горных выработках почти в абсолютной темноте нашел блеклые, влажно-прохладные стебельки мхов и лишайников. Эта находка потрясла его и заставила задуматься о торжестве и всемогуществе Жизни. И именно с этого момента для него открылся Космос, в котором торжествует жизнь! Ему страстно захотелось постигать тайны всемогущества жизни.

Последние 20–25 лет своей девяностолетней жизни он отдал своему итоговому труду «Космос». В нем он достиг вершин творчества. Когда печатался последний, пятый, том, Гумбольдт обнаружил, что банковский счет его пуст. Все свои средства он истратил на то, чтобы проникнуть в тайны Космоса и тайны всепобеждающей жизни. В этом он преуспел. Он сумел не только создать единую физическую картину мира на уровне своего времени, но и предвосхитить многие идеи, к которым человечество подошло через сто лет. А. Гумбольдт не просто выделил сферу жизни (лебенссферу). Он на этой основе создал целостное научное мировоззрение, первым уловив факт наступления планетной революции, связанной с появлением феномена человека. Все это позволяет считать А. Гумбольдта предтечей идей, которые потом легли в основу учения о биосфере. Но уровень науки первой половины XIX века, и в первую очередь химии, не позволил А. Гумбольдту выяснить, какую же именно играют роль живые существа в преобразовании сферы жизни, т. е. биогеохимическая функция живого вещества осталась для него неизвестной. Некоторые обобщающие положения его трудов изложены в первой главе настоящего пособия.

Вернадский хорошо знал и высоко ценил работы своего великого предшественника А. Гумбольдта. А. Гумбольдт считал, что в науке должен господствовать эмпирический подход. В этом он был прямой предшественник В. И. Вернадского, который по-

казал огромное значение для науки именно эмпирических обобщений.

Для того чтобы понять, почему именно В. И. Вернадскому удалось блестяще реализовать свой замысел и создать учение о биосфере, надо проследить, как развивалась его личность, те ее качества, которые позволили ему не только прочувствовать необходимость создания новой научной картины мира, но и создать ее. Этому благоприятствовала социокультурная среда, сложившаяся в России в конце XIX и начале XX в. О детских годах мыслителя, его окружении, учебе в гимназии, университете, научной работе трепетно и глубоко пишет Мочалов в своих работах (Мочалов, 1982). В. И. Вернадский родился в Петербурге в семье профессора экономии Александровского лицея и Технологического института. В детские годы большое влияние на умственное развитие Володи оказал Е. М. Короленко, оригинальный и образованный человек, которого очень любили в семье Вернадских. В одном из писем своей жене В. И. Вернадский пишет следующее: «Никогда не забуду я того влияния и того значения, какое имел на меня этот старик в первые годы моей умственной жизни. И мне иногда кажется, что не только за себя, но и за него я должен работать, что не только моя, но и его жизнь останется даром прожитой, если я ничего не сделаю. Вспоминаются мне темные зимние, звездные вечера. Перед сном он любил гулять, и я, когда мог, ходил с ним. Я любил всегда небо, звезды, особенно Млечный путь, поражал меня, и в эти вечера я любил слушать, когда он мне о них рассказывал. Я долго после не мог успокоиться. В моей фантазии бродили кометы через бесконечное мировое пространство; падающие звезды оживлялись; я не мирился с безжизненностью Луны и населял ее целым роем существ, созданных моим воображением. Такое огромное влияние имели эти простые рассказы на меня, что мне кажется, что и ныне я не свободен от них» (Цит. по: Мочалов, 1982). Не здесь ли кроются истоки постоянного интереса В. И. Вернадского к космосу, космизма его трудов по биосфере?

Огромное влияние на развитие Владимира Ивановича в детские годы имел отец, который вносил в жизнь детей, особенно сыновей,

высокий духовный настрой. Это «стремление Вернадского к *активному* усвоению прочитанного путем его критического анализа, систематизации и письменного конспективного изложения в виде планов, тезисов, цитат, хронологических таблиц и т. п. На этот счет в его архиве сохранились многочисленные свидетельства в виде тетрадей, записных книжек, отдельных заметок» (Мочалов, 1982).

В 1880-х гг. в Петербургском университете был сосредоточен почти весь цвет русской научной мысли. Огромное впечатление на первокурсника В. И. Вернадского произвели лекции Д. И. Менделеева, А. Н. Бекетова и В. В. Докучаева. «Неизгладимый след оставил в жизни Вернадского великий естествоиспытатель Дмитрий Иванович Менделеев. Без преувеличения можно сказать, что космологические и космографические идеи, столь ярко воплотившиеся во всем научном творчестве Вернадского, были заронены в сознание начинающего исследователя, прежде всего, лекциями Менделеева» (Мочалов, 1982). Эти идеи упали на подготовленную рассказами Е. М. Короленко почву и дали великолепные всходы. В том числе и учение о биосфере, в котором центральное место занимает биогеохимическая функция живого вещества. А. Н. Бекетов, бывший в то время ректором Петербургского университета, плодотворно разрабатывал вопросы теории эволюции растений и ботанической географии, был горячим поклонником и пропагандистом в России работы Ч. Дарвина о происхождении видов. Его лекции пользовались среди студентов большой популярностью. Идеи, которые преподносили слушателям в своих лекциях Д. И. Менделеев и А. Н. Бекетов, своеобразно объединились в восприятии молодого В. И. Вернадского, породив мысль о химическом единении Жизни и той части Космоса, которой принадлежит наша планета. Особую роль в становлении В. И. Вернадского как естествоиспытателя сыграл В. В. Докучаев. В. В. Докучаев читал лекции по кристаллографии и минералогии. «Обе науки очень увлекли Вернадского. Симпатии Докучаева были явно на стороне минералогии, вопросы которой нередко пересекались с проблемами почвоведения, над которыми он тогда усиленно работал. Именно Докучаев впервые заронил в сознание Вернадского глубокий интерес к кристаллографическим вопросам, а от них – к философским проблемам строе-

ния материи, занявшем в его мировоззрении столь видное место. От Докучаева же берет начало прошедшая красной нитью через всю жизнь Вернадского проблема симметрии» (Мочалов, 1982). К изучению чернозема и других почв В. В. Докучаев подошел в 1877 г. Тогда в пореформенное время в России очень остро стоял вопрос кадастровой оценки земель и повышения плодородия почв. В экспедиционные исследования почв, которые проводил В. В. Докучаев, включился и студент В. И. Вернадский. Почва послужила базисным объектом для почвоведения Докучаева и для биогеохимии и учения о биосфере Вернадского. Почва → живое вещество → биосфера суть естественные тела, которые стали объектом изучения специальных наук (Мочалов, 1988).

Итак, семейное воспитание, увлечения гимназической поры, такие профессора, как Д. И. Менделеев, А. Н. Бекетов, В. В. Докучаев, – все это способствовало развитию тех черт личности Вернадского, которые позволили ему подойти к широким общенаучным обобщениям. Вместе с тем воспитание и полученный жизненный опыт определили его интерес к общественной и общественно-политической деятельности, которые были непосредственным продолжением его творческой мысли. Семейное воспитание, гимназические товарищи, общение в университетские годы и постоянная напряженная личная работа – все это вместе взятое привело к тому, что полем деятельности В. И. Вернадского стала не одна нива науки, но и полнокровная жизнь российского общества в конце XIX и начале XX в. Такая широта интересов и деятельности сыграли решающую роль в формировании и реализации научных замыслов. Он хорошо знал не только передний край науки и ее историю, но нужды родной страны.

Обратите внимание на две даты – 1884 г. и 1926 г. В 1884 году В. И. Вернадский в своем студенческом докладе на заседании Научно-литературного общества впервые высказал идею о существовании особой геологической оболочки, в которой сосредоточены все живые организмы. 1926 г. – это год выхода его работы «Биосфера». Между ними сорок два года, в которых тесно переплелись интенсивные научные исследования, общественная, просветительская и научно-организационная работа.

На этом пути все его работы объединяет пять основополагающих идей. **Первая – единение с Космосом.** Биосфера как естественное тело планетарной размерности находится под непосредственным и всесторонним воздействием космоса. Понять процессы, происходящие в ней, можно только учитывая это воздействие. Именно через биосферу распространяется воздействие космоса на все естественные тела, слагающие ее. В свою очередь и сама биосфера оказывает такое же влияние на естественные тела, входящие в ее состав. **Вторая – атомистический подход,** лежащий в основе химического анализа строения вещества. Химизм тесно переплетается с космизмом в таких понятиях, которые В. И. Вернадский широко использовал в своих работах, – космохимия, геохимия, биогеохимия. **Третья – явления симметрии,** т. е. законы композиции естественных тел низшего ранга в тела более высокого уровня организации. Глубокое проникновение в явления симметрии у В. И. Вернадского дали его занятия кристаллографией и знакомство с работами П. Кюри. Понять форму естественных тел разной размерности без такого явления, как симметрия, невозможно. **Четвертая – важнейшая роль живого вещества в поддержании биогеохимических равновесий в биосфере.** **Пятая – научная мысль** как планетное явление. Эта идея в конечном счете стала важнейшей для понимания процесса перехода биосферы в ноосферу. Для В. И. Вернадского в истории развития биосферы две точки имели принципиальнейшее значение. Это момент появления на нашей планете живого вещества, который знаменует начало становления биосферы, и тот момент, когда в результате эволюции живого вещества возникла научная мысль, ставшая с течением времени планетным явлением.

Если подойти к работам В. И. Вернадского по биосфере 1920–1930-х гг. с позиций современного уровня знаний, то можно сказать, что нет у него никакого полного изложения учения о биосфере. Так, отдельные мысли, наброски. Но его гений как раз и заключался в том, что он смог нарисовать целостную картину, исходя из этих обрывочных материалов, которые сумел собрать к середине 1920-х гг. Выявил на ней белые пятна и поставил исследования в совершенно новых направлениях. Для этого ему пришлось организовать

27 новых различных научных учреждений. Все это показывает, что В. И. Вернадский гениально осуществил системный синтез огромного фактического материала, накопленного наукой. В то время системных представлений еще не было. Они в начале XX в., как будет показано далее, еще только зарождались, и научная мысль еще было далека от таких эпохальных открытий, как синергетика и теория самоорганизации. Все это появится в науке через 50 лет после его смерти. Поражает то, как В. И. Вернадский в своем учении о биосфере не только дал новую научную картину мира, но и предвосхитил многие открытия, которые будут сделаны только к концу XX в.

Семинар 2

Вопросы для обсуждения

1. История возникновения термина и понятия «биосфера» в контексте истории естествознания в целом.
2. Путь становления понятия «биосфера», роль геологии.
3. Личность А. Гумбольдта. К какому периоду естествознания относятся работы Ж. Б. Ламарка, Э. Зюсса, А. Гумбольдта?
4. Какие наблюдения, собственные результаты подвели В. И. Вернадского к учению о биосфере?
5. Основополагающие идеи Вернадского.

Доклады

1. Некоторые моменты биографии В. И. Вернадского в детские и юношеские годы, способствовавшие становлению его личности естествоиспытателя.
2. Научная мысль в Санкт-Петербургском университете в конце XIX в. Роль учителей в становлении личности ученого-естествоиспытателя В. И. Вернадского.
3. Роль студенческого «Братства» в становлении личности В. И. Вернадского как общественно-политического деятеля и гуманиста.

Литература

Аксенов, 1988 а, б; Вернадский, 1960, 1988; Мочалов, 1982; Флоренский, 2000.

Сведения о системном анализе и синергетике

В. И. Вернадский в учении о биосфере предвосхитил многие открытия II половины XX столетия. Задолго до создания общей теории систем и появления науки синергетики он, осуществив системный анализ огромного фактического материала из разных областей знаний, дал всестороннее описание биосферы как открытой, динамичной, неравновесной, нелинейной системы. В настоящее время воспринимать учение и биосфере мы должны с позиций современной общей теории систем и синергетики. Поэтому ниже кратко пояснены узловые моменты общей теории систем и синергетики, которые использованы при изложении основ учения о биосфере.

Понятие система с середины XX в. стало одним из ключевых понятий в науке и философии. Сейчас в самых разных исследованиях широко используются системный и системно-структурный подходы. Понятия система, системный и системно-структурный подходы – это разработанные человеком методы анализа и обобщения результатов исследования. Первые опыты применения системного подхода оказались весьма плодотворными. Поэтому, исходя из полученных результатов, начали строить общую теорию систем, которая к настоящему времени включает около 40 больших разделов. Общая теория систем успешно применяется в самых разных отраслях науки и технике, философии и культуре. Без нее не обходится ни одно серьезное научное исследование. Она широко используется при решении практических задач в самых разных сферах нашей жизни, в частности в экономике и социологии.

Синергетика – новое междисциплинарное научное направление в системных исследованиях. Оно с конца XX в. вошло во все традиционные сферы знаний: философию, физику, химию, биологию, психологию, геологию, географию, экономику, социологию. В этих науках стали изучать открытые, нелинейные, неравновесные системы. Но пальма первенства в обобщении с этих позиций огромного фактического материала принадлежит В. И. Вернадскому.

Краткие сведения о системах

Развитие взглядов о системе имеет длинную историю: с античности и до наших дней. В переводе с греческого языка слово ***система*** означает целое, составленное из частей. Это свидетельствует о том, что первое, что научились делать – это выделять в некоторой целостности составляющие его элементы. Примером также может быть наша Солнечная система, состоящая из Солнца и планет, обращающихся вокруг него. Со II половины XIX в. понятие системы все шире начинает применяться во многих естественных науках: в биологии (Ч. Дарвин и др.), физике (А. Эйнштейн и др.), геологии (В. В. Докучаев), в кристаллографии (Е. С. Федоров).

Системные исследования объединяют в себе два направления – анализ и синтез (обобщение). В разное время отдавалось предпочтение одному из них. В Древней Греции преобладало нерасчлененное знание: природа рассматривалась в общем, как единое целое. Связи между явлениями природы не анализировались, они созерцались. В Средние века, при преобладании метафизического способа мышления, анализ стал преобладать над синтезом. В те времена господствовало стремление расчленить природу на ее отдельные части, и углубленно изучать каждую из этих частей, как бы разложить ее по отдельным полочкам, в частности все глубже исследовать внутреннее строение живых организмов, их анатомию и физиологию. Все это предопределило те исполинские успехи, которые были достигнуты в познании природы за последние четыреста лет. Но этот способ исследования, при котором все внимание уделяется анализу, привил исследователям привычку рассматривать тела и процессы вне их связи между собой, вне их изменчивости (в неподвижном состоянии, как вечно неизменные, не живые, а мертвые тела). Сами исследователи, которых тогда называли метафизиками, ощущали незавершенность аналитического знания, видели возможность и необходимость синтеза, но считали его деятельностью того ума, который не имеет отношения к природе. Именно против такого одностороннего применения аналитического способа познания действительности и восставал А. Гумбольдт.

В начале XX в. произошла смена научной картины мира. В результате начали все больше внимания уделять не только анализу, но и синтезу. Именно в это время была сделана первая попытка создания общей теории систем. Ее предпринял наш соотечественник Н. А. Богданов. По образованию он был медиком, но увлеченно занимался и философией, создал свою теорию – эмпириомонизм, которую резко и совершенно необоснованно критиковал В. И. Ленин в своей работе «Материализм и эмпириокритицизм». Его тектологию сейчас рассматривают как науку о самых общих системных законах. В системах А. А. Богданова в первую очередь интересовали связи между элементами, и он утверждал, что свойства системы зависят от ее структуры и связей. А. А. Богданов первым ввел понятие «прямые и обратные связи». Он был первым, кто рассматривал динамику систем под действием внутренних и внешних сил и перенес этот прием в обществоведение. А. А. Богданов ввел понятие кризис при изучении развития систем. Этим термином он обозначал быструю перестройку всей системы. Сейчас это явление называют термином «бифуркация» (см. ниже). Он первый подчеркнул роль моделирования и математики при решении задач, связанных с развитием систем. Сейчас это общепризнанный метод.

Вновь к созданию теории систем вернулись в середине XX в., когда возникла необходимость построения сложных технических систем в основном военного назначения. В 1948 г. вышла книга Н. Винера «Кибернетика». В ней основное внимание уделялось внутрисистемным связям. Это понятно, так как его работы были связаны с совершенствованием систем связи. Эта книга мгновенно стала бестселлером. Примерно в эти же годы общую теорию систем пытался создать австрийский биолог Л. Берталанфи. Как сейчас считают, он был достаточно хорошо знаком с работами А. А. Богданова, и они оказали на него определенное влияние. Основной труд Л. Берталанфи «Общая теория систем» вышел в 1950 г. В основу своих построений он положил структурное сходство законов строения различных научных дисциплин. Много нового Л. Берталанфи

внес в познание открытых систем. Он изучал обмен системы со своей внешней средой, веществом, энергией и информацией и показал, что в открытой системе устанавливается динамическое равновесие. Оно направлено, вопреки второму закону термодинамики, в сторону усложнения организации за счет ввода извне информации и энергии.

Дальнейшее развитие теории систем связано с исследованиями известного бельгийского ученого И. Р. Пригожина, лауреата Нобелевской премии 1977 г. Родился Илья Романович в Москве, в 1917 году. Его родители эмигрировали в Бельгию, когда он был в младенческом возрасте. С 1942 г. он преподавал в Брюссельском университете физику, а с 1962 г. был директором Международного института физики. Исследуя термодинамику неравновесных физических систем, И. Р. Пригожин понял, что обнаруженные закономерности самоорганизации могут быть распространены на системы любой природы, которым присущи свойства открытости и неравновесности. Его работы по открытым неравновесным нелинейным системам положили начало новой науке – синергетике (см. ниже). Сейчас понятие система, системный подход и синергетика прочно вошли в современную науку.

Итак, понятие система, появившись еще в античности, постепенно уточнялось, усложнялось и развивлось в XX в. в современную общую теорию систем.

Выделение систем. Исходный смысл термина система передается простым предложением: *«Целое – составленное из частей»*. Наиболее краткое и выразительное определение дано В. Н. Садовским (1989):

Система – совокупность элементов, находящихся в отношениях и связях друг с другом, которая образует определенную целостность, единство

Как видите, смысл тот же, что и в экологии (см. первую часть). Системный подход используется практически во всех науках.

Очень важно понять, что мы не можем назвать системой то, что выделено случайно, наугад.

Общие правила выделения систем:

- определить, с какой целью мы выделяем систему,
- установить границы системы и критерии их проведения,
- указать между собой элементы системы («первичные элементы»), которые рассматриваются на данном уровне анализа как «неделимые»,
- определить связи между элементами,
- выяснить законы композиции, т. е. те условия, подчиняясь которым связи реализуются, а элементы объединяются в целостность.

Свойства системы. Они определяются характером взаимосвязей между ее элементами. Такое свойство, как **управляемость**, проявляется при наличии корректировки взаимодействий между элементами. Управление – это есть переработка информации в сигналы, которые корректируют взаимодействия между элементами для того, чтобы поставленная цель была достигнута. По характеру взаимодействий среди элементов системы различают **управляющие** и **управляемые** элементы. Связь управляющих элементов с управляемыми называют **прямой связью**. А связь управляемых элементов с управляющими – **обратной связью**.

Систему называют устойчивой, если характер связей между ее элементами не претерпевает существенных изменений при внутренних и внешних воздействиях. Систему называют **неустойчивой**, если характер связей между ее элементами изменяется под влиянием внешних или внутренних воздействий. Вообще для каждой системы есть свой **порог устойчивости**, т. е. тот предел, до которого она может гасить внутренние и внешние воздействия, не меняя характера сложившихся связей.

В нашем курсе мы коснемся только самых узловых моментов в описании различных типов систем.

Системы могут состоять из однородных и разнородных элементов.

Примером первой могу служить: мрамор (он состоит из однородных кристаллов кальцита) или популяция, состоящая из особей одного вида. К разнородным системам можно отнести

гранит, в котором есть набор самых разных минералов. Разнородна экосистема, состоящая из разных видов, и почва, состоящая из различных минералов, разных беспозвоночных животных, микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности.

Системы могут быть открытыми и закрытыми.

Для первых характерен обмен материей и энергией с окружающей средой, в том числе и с другими системами, а во второй такой обмен исключен. Закрытых систем в реальности практически не существует, это определенный прием идеализации для решения исследовательских задач, к примеру, в области механики, законы которой приложимы именно к этому типу систем. Иногда говорят о ***полузамкнутых системах***, когда хотят подчеркнуть некоторую изолированность открытых систем от внешней среды. Биосфера, скорее всего, относится к полузамкнутым системам, она в определенной степени изолирована от влияния космоса.

Системы могут характеризоваться равновесными и неравновесными состояниями.

В качестве иллюстрации последнего положения обратимся к классике неравновесной термодинамики Г. Хакену (1968). Он рассматривает равновесные и неравновесные фазовые переходы. Вообще фазовые переходы – это скачкообразное изменение состояния системы. Наиболее известны фазовые переходы первого рода: из одного агрегатного состояния вещества в другое (жидкость – газ, твердое тело – жидкость). Это равновесные фазовые переходы из одного устойчивого состояния в другое при наличии термодинамического равновесия. Для их осуществления может быть необходима энергия (например, для таяния льда), но когда переход осуществился, его результаты сохраняются при определенных условиях и дальнейший приток энергии уже не нужен. Неравновесные же фазовые переходы отличаются тем, что новое состояние достижимо и устойчиво только при постоянном подводе энергии, так как происходит постоянная ***диссипация*** энергии (ее рассеяние), эта ситуация очень далека от равновесия. К примеру, живые организмы (любое растение, животное или человек) представляют собой пример разнородной, открытой, неравновесной химической системы, которая находится в неустойчивом равновесии. Эта неу-

стойчивость наиболее ярко проявляется в момент смерти. К таким системам относится и наша биосфера. Для исследования этих открытых неустойчивых неравновесных систем в конце XX в. была создана специальная наука – синергетика.

Краткие сведения о синергетике

Это новое направление в науке появилось в последней четверти XX в. В переводе с греческого языка ***синергетика*** означает ***совместно действующие***. Это наука о совместных действиях элементов в открытых неравновесных и нелинейных системах, об эволюции таких систем.

В классическом естествознании один из разделов физики называется термодинамикой. В нем исследуют закономерности теплового движения и влияние теплового движения на свойства тел. Развитию этой науки способствовала удачно найденная модель для изучения – закрытый сосуд, наполненный каким-то газом. В идеальном виде эту модель можно представить в виде закрытой системы. Развитию термодинамики способствовало и то, что полученные в ней результаты имели большое практическое значение для совершенствования паровых машин и двигателей внутреннего сгорания. В результате этих исследований в XIX в. были сформулированы два основных закона (начала) термодинамики. Первый гласит, что энергия не рождается и не исчезает, а только переходит из одной формы в другую. «Энергия мира постоянна», как утверждал Р. Клазиус. Второе начало термодинамики рассматривает, как осуществляется переход энергии. Многочисленные опыты показали, что не вся внутренняя энергия замкнутой системы может быть использована (не вся она может перейти в механическую работу). Ту часть внутренней энергии замкнутой системы, которая не может быть использована, назвали энтропией. (В переводе с греческого языка энтропия означает поворот, превращение.) Второе начало термодинамики гласит: в замкнутых системах при необратимых процессах энтропия возрастает, а при обратимых – остается неизменной. «Энтропия мира стремится к максимуму» (Р. Клаузиус). Процесс рассеивания («потери» полезной энергии) называли диссипацией (на латинском языке диссипация означает рассеивание). Стремление к

более хаотическому состоянию закрытых систем И. С. Пригожин определил так: «Законы природы разрешают только смерть». В начале XX в. наука проникла в мир атомов и микрочастиц. Очень быстро выяснилось, что математические модели классической физики не подходят для описания взаимодействия микрочастиц. Потребовалось разработать новый математический аппарат, который был создан на основании теории вероятностей и новых подходов квантовой физики. Это пришлось сделать потому, что исследования в микромире показали: поведение в нем частиц при их взаимодействии не строго определено, а подчиняется вероятностным законам, из-за того что эти частицы находятся под влиянием множества случайных факторов. Поэтому будущее поведение микрочастиц можно определить только с определенной степенью вероятности.

С 20-х гг. XX столетия стала бурно развиваться неклассическая квантовая физика микромира и отдельные разделы химии, основанные на новых, вероятностных математических моделях. Среди уравнений, входящих в эти математические модели, появились и так называемые нелинейные. Они названы так потому, что в уравнениях переменные величины стали иметь разные степенные показатели, отличные от 1. На графиках решения этих нелинейных дифференциальных уравнений выглядели в виде сложных кривых линий (рис. 8). Физический смысл таких нелинейных уравнений заключается в том, что они описывают взаимодействия, при которых очень малые изменения независимых переменных могут приводить к весьма значительному конечному эффекту, и наоборот – очень большие изменения к мизерному результату.

Одновременно появление упорядоченных в пространстве и времени структур в открытых нелинейных системах (спонтанное возникновение порядка из хаоса) изучалось в Бельгии физиком и философом русского происхождения Ильей Пригожиным. Выяснилось, что эволюция открытых неравновесных систем включает две фазы. Первая – фаза детерминированного развития, в этот период можно предсказать поведение системы, так как она сохраняет свой гомеостаз, остается целостной.

Случайные внешние воздействия на нее в этот период переживаются как несущественные. Со временем внутренние и внешние воздействия на систему приводят ее в состояние повышенной хаотизации, возникают флуктуации, зашкаливание значений за пределы гомеостаза. Отдельные флуктуации или их сочетания, усиливаясь, вызывают разрушение прежнего состояния системы.

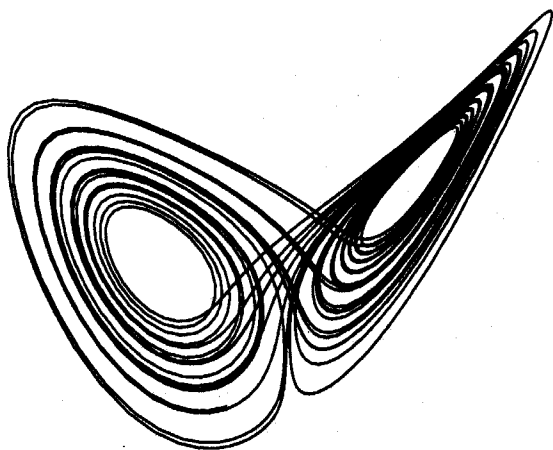


Рис. 8. Аттрактор Лоренца

В этом состоянии возможна вторая фаза – точка бифуркации. Система становится непредсказуемой, нелинейной. Термин «**бифуркация**» (раздвоение, образование вилки) означает качественную перестройку систем, изменение параметров (рис. 9). Случайные воздействия в момент перелома (в точке бифуркации) могут подтолкнуть систему на новый путь развития. После выбора одного из возможных путей развитие системы становится предсказуемым до следующей точки бифуркации. Так случайность и необходимость дополняют друг друга.

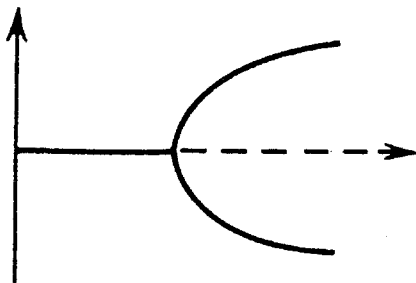


Рис. 9. Графическое представление бифуркации

Система имеет одно решение, одно значение в каждой точке – до точки бифуркации (первая фаза), после чего появляется выбор между двумя возможными решениями (вторая фаза – бифуркация). В точке бифуркации у системы появляется «выбор», в котором неизбежно присутствует элемент случайности: невозможно предсказать выбор траектории ее дальнейшей эволюции. Каскад следующих одна за другой бифуркаций существенно изменяет саму систему. Вероятность обратного хода событий крайне низка, эволюция системы становится необратимой. Необратимость, однонаправленность процессов эволюции и онтогенеза хорошо известна биологам. Возникает новая интерпретация второго закона термодинамики: энтропия – не просто безостановочное соскальзывание к однородному состоянию, лишенному организации; энтропия может порождать порядок (Пригожин, Стенгерс, 1986). В неравновесных условиях вблизи точки бифуркации система очень чувствительна к внешним воздействиям, и малое по силе внешнее воздействие может вызвать значительный отклик, неожиданный эффект. В математике этот эффект известен как «эффект крыла бабочки».

Суть идеи прекрасно раскрыта в рассказе Рея Брэдбери «И грянул гром». Одна из компаний устраивает с помощью машины времени для своих клиентов сафари – охоту на доисторических животных. Компания тщательно выбирает животных для отстрела и специальные маршруты передвижения охотников, чтобы происшедшее практически не имело последствий. Однако, по случайности, герой рассказа во время неудачной охо-

ты сошел с маршрута и раздавил золотистую бабочку. Возвратившись в свое время, он осознает, как драматически повлияла судьба бабочки на дальнейший ход событий. Неуловимо изменился химический состав воздуха, оттенки цветов, изменились правила правописания и, наконец, результаты последних выборов. К власти пришел режим, жестоко расправившийся со своими противниками. В свой последний миг герой рассказа понимает – гибель бабочки нарушила хрупкое равновесие.

Возможность предсказаний считалась одной из основных целей науки. Полагали, что сбор и обработка достаточно большого объема информации может обеспечить точность долгосрочного прогнозирования погоды. Теперь представление об однозначной детерминированности сменилось пониманием принципиальной непредсказуемости поведения многих систем на достаточно большом отрезке времени, выяснились ограничения прогностических моделей, предсказуемая непредсказуемость динамики поведения сложных систем. Прогноз возможен на уровне вероятности события. При наличии нескольких вариантов путей развития системы в соответствии с решением нелинейных дифференциальных уравнений состояния у нее есть приоритетные пути развития, зависящие от свойств надсистем, названных аттракторами. **Аттрактор** – близок к понятию цель. Относительно устойчивое состояние системы, которое как бы притягивает все множество траекторий движения системы. Если система попадает в конус аттрактора, то она неизбежно эволюционирует к этому относительно устойчивому состоянию. Аттрактором может оказаться точка, предельный цикл или хаотический аттрактор. На рис. 8 как раз изображен такой хаотический, «странный», аттрактор американского метеоролога Э. Лоренца. Он осуществил в компьютерном моделировании решение системы дифференциальных уравнений термоконвекции и турбулентности в атмосфере. Странные аттракторы структурированы и могут иметь весьма сложные и необычные конфигурации в трехмерном пространстве. Прогноз, построенный по ним, отвечает более реальным событиям.

Итак, краткое рассмотрение понятия система показало, что оно есть не что иное, как специфический способ организации на-

ших знаний о реальности. Мы познакомились с правилами выделения систем, особо отметили, что, когда приступают к выделению системы, в первую очередь четко определяют цель, которую преследуют при ее установлении, определяют границы системы и критерии их проведения, взаимодействие системы с ее внешней средой, выделяют внутри ее элементы и выясняют характер связи между ними.

Было показано, как постепенно шло понимание свойств отдельных систем из того великого множества, можно сказать созвездия, самых разных систем, которое окружает нас в реальной действительности. В начале познавали свойства самых простых линейных стационарных систем, затем постепенно нам открывались свойства все более сложных природных систем. К концу XX в. выяснили и свойства открытых нелинейных неравновесных систем. Стало ясно, что в природе, наряду с процессом развития, существует и саморазвитие, в результате которого возникают новые, все более сложные элементы, дающие начало новым системам. Так стали постигать механизм саморазвития, существующий в Природе. При изложении основ учения о биосфере будем придерживаться системной организации научных знаний, изложенной выше.

Семинар 3.1

Вопросы к контрольной работе

1. Правила выделения систем (пять пунктов).
2. Объясните название работы А. А. Богданова «Всеобщая тектология».
3. Для каких систем Л. Берталанфи создал свою теорию, каково название его основного труда?
4. Каковы заслуги И. Р. Пригожина в создании общей теории систем?
5. Дайте определение системы по В. Н. Садовскому?
6. Приведите пример неорганической однородной системы.
7. Приведите пример биологической однородной системы.
8. Приведите пример неорганической разнородной системы.

9. Приведите пример биологической однородной системы.
10. Что такое сложная система?
11. Поясните правило несводимости и возникновения в сложных системах.
12. Дайте определение закрытой системы.
13. Дайте определение открытой системы.
14. По какому принципу выделяют управляемые и управляющие элементы в сложных системах?
15. Раскройте понятие порога устойчивости.
16. Чем характеризуются равновесные фазовые переходы?
17. Чем характеризуются неравновесные фазовые переходы?

Самостоятельная работа

По группам (5 – 6 человек) представьте параметры какой-либо экосистемы как объекта системных исследований.

Вопросы для обсуждения

Проанализируйте свой пример по схеме: 1. Цель. 2. Виды систем. 3. Свойства систем.

Семинар 3.2

Темы для самостоятельной работы в группах (обсуждения на семинарах)

1. Второй закон термодинамики, возрастание энтропии в закрытых системах.
2. Прямые и обратные, положительные и отрицательные связи в неравновесных открытых системах.
3. Что представляют собой диссипативные структуры по И. Р. Пригожину? Где и при каких условиях они возникают?
4. Понятие хаоса в синергетике. Роль конструктивной случайности.
5. Механизмы организации и самоорганизации, присущие неравновесным открытым системам. Как вы понимаете суть организации и самоорганизации в разных видах систем?
6. Самоорганизация в живых системах. Уменьшение энтропии при эволюции живых систем.

7. Синергетика – новое направление междисциплинарного синтеза. Основные моменты самоорганизации неравновесных открытых систем в химии, физике, биологии, обществоведении.

Литература

Алексеев, 1985; Агошкина, Ахлибинский, 1998; Заварзин, 1999; Князев, Курдюмов, 1994; Маргалеф, 1992; Моисеев, 1995; Николас, Пригожин, 1979; Руденко, 2000; Синергетическая парадигма: многообразие поисков и подходов, 2000.

Выделение биосферы как сложной природной системы

Биосфера представляет собой сложную природную систему глобальной размерности, и при ее изучении мы будем придерживаться той последовательности, которая была намечена в предшествующем разделе.

Цель выделения биосферы. О цели, которую ставил перед собой В. И. Вернадский, он говорил так: «Описать геологические проявления жизни, дать картину совершающегося вокруг нас планетного процесса» (1960). Иными словами, геологи изучали *гео* без *био*. Точно так же, как биологи исследовали *био* без *гео*. Такая разобщенность не устраивала В. И. Вернадского, он как геохимик на каждом шагу сталкивался с проявлениями геохимической функции живого вещества на протяжении всей геологической истории Земли. И понял, что надо изучать жизнь на Земле (*био* вместе с *гео*). Поэтому он и поставил перед собой цель – всесторонне рассмотреть биогеохимическую функцию живого вещества как планетного явления, то есть сущность взаимодействия, которое связывает *био* в единое целое с *гео*.

**«Описать геологические проявления жизни,
дать картину совершающегося вокруг нас
планетного процесса» (Вернадский, 1960)**

Как и полагается научным теориям, в основание ее В. И. Вернадским (1960) были положены некоторые аксиомы, эмпирические обобщения:

1. В течение всех геологических периодов не было и нет никаких следов абиогенеза (т. е. непосредственного создания живого организма из мертвой, косной материи).

2. Никогда в течение всего геологического времени не наблюдались азойные (т. е. лишённые жизни) геологические эпохи.

3. Отсюда следует, что, во-первых, современное живое вещество генетически связано с живым веществом всех прошлых геологических эпох и, во-вторых, в течение всего этого времени условия земной среды были доступны для его существования, т. е. непрерывно были близки современным.

4. В течение всего этого геологического времени не было резкого изменения в какую-нибудь сторону в химическом влиянии живого вещества на окружающую его среду; все время на земной поверхности шли те же процессы выветривания, т. е. в общем наблюдался тот же средний химический состав живого вещества и земной коры, какой мы и ныне наблюдаем.

5. Из неизменности процессов выветривания вытекает и неизменность количества атомов, захваченных жизнью, т. е. не было больших изменений в количестве живого вещества (есть только признаки небольших колебаний около некоторого среднего).

6. В чем бы явления жизни ни состояли, энергия, выделяемая организмами, есть в главной своей части, а может быть и целиком, лучистая энергия Солнца. Через посредство организмов она регулирует химическое проявление земной коры.

К этим эмпирическим обобщениям В. И. Вернадский пришел, когда прошел весь путь исследования от кристалла до земной коры в целом. Обратите внимание на логическую цепь рассуждений, которая ведет от этих эмпирических обобщений к выделению биосферы как особого природного тела. *Живое вещество происходит только от живого, и оно в течение геологического времени всегда занимало определенную часть земного пространства, которому было свойственно сохранение определенных условий, пригодных для существования живого вещества. Среди*

этих условий главнейшим было непрерывное поступление в эту часть земного пространства лучистой энергии Солнца, за счет которого, главным образом, и развивалось живое вещество. Если мы хотим познать жизнь на Земле, то нам сферу жизни (био вместе с гео) надо выделить в качестве объекта своего исследования.

С этих позиций биосфера – это особая, резко обособленная на нашей планете земная оболочка. Она охватывает частично или полностью ряд концентрических, всю Землю охватывающих, соприкасающихся образований, называемых геосферами. К ним относится атмосфера, гидросфера и литосфера. Биосфера обладает совершенно определенным строением, которое существовало таким на протяжении миллиардов лет. Строение это связано с активным участием в нем жизни, существование которой поддерживалось за счет лучистой энергии Солнца. Благодаря наличию живого вещества, для биосферы характерны динамические подвижные, устойчивые и геологически длительные равновесия.

Границы биосферы. Определение их В. И. Вернадский начал с установления поля устойчивости жизни, последовательно анализируя факторы: температуру, давление, фазу среды, химизм среды, лучистую энергию (см. главу 1). Понятие фактора, их разнообразие и воздействие широко обсуждаются в разделе «Аут-экология».

Температурный фактор. Самая высокая температура, которую выдерживают некоторые гетеротрофные существа без смерти организма, приближается к $+140^{\circ}\text{C}$, а самая низкая – к -253°C . Интервал в 393 градуса – это предельное тепловое поле, в котором могут некоторое время находиться без гибели и разрушения некоторые организмы. Для зеленых растений оно сокращается до 140° (от 80° до -60°C).

Давление. Его пределы изменяются в очень больших пределах. Жизнь дрожжей сохраняется и при 8 000 атмосфер давления, а семена и споры могут сохраняться при давлениях, равных тысячным долям атмосферы.

Фаза среды. Некоторые формы жизни (семена и споры) могут находиться без гибели в среде, лишенной воды, абсолютно

сухой. Но вода в капельножидком и газообразном состоянии нужна для роста и размножения организмов. Им для полного развития своих функций необходима возможность газового обмена (дыхания) и устойчивость коллоидных систем, из которых он построен. Жидкая среда (раствор или коллоид), которая лишена газов, не может быть областью жизни.

Химизм среды. Область химических изменений, которые могут выдерживать организмы, очень большая. Развитие зеленых организмов требует присутствия свободного кислорода, а анаэробные организмы могут существовать без свободного кислорода. Автотрофные организмы живут и без готовых органических соединений, на одном минеральном питании. Известны организмы, живущие в горячих борных источниках, в средах с 10%-ной серной кислотой, в крепких растворах различных солей, насыщенных растворах купороса, селитры, «жизнь может существовать только в известных пределах ионизации, от $10^{-6}\%$ до $10^{-100}\% \text{H}^+$ » (Вернадский, 1960).

Лучистая энергия. Для развития зеленых растений необходима лучистая энергия определенной длины волны. Гетеротрофные организмы и автотрофные бактерии могут жить в полной темноте, при отсутствии видимой части спектра света, но для них важны длинные инфракрасные волны. Хорошо известен предел всякой жизни в области коротких волн: безжизненна среда, в которой распространяются ультрафиолетовые лучи с длиной волны меньше 0,3 микрона. Исходя из этих параметров устойчивости поля жизни и проводят границы биосферы.

Верхняя граница биосферы. Ее положение определяется наличием той лучистой энергией, присутствие которой исключает возможность жизни. Эта граница проводится по озоновому слою, который задерживает большую часть жесткого ультрафиолетового излучения с длиной волны менее 0,3 микрона. Этот озоновый слой располагается на высотах от 10 до 50 км, максимальная концентрация озона (до 30%) наблюдается на высотах 20–25 км. Роль этого слоя для биосферы велика. Именно озоновый экран сверху ограничивает поле устойчивости жизни. «Жизнь, создавая в земной коре свободный кислород, тем самым создает озон и

предохраняет биосферу от губительных коротковолновых излучений небесных светил» (Вернадский, 1960). Однако только редкие организмы в своем распространении достигают этой верхней границы. Живыми существами переполнен лишь тонкий приземной слой атмосферы, толщиной всего первые десятки метров.

Нижняя граница биосферы. Ее положение определяется температурным фактором. В. И. Вернадский считал, что верхний температурный предел для существования живого вещества составляет порядка 100°–140° С. Современные микробиологические исследования нефтяных скважин, а также глубоких и сверхглубоких параметрических скважин показали следующее. На глубинах 5–7 км найдены термофильные микроорганизмы, живущие при температурах 230° С. На этих глубинах располагается так называемый углекисло-водородный микробный «фильтр». Там обитают ультратермофильные хемолитотрофы, которые ассимилируют мантийный водород и углекислоту. В результате получается первичное органическое вещество и метан. Этот процесс называется нафтилобиоз, при котором осуществляется микробиологический синтез газообразных и жидких углеводородов, предшественников углеводородов нефти и газа. Этот процесс наиболее активно идет в зонах, где из недр поднимаются глубинные мантийные растворы (Шеховцева, 2001).

Нижняя граница биосферы располагается не выше 8 км от дневной поверхности. О нижних пределах распространения ультратермофильных микроорганизмов пока фактических данных нет. Считается, что на глубинах порядка 25 км термодинамические условия исключают нахождение воды как химического соединения. Поэтому полагают, что нижняя граница биосферы не может опускаться глубже 25 км. На каком уровне в диапазоне 8–25 км располагается нижняя граница биосферы, покажут дальнейшие исследования.

В настоящее время пространство биосферы начали делить на различные слои, каждый из которых получил свое название. Таких подразделений пространства биосферы, выделенных по разным основаниям, насчитывается более 50. Упомянем два из них. *Эубиосфера* охватывает то пространство биосферы, в котором

идет наиболее активная жизнь, происходит деление клеток и размножение организмов. Границы эубиосферы проводят, исходя из температурного фактора. Нижняя граница проводится по температуре кипения воды, т. к. у большинства организмов при температуре выше 100°C белки сворачиваются. В глубь недр Земли температура увеличивается, но повышается и давление, а с увеличением давления растет и температура кипения воды. Поэтому на глубинах в несколько километров при давлении в несколько сот атмосфер и при температуре выше 100°C обнаружены сообщества живых микроорганизмов. Верхнюю границу эубиосферы проводят по изотерме 0°C , поскольку ниже этой температуры прекращается деятельность ферментов. Эубиосфера представляет собой очень тонкую пленку, толщиной около 12–17 км, и в ней сосредоточена основная масса живого вещества биосферы. Масса этого живого вещества по сравнению с занятым им пространством чрезвычайно мала. Если сконцентрировать все живое в ней в данный момент, смешав траву, бактерий, слонов и всех остальных, и нас в том числе, и распределить это живое вещество ровным слоем по поверхности Земли, то получится слой всего в 2 см толщиной. Но, несмотря на такие малые размеры, живое вещество производит колоссальную работу на нашей планете. Масса земной коры составляет около 2×10^{19} т. Сухое вещество всей современной биомассы, по Н. И. Базелевич, равно $2,4 \times 10^{12}$ т. Это всего 0,00001% от массы земной коры. Ежегодная продукция живого вещества составляет в сухом весе $2,32 \times 10^{11}$ т. За последний миллиард лет это продукция практически не изменилась. За 1 млрд лет живое вещество произвело массу в $2,32 \times 10^{20}$ т, что в десять раз превышает массу земной коры! Это объясняется тем, что живое вещество чрезвычайно «активно», его роль в геохимии нашей планеты грандиозна. По существу, биосфера представляет собой гигантский «химический комбинат», в котором эубиосфера – ее основной цех. На этом «химическом комбинате» из разнообразных смесей веществ, представленных различными магматическими породами, морской и пресной водой и т. д., получают простые и сравнительно чистые соединения (известняки, фосфориты кремнистые породы, угли, железные и алюминиевые

руды и т. д.). В биосфере, и особенно в ее «главном цехе» эубиосфере, происходит преобразование солнечной энергии и эндогенного теплового потока в энергию геохимических процессов, при которых происходит дифференциация химических элементов, рост разнообразия соединений, особенно органических, накопление информации и уменьшение энтропии.

Мегабиосфера включает эубиосферу и прилегающие к ней сверху и снизу пространство биосферы, в котором нет постоянных живых обитателей, но которое испытывает прямое или косвенное влияние живого вещества эубиосферы. Это пространство случайного попадания жизни сверху ограничено озоновым экраном, а снизу подошвой гранитного слоя Земли. При таком определении границ пространство мегабиосферы совпадает с таковым биосферы и термин мегабиосфера излишен.

Итак, верхняя граница биосферы проводится по озоновому слою, на высотах от 10 до 50 км, чаще в интервале 20–25 км. Достоверно известно, что в глубь литосферы поле развитие жизни опускается до 7–8 км, а теоретически может опускаться до 25 км. Максимальная толщина биосферы не более 75 км, а реальная в два раза меньше (~30 км). Основная масса живого вещества сосредоточена в эубиосфере, толщина которой порядка 12–17 км.

Семинар 4

Вопросы для обсуждения

1. Представьте биосферу как систему. Обоснуйте подход к изучению конкретного вопроса на уровне биосферы.
2. Почему, с Вашей точки зрения, В. И. Вернадский поставил именно такую цель при создании учения о биосфере?
3. Чем он руководствовался при определении объекта исследования?
4. Почему он выбрал именно такие критерии проведения границ биосферы? Как это согласуется с понятиями в экологии?
5. Проанализируйте эмпирические обобщения, лежащие в основе учения о биосфере. В чем Вы видите их важность для учения о биосфере?

6. Границы биосферы. Как понятие поля устойчивости жизни, по В. И. Вернадскому, согласуется с законом минимума Либиха? Сформулируйте определение «поля устойчивости жизни» на основании этого закона. (*Используйте материал раздела аутоэкология.*)

7. Соберите дополнительные сведения о минимальных и максимальных показателях параметров среды, где отмечены живые существа (последнее задание на все время изучения дисциплины).

Литература

Вернадский, 1960, 1981; Шеховцова, 2001; Лаппо, 1979; Маргалеф, 1992.

Биосфера и космос. Общие особенности биосферы, возникшие под внешним влиянием

«Представление о биосфере
как земном и космическом механизме»

В. И. Вернадский

Есть вопросы, которыми мы задаемся с детства: откуда мы пришли? откуда взялась наша Земля?

Современная астрофизика придерживается теории «большого взрыва», в результате которого в далекую эпоху, примерно 13–15 млрд лет назад, родилась Вселенная. Самые легкие элементы – водород, гелий и литий, их различные изотопы – сформировались в горячей Вселенной в первые 20 минут после «большого взрыва». Совпадение предсказаний теории «первичного нуклеосинтеза» с реальными данными астрономических наблюдений относительно обилия легких элементов в космосе – одно из самых весомых доказательств того, что «большой взрыв» действительно был. Более тяжелые элементы до железа появились позже в результате термоядерных реакций в звездах и продолжают пополнять запасы Все-

ленной до сих пор. Элементы с более высокой массой появляются в результате взрыва сверхновых звезд.

Спустя миллиард лет после «большого взрыва» из смеси водорода и гелия, заполнявших все пространство, началось образование галактик. Первые звезды, образовавшиеся в те времена, все еще видны в шаровых скоплениях и в центрах галактик. Солнце представляет собой звезду второго или третьего поколения. Согласно Клейтону, сжатие, в результате которого образовалось Солнце, было вызвано сверхновой звездой, которая, взрываясь, сообщила движение межзвездному веществу и, как метла, толкала его впереди себя. Так происходило до тех пор, пока за счет силы тяготения не сформировалось стабильное облако, из которого образовалась Солнечная система около 5,5 млрд лет назад. Основная масса (99,9%) вещества нашей звездной системы сосредоточена в Солнце. Вначале Солнечная система состояла из планет и множества астероидов, еще не объединенных вместе и распределенных по очень сложным орбитам. Со временем из протопланетных сгущений сформировались планеты. Земля относится к каменным планетарным телам, таким как Меркурий, Венера и Марс.

Формирование внутреннего строения Земли объясняет гипотеза *глубинной дифференциации* вещества нашей планеты. Ведущую роль в ней играет особый природный механизм, названный А. П. Виноградовым зонной плавкой. Он так описывает этот процесс. Первоначально «материалом мантии Земли было вещество, отвечающее по составу каменным метеоритам. Это первичное холодное вещество планеты подвергалось вторичному разогреванию благодаря энергии сжатия – гравитационной, и главным образом под влиянием тепла, генерируемого радиоактивными элементами – U, Th, K⁴⁰, которых около $4,5 \times 10^9$ лет назад было на Земле в 8–9 раз больше, чем теперь. Под влиянием этого разогревания Земли происходил односторонний, направленный процесс дифференциации ее вещества на оболочки. Механизм этого грандиозного процесса выплавления и дегазации мантии Земли был воспроизведен экспериментально ... при помощи так называемого зонного плавления. Если мы, например, возьмем цилиндр из вещества каменного метеорита и будем его плавить в узкой

зоне печки и медленно ее передвигать в одном направлении, то из материала цилиндра выплавится конус легкоплавкого вещества. Силикатное вещество метеоритов (или планеты) при подобном процессе разделится на две главные фазы: легкоплавкую, которая выплавляется из вещества мантии и по составу и структуре отвечает базальтическому стеклу, т. е. базальтам земной коры, и тугоплавкую, представляющую собой остаток от выплавления силикатной части метеоритов и по составу отвечающую дунитам и перидотитам – породам мантии Земли. Образование легкоплавкой фазы сопровождается дегазацией, прежде всего воды, H_2S , HCl , HF , NH_3 и др., т. е. веществ, образовавших позже океан и атмосферу. Все химические элементы при подобном зонном проплавлении вещества распределяются закономерно. Вещества, повышающие температуру плавления – **Mg, Fe, Ni, Co, Cr и др.**, – остаются по преимуществу в тугоплавкой фазе (в породах мантии). Щелочи, щелочноземельные, литофильные элементы – U, Th, TR и т. д. – переходят в легкоплавкую фазу, в базальтическое вещество земной коры. ... Легколетучая фракция, выделяющаяся при выплавлении и дегазации мантии Земли, содержит космические, радиогенные и другие газы. Основную массу их составляет H_2O и не только потому, что распространенность H_2O при формировании вещества Земли была очень высокая. Это объясняется еще и тем, что H_2O при прочих равных условиях больше поглощается силикатным расплавом, чем другие пары и газы, например CO_2 , O_2 . Поэтому H_2O при дегазации мантии отделяется преимущественно. Газы, богатые H_2O , подвергаются фракционированию как в процессе дегазации на разных уровнях мантии, до выноса на поверхность Земли, так и на поверхности Земли. В последнем случае это происходит благодаря конденсации воды при ее охлаждении, когда вместе с H_2O конденсируются и многие газы, растворяющиеся в воде, а именно: HCl , HF , HBr , HI , B(OH)_3 , $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$, а также частично соединения серы. Они все вместе образуют таким путем океанический раствор (гидросферу). Следовательно, образование океанической воды происходит за счет выделения H_2O из глубоких недр Земли. Другая часть газов, не растворяющаяся или слабо растворяющаяся в воде, не конден-

сируется с H_2O , подобно всем инертным газам – He, Ar, Ne, Kr, Xe, N_2 , а также CH_4 , частично CO_2 и другие, и вследствие этого они сохраняются в газовой оболочке Земли. Так образуется газовая оболочка» (Виноградов, 1967). Вся гидросфера ($1,6 \times 10^{24}$ г) по отношению ко всем горным породам земной коры ($2,4 \times 10^{25}$ г) составляет 6,7%. При вулканических извержениях базальтов выделяется от 3–5 до 8% воды от массы излившихся базальтов. Именно за счет этих восходящих из недр Земли потоков, образовавшихся при глубинной дифференциации вещества планеты в процессе зонной плавки, возникли водная и газовая оболочки нашей планеты. Так были созданы благоприятные условия для появления биосферы. Можно сказать, что отдаленным последствием глубинной дифференциации мантийного вещества нашей планеты было возникновение биосферы.

С появлением биосферы этот процесс зонной плавки не прекратился, а усложнился за счет потоков вещества, идущих из биосферы в недра Земли. Излившиеся на земной поверхности базальты в наземных условиях стали подвергаться выветриванию и разрушаться текучими водами суши. Когда из первичной атмосферы исчезли такие компоненты, как HCl, H_2S , и появился свободный кислород, то в биосфере начался процесс *осадочной дифференциации* продуктов разрушения этих базальтов. Сущность его состоит в том, что при образовании осадочных пород в присутствии кислорода происходит пространственное разделение Fe_2O_3 , Al_2O_3 , MnO от SiO_2 , CaCO_3 , MgCO_3 . Благодаря такой сепарации, в конечных водоемах стока стали образовываться осадочные породы, богатые кремнеземом. Когда эти осадочные породы, обогащенные кремнеземом, нисходящими тектоническими движениями опустились в недра Земли, то и они подверглись глубинной дифференциации вещества. Но поскольку у них был иной химический состав, чем у мантийного вещества, то в результате зонной плавки этих осадочных пород образовалась не базальтовая, а гранитная магма. Эта гранитная магма в виде лавовых потоков, струй газа и флюидов вернулась в биосферу. Этот процесс повторялся много раз. В результате сформировался в земной коре, кроме базальтового слоя и слоя осадочных пород, еще один слой – гранитный. В конечном

счете этот гранитный слой земной коры есть результат совместного действия двух грандиозных природных процессов – глубинной дифференциации вещества и осадочной дифференциации вещества, в которой велика роль живых существ.

Итак, через свою нижнюю и верхнюю границу биосфера непрерывно обменивается потоками вещества с космосом и недрами Земли. При этом если с космосом биосфера в основном обменивается потоками энергии, то с недрами земли, главным образом, потоками вещества. Системы, которые обмениваются со своей внешней средой потоками вещества и энергии, принято называть открытыми. Следовательно, биосфера относится к открытым системам. На биосферу непрерывно влияют самые разные внешние факторы. Они предопределяют траектории развития любых биосферных процессов. Среди этих внешних влияний, играющих роль аттракторов, различают влияния: обусловленные особенностями Земли как планеты, вызванные небесной механикой, связанные с процессами, происходящими на Солнце.

Влияния, обусловленные особенностями Земли как планеты

Влияние формы Земли. По своей форме наша планета в первом приближении представляет собой непрозрачный шар (геоид, если быть точным), который не может быть сразу весь освещен одним источником света, Солнцем. Поэтому неизбежно поверхность шара делится на освещенную часть и лишенную света. День и ночь – результат шарообразности Земли. Чередование дня и ночи самым прямым образом отражается на всех процессах в биосфере, связанных с приходом и расходом солнечной энергии (физиологические функции растений, изменение атмосферного давления, движение воздуха, испарение воды, сгущение водяного пара, его перенос и т. д.). Лучи Солнца идут к Земле параллельно. Если бы они падали на плоскую поверхность, то угол падения везде был бы один и тот же. Но с шарообразной поверхностью лучи встречаются под разными углами. У полюсов этот угол будет наименьший (около нуля, а у экватора – наибольший, почти 90°). Поэтому нагревание поверхности Земли совершается с разной интенсивностью (у экватора оно наибольшее, а у полюсов –

наименьшее). Отсюда неравномерность распределения тепла в биосфере. Форма Земли – самый мощный климатообразующий фактор.

Размеры Земли. Фактическая поверхность Земли из-за неровностей рельефа больше, чем высчитанная ее математическая поверхность (больше 510 млн км²). Конечные формы Земли не допускают беспредельного расширения ареала жизни в биосфере. Поэтому мы наблюдаем многоярусность в распределении живого вещества (сгущения его на поверхности океана и у его дна, на поверхности суши, внутри почвы и т. д.). Эта многоярусность свидетельствует, что размеры нашей планеты уже оказали тормозящее воздействие на распределение живого вещества в биосфере.

Гравитационное поле Земли – это особый феномен, отражающий планетные свойства Земли, обусловленный одним из четырех главных взаимодействий в нашей Вселенной – силой гравитации. Особенность этого феномена в том, что мы не можем его зримо воспринять как рельеф, растительность, горные породы. Отсюда и сложность его изучения: изменчивость гравитационного поля устанавливается только по показаниям приборов. Влияние этого феномена на биосферу и живое вещество огромно. Размеры планеты и плотность вещества определяют величину массы Земли – 598×10^{25} г. Эта масса и определяет напряженность гравитационного поля Земли. Сила тяжести не остается постоянной: она уменьшается от полюса к экватору с 978 галл до 983 галл. Именно гравитационным полем была создана шарообразная фигура Земли. И под его непрерывным воздействием находятся все процессы, идущие в биосфере. Благодаря гравитационному полю вокруг Земли не только удерживается газовая оболочка, но и формируется ее газовый состав. Легкие элементы (водород и гелий) постоянно улетучиваются из атмосферы в космическое пространство. Поэтому в земной атмосфере их доля около $5 \times 10^{-40}\%$, тогда как во вселенной – 93%.

Благодаря атмосфере на Земле существует гидросфера, поскольку именно давление воздушного столба обеспечивает возможность нахождения у земной поверхности воды в жидкой фазе. Наличие гидросферы, в свою очередь, обуславливает взаимо-

действие в биосфере двух мощных рельефообразующих факторов – эндогенного и экзогенного. Эндогенный фактор – создание рельефа тектоническими движениями, а экзогенный – геологическая деятельность текучих вод и ветра. С наличием гравитационного поля связано явление изостазии, которое в известной мере гасит глубинные вертикальные движения в литосфере и тем самым смягчает их воздействие на биосферу.

Гравитационное поле накладывает ограничения на размеры живых организмов, находящихся под его воздействием. Если размеры какого-нибудь живого организма увеличить в 10 раз, то его поверхность увеличится в 100 раз, а масса – в 1 000 раз. При этом надо отметить, что воздействие гравитационного поля зависит от среды: в воздушной среде оно больше, чем в водной. Поэтому размеры водных организмов могут быть больше наземных, что и наблюдается в действительности. Все млекопитающие в период внутриутробного развития находятся в «гипогравитационных условиях», близких к состоянию невесомости, а при рождении сразу попадают в гравитационное поле Земли. Шаровая форма гравитационного поля Земли определяет две формы симметрии пространства биосферы – коническую и билатеральную. Если тело в биосфере растет вверх (или вниз), то оно приобретает коническую форму. Например, горные вершины, вулканические конуса, карстовые воронки, деревья и т. д. Если тело растет в горизонтальном направлении, то сила тяжести делает его листообразным. К примеру, дельты рек, аллювиальные равнины, поверхности выравнивания, листья, пласты горных пород и т. д. Напряженность гравитационного поля в конечном счете определяет верхний предел гор: они не могут быть выше 9 км.

Влияния, возникающие в связи с небесной механикой

Земля как планета совершает одновременно множество движений в соответствии с законами небесной механики. Для биосферы и процессов, протекающих в ней, наибольшее значение имеют следующие движения: вращение Земли вокруг своей оси, обращение Земли вокруг Солнца, изменение взаимного располо-

жения Земли, Луны и Солнца, вращение Солнечной системы вокруг центра инерции Галактики.

Поскольку все эти движения совершаются периодически, то именно с ними связана периодичность многих биосферных процессов.

Вращение Земли вокруг своей оси. Суточное вращение Земли происходит вокруг оси, которая в силу гироскопического эффекта стремится сохранить постоянное положение в пространстве. Вращение Земли происходит против часовой стрелки, если смотреть с Северного полюса. Ось вращения наклонена к плоскости экватора под углом $23^{\circ}30'$. Скорость вращения постепенно замедляется, что сказывается на продолжительности суток. Вековое увеличение суток составляет всего 0,0016 с/век. Для жизни человека это ничтожное значение. Если же рассматривать историю биосферы, то это замедление уже нельзя не учитывать (около полусуток за 3 млрд лет).

Вращение Земли приводит к смене дня и ночи, что обуславливает самую короткую ритмику биосферных процессов, связанную с суточным ритмом солнечной радиации. Суточное вращение Земли создает особый ритм в процессах биосферы. Днем в почве поток тепла направлен от поверхности вглубь, ночью – из глубины к поверхности. Температура воздуха обладает ясно выраженным ходом, с максимумом в середине дня и минимумом незадолго до восхода солнца. Зимой (т. е. ночью) в полярных странах температура за сутки почти совсем не испытывает колебаний. Сменой дня и ночи объясняется ход абсолютной влажности (наибольшее значение – в самое теплое время дня), а также суточный ход относительной влажности (противоположный предыдущему) (Калесник, 1947).

Вращение Земли вызывает появление в биосфере так называемой силы Кориолиса (поворотной силы). Эта сила действует только на движущиеся тела. Она зависит от их массы и скорости, а также от географической широты, на которой расположено движущееся тело. Сила Кориолиса вызывает отклонение движущегося тела в Северном полушарии вправо, а в Южном – влево. Это имеет значение для движения водных и воздушных масс, созда-

вая систему постоянных круговых течений в гидросфере и атмосфере. Вращение Земли вызывает вихри в атмосфере – циклоны и антициклоны. Они тоже участвуют в переносе тепла и влаги в биосфере. В циклонах в Северном полушарии вихревое движение происходит против часовой стрелки, а в антициклонах – по часовой стрелке, если смотреть с Северного полюса.

Обращение Земли вокруг Солнца. Земля вокруг Солнца движется по эллиптической орбите (эксцентриситет земной орбиты $e = 0,017$). Солнце расположено в одном из фокусов эллиптической орбиты Земли, вследствие чего расстояние между Землей и Солнцем в течение года меняется от 147,117 млн км (в перигелии) до 152,083 млн км (в афелии). Под действием притяжения других планет положение плоскости земной орбиты, а также ее форма медленно изменяются: наклон эклиптики – от 0 до $2,9^\circ$, а эксцентриситет – от 0 до 0,067. Земная ось наклонена по отношению к плоскости орбиты и образует с ней угол в $66^\circ 33'$. Движение Земли вокруг Солнца обуславливает чередование времен года. Период обращения Земли вокруг Солнца называется годом. Средние солнечные сутки не укладываются целое число раз в год. Год составляет 365,2422 суток. Угол наклона земной оси к плоскости орбиты не остается постоянным: он меняется с периодом около 40 000 лет. От угла наклона оси зависит контрастность времен года. Чем меньше этот угол, тем больше контрастность, а с увеличением этого угла уменьшается и выраженность сезонов года.

Возникновение приливов и отливов. Изменение взаимного расположения Земли, Луны и Солнца приводят к образованию в земных оболочках (литосфере и гидросфере) приливных деформаций (выпуклостей). Так как взаимное расположение Земли, Луны и Солнца все время меняется, то изменяется и величина солнечных и лунных приливов. Они могут складываться или вычитаться. Высота приливных волн в гидросфере может достигать первых десятков метров, а в литосфере 0,4 м. Вертикальные движения в литосфере, вызванные приливной волной, приводят к выделению тепловой энергии, обусловленной внутренним трением вязкого вещества Земли. Приливные явления за длительные промежутки времени (десятки миллионов лет) могут приводить

к заметным последствиям: удлинению суток, уменьшению силы Кориолиса и т. д.

Вращение Солнечной системы вокруг центра инерции Галактики. Солнечная система находится на периферии нашей Галактики и медленно вращается вокруг ее центра инерции. Это движение Солнечной системы приводит к периодическим изменениям в биосфере, продолжительность которых составляет 200–250 млн лет. За это время Солнечная система совершает полный оборот вокруг центра инерции Галактики и осуществляется большой ядерный цикл Солнца. Периодические изменения продолжительностью 40–60 млн лет представляют своего рода сезоны галактического года. Они связаны с перемещением Солнечной системы в те области Галактики, которые обладают несколько иными условиями космической среды. Эти изменения климата 2-го порядка находят свое отражение в характере литогенеза (аридный или гумидный), в кризисах и расцветах флоры, в вымирании ранее господствовавших групп морской и континентальной фауны, в коренном переустройстве всей природной зональности (Синицын, 1967).

Таким образом, движения Земли и разнообразные влияния космоса на эти движения порождают разнопорядковую ритмику биосферных процессов (длительностью от суток до 200–250 млн лет).

О пространстве-времени биосферы

В своих работах о пространстве и времени В. И. Вернадский показал, что огромный накопленный эмпирический материал однозначно свидетельствует о том, что пространственно-временная структура биосферы полностью соответствует новой физической картине мира. Биосфере присуще четырехмерное, анизотропное (неоднородное) пространство-время, в котором время имеет необратимый характер.

О законах симметрии и особенностях их проявления в природе написана книга И. И. Шафрановского (1985). Она читается с интересом, написана легко и доступно, предназначена для широких кругов читателей. Вы изучали понятия и принципы симметрии в школе. Изучение симметрии какого-нибудь тела заключается в выявлении у него элементов симметрии. Это важные

диагностические признаки как в мире минералов, так и в живой природе. В конце XIX в. было сделано два фундаментальных открытия. Первое принадлежит Л. Пастеру.

**ЗАКОН ХИРАЛЬНОЙ ЧИСТОТЫ (Л. Пастера) –
живое вещество состоит из хирально чистых структур.
Сахара, вырабатываемые живыми организмами,
принадлежат к D ряду, а аминокислоты, входящие
в состав белков, – к L ряду.**

До него было известно, что в молекулах атомы располагаются по винтовой спирали, которая может быть как правой, так и левой. В мире кристаллов есть и правые, и левые формы, причем они встречаются в соотношении 50:50. Л. Пастер в 80-е гг. XIX столетия установил, что, в отличие от кристаллов, среди которых есть и правые, и левые формы, у белковых тел преобладают левые. Именно это отличие помогло провести В. И. Вернадскому грань между живой и неживой материей, между косными телами и живыми организмами.

Второе открытие сделал в 1894 г. П. Кюри (1859–1906 гг.) П. Кюри сформулировал 2-й принцип симметрии, который впоследствии стал носить его имя.

**«Симметрия порождающей среды как бы накладывается
на симметрию тела, образующегося в этой среде.
Получившаяся в результате форма тела сохраняет
только те элементы своей собственной симметрии,
которые совпадают с наложенными на него
элементами симметрии среды» (Шафрановский, 1985)**

Это, скорее всего, происходит из-за следующего. От окружающей среды к формирующемуся телу идут потоки энергии, равно как и от тела к окружающей его среде. Но потоки от среды к телу значительно превышают те, что идут от тела к среде. Поэтому среда как бы диктует свои «правила игры». После работ

П. Кюри в руках у исследователей появился мощный инструмент для исследования особенностей пространства, поскольку эти особенности запечатлены в симметрии фигур, формирующихся в этом пространстве. Одним из первых, кто по достоинству оценил этот инструмент, был В. И. Вернадский.

Современные взгляды на пространственно-временную структуру окружающего нас мира, с учетом явлений симметрии, наиболее полно изложены в работе И. И. Шафрановского (1985). Важнейшая особенность Вселенной состоит в том, что она неоднородна (анизотропна) в малых масштабах и однородна (изотропна) в масштабах сверхгигантских. Ее можно представить в виде бесконечно протяженной сферы, которая имеет формулу симметрии $\infty L_{\infty} PC$. Центр этой бесконечно протяженной сферы находится повсеместно в любой точке, в которой расположен наблюдатель.

На симметрию земного шара накладывает свой отпечаток симметрия Вселенной и те силы, что действуют на нашей планете (в первую очередь сила тяготения и сила, возникающая при вращении Земли вокруг своей оси, а также силы, возникающие при других движениях планеты). В результате получается фигура, имеющая формулу симметрии $L_{\infty} PC$. Этому виду симметрии подчиняется форма геоида, климатическая, почвенная зональность, а также распределение типов литогенеза. Как только мы переходим к анализу рельефа земной поверхности в виде распределения суши и моря, мы вынуждены от симметрии переходить к антисимметрии. Формула антисимметрии будет выглядеть следующим образом – $L_{\infty} PC^*$. Для распределения материков и океанов на земной поверхности характерно следующее. «1. В Северном полушарии преобладают материки, в Южном – океаны. 2. Формы основных материков и океанов отвечают треугольникам. Треугольники материков основаниями обращены к северу, а суживающимися концами к югу, тогда как океанические треугольники обращены широкой стороной к югу и суживаются к северу. 3. Прямая линия, проходящая через центр Земли и повстречавшая по одну сторону от центра сушу, в подавляющем большинстве случаев по другую сторону от центра встретит воду. Если катить глобус по столу, то когда на вершине катящегося глобуса находится суша, прикасающаяся к сто-

лу точка почти всегда оказывается "под водой". Каждый материк противолежит какому-нибудь океану» (Шафрановский, 1985). В чем причина такой антисимметрии в распределении континентов и океанов, наука пока не знает. Не исключено, что это связано с первичной пространственной неоднородностью протопланетного вещества, слагающего мантию Земли.

Когда мы от естественных тел глобальной размерности переходим к слагающим их телам, то видим, что на их форму решающее влияние оказывает сила тяжести. Под ее влиянием у неподвижных тел внешняя форма приобретает форму конуса с такими элементами симметрии – $L_{\infty} \propto P$. Такая симметрия присуща и цветку ромашки, и вулканическому конусу. Движущиеся тела приобретают форму с билатеральной симметрией, которой свойственна лишь одна плоскость симметрии. В мире кристаллов их формы подчиняются законам евклидовой геометрии. Совсем другое мы увидим, когда перейдем к формам живых организмов. Пространство живых организмов не может быть евклидовым хотя бы потому, что в нем нет тождественности правизны и левизны, неизбежной для евклидоваго трехмерного пространства. В. И. Вернадский считал, что в них проявляются свойства пространства Римана.

В конце XX в. была создана еще одна, новая, система геометрии, которая получила название фрактальной геометрии. Термин фрактал¹ ввел Б. Мандельброт. Он дал такое определение: фракталом называется структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому. Пока строгого определения фракталов не существует (Исаева, 2003). «Фрактальная структура образуется путем бесконечного повторения (итерации) какой-либо исходной формы во все уменьшающемся (или увеличивающемся) масштабе по определенному алгоритму, т. е. в соответствии с определенной процедурой. Этот несложный процесс с обратной связью дает поразительно многообразный морфогенез, нередко подобный созданию природных форм. Его хорошо демонстрирует построение кривой Коха (рис. 10). Таким образом, фракталы характеризуются самоподобием, или масштабной ин-

¹ От лат. *fracctare* – «дробить, ломать»; англ. *Fractal* – «дробный».

вариантностью, т. е. единообразием в широком диапазоне масштабов» (Исаева, 2003).

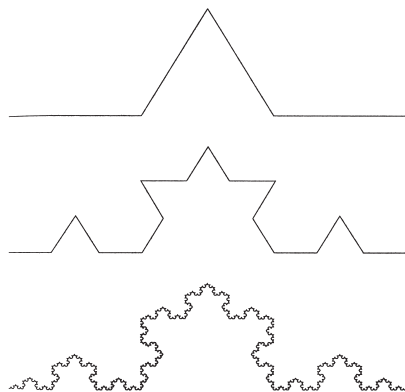


Рис. 10. Построение кривой Коха

Исследования фракталов были в начале связаны с практической задачей измерения изрезанности береговой линии. При дальнейших исследованиях фрактальными (точнее, квазифрактальными) оказались и многие другие природные явления: реки с их притоками, молнии, поверхности гор и облаков, естественные ландшафты, распределение галактик и т. д. Недаром одна из книг Б. Мандельброта названа «Фрактальная геометрия природы» (Mandelbrot, 1983).

Используя фрактальный подход, были построены множества Жюлиа, которые демонстрируют нам графический образ нелинейных дифференцированных уравнений (рис. 11). Они напоминают нам элементы ландшафта, формы живых организмов (рис. 12).

Действительно, самоподобные фигуры повсюду окружают нас в повседневной жизни. «Фрактальная геометрия дала возможность сжатого математического анализа биологических структур и процессов, недоступных описанию языком геометрии Эвклида. ... Общая черта фрактальных ветвящихся структур в живой природе – увеличение площади раздела фаз, максимальное заполнение пространства, что обеспечивает живым организмам максимизацию площади обмена с окружающей средой и соответству-

ющую интенсификацию метаболизма при минимизации общего объема (принцип минимакса). В этом – биологическая функция фрактальных структур, создающих огромное разнообразие биологической формы и функции. Именно фрактальная размерность представляет собой показатель, меру заполнения пространства фрактальной структурой» (Исаева, 2003).

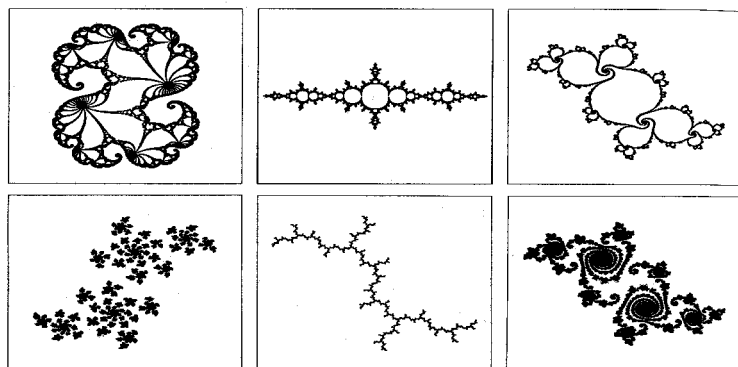


Рис. 11. Примеры множеств Жюлиа (по Исаева, 2003)

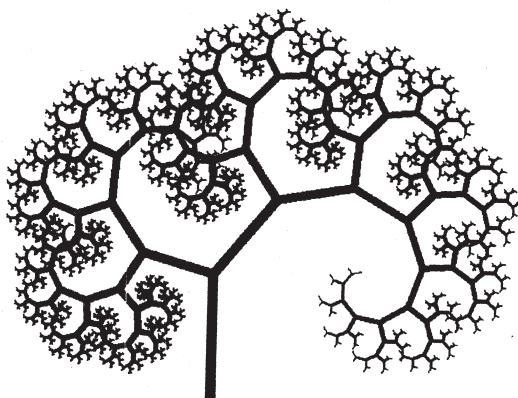


Рис. 12. Асимметричное фрактальное дерево (Mandelbrot, 1983)

Итак, анизотропность биосферы В. И. Вернадский (1977) видел в первую очередь в том, что в ней в пространства евклидовой трехмерной геометрии косных естественных тел

дисперсно включены бесчисленные мелкие римановские пространства живого вещества. Связь между ними поддерживает только непрерывным биогенным током атомов. В настоящее время исследования фракталов и хаоса в биологии охватывают все новые уровни организации живого вещества (от молекул до экосистем), раскрывая нам все новые и новые горизонты в проявлениях симметрии в косной и живой природе, помогая понять присущую ей организованность.

Изучение времени. Измерение геологического времени существенно отличается от астрономического исчисления, на котором построена та система временных единиц (год, месяц, сутки, час, минута, секунда), которая используется в повседневной жизни. Для исчисления геологического времени длительных биосферных процессов А. Е. Ферсман и В. И. Вернадский (Вернадский 1960) указали следующие планетные процессы: геологические, геофизические, геохимические, радиоактивные, магнитные, культурно-исторические процессы. Эволюционный процесс изменения видов организмов. Смена поколений организмов, самый основной и первоначальный метод измерения времени в человеческом обществе и в мире живых организмов.

Некоторые из этих процессов использованы для построения хронологических шкал, широко используемые при изучении длительных биосферных процессов. Среди наиболее известных и широко применяемых относительная геохронологическая шкала, в основе которой лежит смена видов в эволюционном процессе; абсолютная геохронология, базирующаяся на радиоактивных процессах; магнитостратиграфия, основанная на изменении магнитного поля Земли. Палеогеографический метод в стратиграфии построен на изучении изменений физико-географических условий прошлого.

Семинар 5.1.

Вопросы для обсуждения

1. Механизм зонной плавки по Виноградову как процесс выделения геологических сфер планеты.

2. Придумайте формы таблиц, в которых были бы отражены:
 - все внешние влияния на биосферу;
 - влияния, обусловленные особенностями Земли как планеты.Заполните ее.
3. В чем Вы видите воздействие сил гравитации на формирование естественных тел в биосфере и на характер протекающих в ней процессов?

Семинар 5. 2

Вопросы к контрольной работе

1. Что такое симметрия?
2. Кто является родоначальником кристаллографии в России?
3. Дайте определение симметричной фигуры.
4. Приведите примеры равной и зеркальной симметрии.
5. Что понимается под симметрией подобия?
6. Что такое антисимметрия?
7. Что такое плоскость и ось симметрии?
8. Что такое порядок оси симметрии?
9. Что такое центр симметрии?
10. Что такое криволинейная симметрия?
11. Что означает правило нарушения зеркальной симметрии в мире живого, установленное Л. Пастером?
12. Сформулируйте 2-й принцип симметрии, носящий имя П. Кюри.
13. В чем проявляется принцип антисимметрии в образовании рельефа земной поверхности?
14. Какие два вида симметрии встречаются на нашей планете чаще всего, почему?
15. Особенности фрактальной симметрии, применение ее в естествознании.

Вопросы для обсуждения

1. Что послужило основанием для В. И. Вернадского считать пространство, свойственное живому веществу, римановским?

2. Почему, с Вашей точки зрения, именно у живого вещества проявляется диссимметрия?

3. Фрактальность биосферы.

Доклад

О книге И. И. Шафрановского «Симметрия в природе». Л.: Недра, 1985. 167 с. (Явления симметрии вокруг нас и зачем нам важно их исследовать?)

Литература

Виноградов, 1967; Чижевский, 1976; Колчинский, 1990; Шафрановский, 1985; Урманцев, 1974.

Основные свойства биосферы как системы

В. И. Вернадский «воспринимал Землю ... как одну из планет Солнечной системы, находящуюся в непрерывном материально-энергетическом взаимодействии с Космосом»

А. В. Лано

Основные свойства биосферы как системы (открытость, полуизолированность, динамичность, неравновесность, нелинейность) определяются ее взаимодействием с окружающей средой (космосом и недрами Земли) и характером внутренних взаимодействий составляющих ее элементов.

Полуизолированность

Частичная изолированность биосферы от непосредственного влияния космоса возникла под влиянием магнитного поля Земли. Это поле по своей структуре и динамическим свойствам подразделяется на постоянное (основное) и переменное. Постоянным называют такое магнитное поле, которое освобождено от всех кратких вариаций (с периодом до года). Оно, конечно, тоже меняется, но период изменений у него очень большой – миллионы лет.

Причин появления постоянного магнитного поля Земли несколько. Во-первых, оно возникает в результате вихревых токов в расплавленном ядре Земли на границе его с мантией. Кроме того, определенный вклад вносят неоднородности распределения в глубоких слоях земного шара магнитных минералов. Величина переменного поля не превышает 2% величины постоянного магнитного поля, но оно оказывает большее влияние на живое вещество, о чем будет сказано в одном из следующих разделов. Значение геомагнитного поля Земли для биосферы заключается в том, что именно оно, взаимодействуя с высокими слоями атмосферы, образует сложный своеобразный фильтр, защищающий живое вещество от губительного влияния космоса. Именно благодаря геомагнитному полю образовались внешние защитные уровни биосферы, которые превратили ее в полузамкнутую от космического пространства систему. К ним относятся:

- 1-й защитный уровень – магнитопауза. Ее верхняя граница расположена на расстоянии 1 млн км от центра Земли. Ширина этой зоны около 200 км. От Солнца к Земле идет так называемый солнечный ветер – поток элементарных частиц и плазмы, несущих огромное количество электромагнитной энергии. При встрече с магнитным полем Земли с солнечной стороны образуется фронтальная ударная волна, а на ночной – шлейф солнечного ветра протягивается примерно на 1 000 земных радиусов. Благодаря магнитным силовым линиям, солнечный ветер как бы обтекает магнитопаузу, и биосфера Земли защищена от непосредственного воздействия потока солнечной высокотемпературной плазмы. Луна и Марс не имеют собственного магнитного поля, и потому их поверхность подвержена сильному воздействию солнечного ветра (установлено, что на Луне поверхностный слой пыли под его влиянием спекся в губчатую массу).

- 2 и 3-й защитные уровни – внешний (на высоте около 15 000 км) и внутренний (12 000–1 500 км) радиационные пояса. В местах больших магнитных аномалий геомагнитного поля внешний радиационный пояс может опускаться до 1 000 км, а внутренний до 320 км. Эти пояса задерживают ту часть корпускулярного излучения Солнца, которая проникла через магнито-

паузу у геомагнитных полюсов Земли. Внешний радиационный пояс задерживает электроны, а внутренний – протоны.

- 4-й защитный уровень, расположенный у нижней границы протоносферы (около 1 200 км), задерживает жесткое, гамма- и рентгеновское излучение Солнца.

- 5-й защитный уровень – ионосфера (1 200 – 100 км) – поглощает жесткое ультрафиолетовое излучение.

- 6-й защитный уровень – мезопауза (100 – 85 км) – поглощает ионизирующее излучение благодаря разложению молекулярного кислорода и водорода на атомарный.

- 7-й защитный уровень – озоновый экран (50–10 км) – поглощает мягкое ультрафиолетовое излучение.

- 8-й защитный уровень располагается у верхней границы тропосферы на высотах 8–9 км, где пары воды и углекислый газ задерживают длинноволновое тепловое излучение, идущее от поверхности Земли. Этот защитный уровень не дает переохладиться биосфере.

Итак, сложный фильтр, состоящий из 8 защитных уровней, пропускает в биосферу из всего спектра солнечного и космического излучения только ту видимую часть спектра, которая важна для фотосинтеза растений и поддерживает температуру в биосфере в строго определенных рамках. Этим, несмотря на открытый характер системы биосферы, создается ее определенная изолированность от непосредственного влияния космоса. Собственно этим и были созданы условия для появления и развития живого вещества. Оно, в свою очередь, создало механизм замедления энтропии. В результате, в биосфере стали удлиняться циклы трансформации энергии, происходит локальная концентрация солнечной и эндогенной энергии, что позволило создавать запасы ее впрямь на десятки и сотни миллионов лет. В процессе эволюции живого вещества появился своеобразный «усилитель мощности», в качестве которого выступает человеческий труд (Подолинский, 1991).

Влияние процессов, происходящих на Солнце

Система электрических токов в ионосфере Солнца и в окружающем Землю космическом пространстве наводит переменную

составляющую магнитного поля Земли. Среди вариаций этого переменного магнитного поля различают:

- солнечно-суточные вариации с периодом 27 дней. Максимум эти вариации достигают в период летнего солнцестояния, минимума – в период зимнего солнцестояния. При солнечной активности они могут возрастать на 100%;

- лунно-суточные вариации. Их интенсивности меньше солнечно-суточных (не более 10–15%). У них в сутках два максимума и два минимума, и интенсивность зависит от расстояния от Луны до Земли;

- магнитные бури на Солнце связаны с изменением количества пятен на Солнце, так называемых чисел Вольфа. Колебания солнечной активности имеют период 2000–1800 лет, 600–400 лет, 90–60 лет, 22–11 лет.

Переменное магнитное поле Земли создает периодичность процессов в биосфере. Оно влияет на все процессы, происходящие на Земле и в биосфере. Это влияние колебаний переменного магнитного поля Земли на живое вещество было установлено в работах А. Л. Чижевского. Одна из его работ весьма символично названа «Земное эхо солнечных бурь» (Чижевский, 1976). Такое влияние на живое вещество прослеживается в сопряженности изменений переменного магнитного поля Земли и ряда биологических явлений (например, колебаний численности животных, насекомых; повторяемости эпидемий и эпизоотий; массовых внесезонных миграций животных и насекомых). Изменения геомагнитного поля приводят к нарушениям ритмики внутренних процессов у человека. С повышением геомагнитного поля возрастает число случаев заболеваний оспой, дифтеритом, коклюшем, полиомиелитом, сердечно-сосудистыми заболеваниями.

Потоки энергии

Энергетически биосфера взаимодействует с космосом и недрами Земли: через ее верхнюю и нижнюю границы постоянно проходят потоки экзогенной и эндогенной энергии, причем поток экзогенной энергии на два порядка превосходит эндогенный. Поскольку температура биосферы остается постоянной, то это означает, что в свою очередь из биосферы тоже идут потоки энергии

в космос и недра Земли. Иными словами, между космосом, биосферой и недрами Земли совершается ряд круговоротов энергии.

Экзогенный поток энергии. Генератором этого потока является Солнце (космическое излучение на несколько порядков меньше лучистой энергии Солнца). На внешнюю границу атмосферы (магнитопаузу) каждую секунду на 1 см^2 приходится $13,95 \times 10^5$ эрг лучистой энергии. Три четверти этой энергии идет на нагревание верхней атмосферы, и после ряда преобразований она рассеивается в мировом пространстве. До биосферы доходит лишь $3,49 \times 10^5$ эрг лучистой энергии. С поступившей в биосферу экзогенной энергией происходит целый ряд превращений. Возникает длинная цепочка переходов одного вида энергии в другой (см. ниже).

Тепловое излучение Земли. На земную поверхность падает коротковолновая радиация Солнца. Земля, поглотив ее, излучает уже длинные волны. Образно говоря, земной шар представляет собой огромный трансформатор, преобразующий волны малой длины в волны большой длины. Не будь атмосферы, тепловое излучение Земли целиком уходило бы в мировое пространство и средняя температура земной поверхности вряд ли превышала бы -19° . На земной поверхности, благодаря полученной энергии, осуществляется фотосинтез зелеными растениями. В среднем в биосфере на фотосинтез используется лишь 0,1 – 0,2% годовой солнечной радиации (Колчинский, 1990).

Потоки энергии в атмосфере подробно рассмотрены С. Н. Калесником (1947). Он указывает, что на внешнюю границу биосферы в целом поступает в сутки 700 кал/см^2 . Из этого количества только 27% (189 кал) доходит до земной поверхности. В космическое пространство облаками отражается 33% (231 кал). Рассеивается в атмосфере 25% (175 кал), из них 9% (63 кал) уходит в космос, а 16% (112 кал) доходит до земной поверхности. 15% (105 кал) прямой солнечной радиации идет непосредственно на нагревание атмосферы. Таким образом, из поступившей солнечной энергии 42% (294 кал) отражается в космос, 43% (301 кал) достигает поверхности земли (суши и водной глади) и лишь 15% (105 кал) идет на нагревание атмосферы.

От поверхности Земли в атмосферу в сутки с каждого квадратного сантиметра поверхности уходит 840 кал длинноволнового теплового излучения. Этот поток частично формируется за счет преобразования коротковолнового излучения Солнца в длинноволновое и частично за счет теплового потока, идущего из недр Земли. Основная часть этого длинноволнового излучения идет на нагревание атмосферы (784 кал) и лишь 8% (56 кал) уходит через тепловое окошко в космос. Следовательно, атмосфера нагревается, главным образом, за счет длинноволнового теплового излучения Земли и лишь частично (11%) за счет лучистой энергии Солнца. Кроме того, с поверхности Земли в атмосферу идет поток энергии вместе с парами воды (в виде скрытой теплоты парообразования). Этим способом переносится 133 кал. У поверхности Земли часть лучистой энергии Солнца преобразуется в результате фотосинтеза в биогеохимическую энергию (см. ниже). Часть тепловой энергии расходуется в зоне выветривания на минералообразование и тем самым консервируется. Из нагретой атмосферы идут два потока тепловой энергии: один уходит в космос (350 кал), а другой направлен к поверхности Земли (672 кал).

Живое вещество принимает самое непосредственное участие в круговоротах экзогенной энергии в биосфере. Оно нашло способ удлинять цикл трансформации энергии в биосфере и концентрировать солнечную энергию, запасая ее впрямь на сотни миллионов лет. «С энергетической точки зрения появление и развитие биосферы на Земле следует рассматривать как возникновение грандиозного процесса постоянного накопления запаса превратимой энергии в поверхностной оболочке Земли и тем самым направленного процесса уменьшения "производства" непревратимых форм энергии в земной природе» (Хильми, 1966). Это и есть замечательный механизм замедления энтропии в биосфере, созданный живым веществом.

Такая концентрация и накопление запаса солнечной энергии происходит за счет фотосинтеза, при котором создается большая растительная масса, часть которой захороняется в виде торфа и углей. Кроме того, в зоне выветривания горных пород из слюды и полевых шпатов образуются при участии живого вещества глини-

стые минералы. Этот процесс идет с поглощением тепла. Тем самым происходит консервация и накапливание солнечной энергии в толще осадочных пород в виде геохимической энергии. Круговорот воды в биосфере приводит к появлению текучих вод. Они дробят горные породы. При дроблении кинетическая энергия падающей воды переходит в поверхностную энергию песчинок и дисперсных частиц. Так еще часть солнечной энергии консервируется в обломочных породах. В целом всеми способами в недрах Земли консервируется примерно около 1% экзогенной энергии. В дальнейшем в недрах Земли при процессах метаморфизма запасенная впрок солнечная энергия выделяется. Такой перенос солнечной энергии в недра Земли и включение его в энергетику эндогенных процессов был назван *большим круговоротом солнечной энергии* (Белов, Лебедев, 1964; Колчинский, 1990).

Эндогенный поток энергии. Генератором его является мантия. Значение теплового потока из недр Земли на ее поверхность очень изменчиво: от 38,47 эрг/см² с до $3,5 \times 10^5$ эрг/см² с. В среднем на суше – 59, 8 эрг/см² с, в вулканических областях – 90,33 эрг/см² с, а на море – 66,91 эрг/см² с. Эндогенная тепловая энергия происходит из разных источников (гравитационная энергия, полученная при образовании Земли и дальнейших ее преобразованиях; та геохимическая энергия, которая выделяется при метаморфизме осадочных пород в недрах Земли, когда глинистые минералы и обломочные породы вновь переходят в полевые шпаты и слюды с выделением тепла; энергия, получившаяся при распаде радиоактивных элементов; ротационная энергия, выделенная при изменении скорости вращения Земли (Шипунов, 1980)). Кроме того, в недрах Земли, в подземной биосфере, также происходит концентрация и консервация энергии. Этот процесс идет благодаря жизнедеятельности термофильных микроорганизмов, конечными продуктами которой становятся газообразные и жидкие углеводороды.

Отмеченные процессы концентрации и консервации экзогенной и эндогенной энергии еще находятся в начальной стадии изучения. «Однако сама попытка связать процессы эволюции живого с геологическими процессами осадкообразования, тек-

тогенеза, орогенеза и магматизма может оказаться перспективной для познания основных тенденций в эволюции биосферы и прилегающих к ней других поверхностных оболочек Земли» (Колчинский, 1990). Самое главное – через нижнюю границу биосферы в нее непрерывно идет из недр Земли тепловой поток, а из биосферы в недра Земли поступает в законсервированном виде солнечная энергия (см. выше).

Итак, биосфера через верхнюю и нижнюю границы непрерывно обменивается потоками энергии с космосом и недрами Земли.

Потоки вещества

Потоки вещества постоянно идут через верхнюю и нижнюю границы биосферы. *Через верхнюю границу* в биосферу поступает космическое вещество в виде космической пыли и метеоритов (ежегодно около $2,56 \times 10^6$ т). Конечно, по сравнению с массой Земли ($5,976 \times 10^{21}$ т), это количество поступающего космического вещества невелико. Но в известной мере оно сглаживает потери наиболее легких газов (водорода и гелия), которые через верхнюю границу улетучиваются в космическое пространство. Эти легкие газы не может удержать земное притяжение. Поэтому в составе воздушных масс биосферы и наблюдается малое содержание этих двух наиболее распространенных в Космосе газов. Гелий получается при радиоактивном распаде элементов, а водород в верхних слоях атмосферы освобождается из молекул воды под влиянием ультрафиолетового излучения. *Через нижнюю границу* биосферы проходят более мощные потоки вещества. Из недр земли по тектоническим разломам идут газы, жидкие флюиды, а в вулканически активных зонах, извергаются массы расплавленных горных пород. Образование этих восходящих потоков связывают с *глубинной дифференциацией* вещества нашей планеты. Ведущую роль в ней играет особый природный механизм, названный А. П. Виноградовым зонной плавкой. Мы подробно обсуждали его выше

Динамичность, неравновесность и нелинейность

В первой трети XX в. в научный обиход еще не вошли такие понятия, как неравновесные нелинейные системы. Не была еще создана и наука синергетика, изучающая такие системы. Поэтому для описания свойств, присущих им, В. И. Вернадский предложил термин «организованность». «Организованность не есть механизм. Организованность резко отличается от механизма тем, что она находится непрерывно в становлении, в движении всех ее самых мельчайших материальных и энергетических частиц. В ходе времени – в обобщениях механики и упрощенной модели – мы можем выразить организованность так, что никогда ни одна из ее точек (материальная и энергетическая) не возвращается закономерно, не попадает в то же место. В ту же точку биосферы, в какой когда-нибудь была раньше. Она может в нее вернуться лишь в порядке математической случайности, очень малой вероятности. ... Организованность биосферы – живого вещества – должно рассматриваться как равновесия подвижные, все время колеблющиеся в историческом геологическом времени около точно выражаемого среднего. Смещения или колебания этого среднего непрерывно проявляются не в историческом, а в геологическом времени. В течение геологического времени в круговых процессах, которые характерны для биогеохимической организованности, никогда какая-нибудь точка (например, атом или химический элемент) не возвращается в зоны веков тождественно к прежнему положению» (Вернадский, 1977). По сути это и включено в современное понимание самоорганизации.

Для системы, которой присуща самоорганизация, можно предложить такой художественный образ. Вы летите на самолете, управляемом автопилотом. Если понаблюдать за курсом корабля, то можно заметить, что нос корабля все время чуть-чуть отклоняется то вверх, то вниз. И каждый раз автопилот возвращает нос самолета к тому курсу, который ему был задан. Роль «автопилота» в поддержании организованности, которая присуща биосфере, выполняет живое вещество.

Семинар 6

Вопросы для обсуждения

1. Расскажите о характере трансформаций лучистой энергии в биосфере. Какую роль в этих трансформациях играет атмосфера, живое вещество?

2. В чем заключается механизм уменьшения энтропии в биосфере?

3. Нарисуйте 8 защитных уровней в виде таблицы

<i>№ пп</i>	<i>Природа уровня</i>	<i>Расстояние от Земли</i>	<i>Роль в защите биосферы</i>

4. Каким образом магнитное поле Земли определяет полуизолированность биосферы и формирует ее защитные уровни?

Литература

Белов, Лебедев, 1964; Вернадский, 1969; 1988; Виноградов, 1967; Колчинский, 1990; Лапо, 1979; Маргалеф, 1992.

Внутреннее строение биосферы

«Биосфера не случайна, (она) имеет определенное строение, сопряженное с явлениями жизни»

В. И. Вернадский

После рассмотрения системы в целом переходят к анализу ее внутренней структуры. В начале устанавливается иерархия составляющих ее элементов. Далее рассматривают каждый элемент и выявляют характер связей между ними. В иерархии элементов биосферы намечается следующая последовательность:

**Химические элементы → химические соединения →
вещества → естественные тела**

Для понимания внутреннего строения биосферы нам достаточно рассмотреть уровень вещества и уровень естественных тел.

Вещества, слагающие биосферу

В. И. Вернадский показал, что в биосфере присутствует семь типов вещества, которые различаются своим происхождением.

Космическое вещество с момента формирования нашей планеты слагает ее каменное тело. Это вещество образовалось в условиях, чуждых нашей планете, и после ее образования попадает в биосферу в виде космической пыли и метеоритов. Химический состав мантии Земли и каменных метеоритов практически одинаков.

Радиоактивное вещество, т. е. находящееся в радиоактивном распаде. Именно за счет распада радиоактивного вещества формируется естественный фон радиации в биосфере.

Рассеянные атомы, которые непрерывно создаются под влиянием космических излучений в виде отдельных изотопов. Ими пронизано все вещество биосферы.

Косное вещество возникло из космического вещества мантии Земли в тех земных процессах (глубинная дифференциация), в которых живое вещество не участвовало.

Живое вещество – это совокупность всех живых организмов. По своим свойствам оно резко отличается от всех других типов вещества биосферы. В первую очередь различие выражается в явлениях симметрии (см. раздел «Основные свойства биосферы...»), создавая непродолимую грань между косным и живым веществом. Вы подробно изучали роль живого в курсе экологии и других предметах.

Биогенное вещество – это вещество, которое создается и перерабатывается жизнью. После его создания живые организмы в нем мало деятельны. К этому типу вещества относится торф, каменный уголь, органогенные известняки, радиоляриты.

Биокосное вещество создается одновременно живыми организмами и косными процессами. Им слагается атмосфера, почти все океанические и другие воды биосферы, почва, кора выветривания, да и сама биосфера в целом является биокосным естественным телом. Характерно, что в биокосном веществе, благодаря участию в его создании живого вещества, может изменяться

изотопный состав химических элементов, по сравнению с соотношениями тех же изотопов в косном веществе.

Итак, рассмотренные семь типов вещества биосферы различаются геохимической историей атомов, слагающих их, массой и той ролью, которую они играют в биосфере. **Косное, биокосное и биогенное вещества** слагают основной каркас естественных тел биосферы, на их долю приходится наибольшая масса. **Живое вещество** в каждый данный момент по весу составляет всего десятые доли процента от общей массы биосферы. Но его роль чрезвычайно велика. При его участии созданы огромные массы биокосного и биогенного вещества, слагающие основную часть биосферы. Только живое вещество обладает способностью превращать лучистую энергию Солнца и химическую энергию литосферы и неорганических соединений в биогеохимическую, концентрируя и создавая запасы превратимой энергии впрок. Это ведет к уменьшению энтропии в биосфере и обуславливает ее необратимую эволюцию. **Радиоактивное вещество** по своей массе значительно меньше живого вещества. Но оно создает тот естественный фон радиации в биосфере, вариации которого порождают изменчивость живого вещества, предпосылку для эволюции живых организмов, а в конечном счете и всей биосферы.

Наряду с семью типами вещества, В. И. Вернадский различает и четыре разных формы нахождения химических элементов, через которые они проходят в течение хода времени и которые определяют их историю.

1. Горные породы и минералы, среди которых преобладают стойкие и неподвижные молекулы и кристаллы.

2. Магмы – вязкие смеси газов и жидкостей, находящиеся в состоянии подвижной смеси диссоциационных атомных систем, в которых отсутствуют и кристаллы, и молекулы.

3. Рассеяния элементов, когда отдельные элементы находятся в свободном состоянии, отделенными друг от друга. Возможно, они при этом являются в некоторых случаях ионизированными или потерявшими часть своих электронов. Это особое состояние атомов, отвечающее лучистой материи М. Фарадея и У. Крокса.

4. Живое вещество, в котором состояние атомов неясно. Очень вероятно, что в живом организме, помимо изотопов, играет известную роль симметрии атомов (симметрия атомных полей). Формы нахождения атомов играют в неоднородных равновесиях ту же роль, как другие независимые переменные – температура, давление, химический состав, физическое состояние вещества.

К этим четырем формам следовало бы добавить пятую – смеси газов, образующих атмосферу.

Естественные тела биосферы

Эти семь типов вещества порознь или совместно, в разных соотношениях, образуют множество естественных тел биосферы, которые, в свою очередь, могут рассматриваться как разные системы, обладающие собственной иерархией. Эти естественные тела весьма значительно различаются между собой как по размерам, сложности строения, так и по той роли, которую они играют в строении биосферы. В настоящее время наиболее хорошо изучены естественные тела биосферы низших рангов (минералы, горные породы, формации горных пород, почвы, ландшафты, различные живые организмы, экосистемы и т. д.). Это великое множество естественных тел исследовалось и исследуется отдельными естественными дисциплинами (минералогией, петрографией, литологией, почвоведением, биологией, экологией и многими другими). Такой интерес к естественным телам низшего ранга объясняется просто. Изучать их всегда проще, по сравнению с более сложноустроенными телами высших рангов иерархии, а результаты таких узкоспециальных исследований всегда повышали эффективность практической деятельности людей (имели практическое значение).

При изучении сложных систем, которым свойственно иерархическое строение, цели и задачи всегда ставятся сверху вниз. Именно так в 20-е гг. XX столетия поступил В. И. Вернадский. Повторим цель: «описать геологические проявления жизни, дать картину совершающегося вокруг нас планетного процесса» (1960). Движение же к поставленной цели всегда происходит снизу вверх: при целенаправленном синтезе (обобщении) эмпирических данных о естественных телах более низких рангов. Когда не

хватает имеющихся эмпирических данных, чтобы решить задачу, поставленную сверху, то, исходя из нее, ставят специальные исследования для получения недостающих данных.

К естественным телам глобальной размерности относятся: часть атмосферы, расположенная ниже озонового слоя, Мировой океан, наземная ландшафтная оболочка, распространенная на континентах и островах, и литосфера до глубин 8 км. Эта часть литосферы включает слой осадочных пород, а также часть гранитного и базальтового слоя. Эти тела не являются чем-то застывшим и неизменным. Каждое из них непрерывно как-то преобразуется. Некоторые из преобразований присущи только одному естественному телу глобальной размерности. Другие охватывают несколько тел.

Внутреннее строение каждого из этих естественных тел глобальной размерности рассматривается в специальных дисциплинах (учение об атмосфере, учение о гидросфере, ландшафтоведение и в таких геологических науках, как минералогия, петрография, литология, тектоника). Нас же будет интересовать несколько иное. Какие особенности имеет каждое из этих естественных тел глобальной размерности? Как из их пространственного соседства возникают взаимодействия? В чем они выражаются? Каков вклад каждого из них в биосферные процессы? Роль живого?

Литосфера

Размер. Мощность слоя осадочных горных пород колеблется от 0 до 16 км, мощность гранитного слоя от 24–26 км (на континентах) до 0 (в океанах). Поэтому в нижнее тело биосферы (литосферу) в разных ее частях входят все три слоя земной коры. Литосфера отделяет остальные тела биосферы от внутренних частей планеты, являясь тем субстратом, на котором они располагаются.

Состав. Литосферу слагают все типы веществ, присущих биосфере, но явно преобладают косное и биокосное, особенно если рассматривать гранитный слой как следы былых биосфер. Живое вещество в этом теле биосферы представлено исключительно термофильными микроорганизмами, о значительной массе которых судим по результатам их жизнедеятельности в виде залежей в земной коре газообразных и жидких углеводородов.

Главнейшие процессы. Литосфере свойствен особый набор *геологических и геохимических процессов*. Ведущим среди них, по-видимому, следует считать глубинную дифференциацию вещества мантии планеты. Именно с этим процессом связаны все остальные. К литосфере приурочено последнее звено большого круговорота солнечной энергии. Именно в нем при метаморфизме и переплавлении осадочных пород высвобождается значительное количество законсервированной солнечной энергии, пополняя энергетику глубинных процессов. Литосфере присущ и своеобразный *биогеохимический процесс*, в котором участвуют термофильные микроорганизмы, продуктом жизнедеятельности которых являются месторождения нефти и газа в ее недрах. С преобразованиями, идущими в глубине литосферы, связаны и возникающие в ней тектонические движения, которые приводят к опусканиям, поднятиям или к горизонтальному перемещению отдельных участков земной коры, создавая первичный тектонический рельеф. В результате меняется пространственное распределение суши и моря на земной поверхности, вырастают наземные и подводные хребты. Все это влияет на характер циркуляции воздушных и водных масс.

Итак, литосфера играет важную биосферную роль. Она тот базис, на котором располагаются все остальные естественные тела, и источник всех химических элементов, участвующих в строении биосферы. В недрах литосферы зарождаются геологические процессы, которые так или иначе влияют на ход развития всей биосферы.

Атмосфера

Размеры. В это естественное тело биосферы, располагающееся непрерывным слоем по ее периферии, входит только нижняя часть атмосферы Земли (до озонового слоя, лежащего на высотах 10–50 км). Но в этом нижнем слое атмосферы сосредоточено 87,5% ее массы.

Состав. Вся атмосфера в основном сложена газообразным биокосным веществом. Количество живого вещества по сравнению с газами очень невелико и сосредоточено у поверхности

Земли. В составе атмосферного вещества выделяют две группы компонентов (постоянные и переменные). К постоянным относятся газы, встречающиеся почти всегда в одинаковых процентных соотношениях (табл. 1).

Таблица 1

Главные постоянные компоненты атмосферы Земли
(по М. М. Ермолаеву, 1975)

Газ	Содержание, %	
	Вес	Объем
Азот	75,53	78,09
Кислород	23,14	20,95
Аргон	1,28	0,93
CO ₂	0,05	0,03
Неон	$1,8 \times 10^{-3}$	< 0,001
Криптон	$1,0 \times 10^{-4}$	< 0,001
Ксенон	$8,0 \times 10^{-6}$	< 0,001
Гелий	$5,24 \times 10^{-4}$	< 0,001
Водород	$5,0 \times 10^{-5}$	< 0,001

К переменным компонентам принадлежат те газы, содержание которых от места к месту меняется в широких пределах (в зависимости от температуры, близости моря, техногенной деятельности и ряда других факторов). К их числу относится в первую очередь *парообразная вода*, содержание которой в зависимости от температуры меняется от 0,025 до 80,61 г/кг. Далее идут компоненты, поднятые с поверхности Земли и постепенно на нее осаждающиеся: *пыль*, поступившая в результате бурь и ураганов (за одну черную пыльную бурю может быть поднято порядка $1,5 \times 10^{13}$ г почвы), а также пыль, выброшенная химическими и металлургическими предприятиями; *сажа* (в современных промышленных городах выпадает до 1,35 кг/м² сажи в год); *вулканический пепел*, разносимый по всему земному шару; *космическая пыль*, поступающая в биосферу из космоса и постепенно осаждающаяся на поверхность Земли (в среднем ее выпадает $2,56 \times 10^{12}$ г ежегодно); *пыль от термоядерных взрывов* (только в период с 1948 по 1955 гг.

поступило около $6,5 \times 10^{13}$ г радиогенной пыли, содержащей Sr^{90}); морская соль, которая попадает в атмосферу с брызгами морской воды (вносимые таким способом соли по количеству сопоставимы с поступлением солей в океан с речными водами).

Живое вещество в атмосфере не образует сплошной пленки, а представлено в основном рассеянными микроорганизмами, «плавающими» в воздухе. Количество их с высотой резко сокращается. Так, если в приземных слоях в 1 см^3 может содержаться до 11 000 бактерий и до 2 000 грибов, то на высоте 3,0–3,5 км встречается в 1 см^3 всего от 4 до 11 микроорганизмов. По воздуху может разноситься пыльца растений, а также совершают перелеты насекомые и птицы. Эти перелеты, особенно птиц, удлиняют пути миграции химических элементов. Птицы в известном роде являются антиподами рек: они переносят вещества с морей и океана на континенты.

Главнейшие процессы, свойственные атмосфере, относятся к геофизическим и геохимическим. К важнейшим геофизическим процессам относится циркуляция атмосферы, а к геохимическим образование озона из молекул кислорода при воздействии на них ультрафиолетовых лучей (фотохимическая реакция). Озоновый экран представляет собой результат динамического равновесия образования и разрушения озона. Когда говорят о разрушении озонового слоя под воздействием техногенных выбросов в атмосферу фреонов и других веществ, то имеется в виду сдвиг этого подвижного равновесия в сторону более быстрого разрушения молекул озона по сравнению с его созданием. Кроме того, при грозах в результате электрических разрядов молний образуются ионы NO_3^- и NH_4^+ . Этот «постоянный источник нитратной формы азота пока остается за пределами внимания геологов, геохимиков, почвоведов и агрохимиков. Пока не оценена роль атмосферного азота ни в процессах выветривания горных пород, ни в почвообразовательном процессе, ни в питательном балансе растений» (Бгатов, 1985). На земном шаре ежегодно происходит около 70 000 гроз, с числом молний порядка 2,5 миллионов. В результате в год на 1 км^2 выпадает от 1,5 т (умеренные широты) до 3,5 – 7 т (низкие широты) азотной кислоты (Бгатов, 1985). Выпавшая вместе с каплями дождя азотная кислота вступает в об-

менные реакции с твердыми минеральными частицами почвы и переводит питательные вещества (фосфор, калий, кальций и др.) из недоступного состояния (полевые шпаты) в легкорастворимые формы, используемые растениями для питания.

Итак, атмосфере свойственно разнообразие физических состояний слагающих ее биокосных компонентов, необычность молекулярных реакций, непосредственное взаимодействие атомов с лучистой энергией Солнца. Атмосфера сыграла немалую роль в расширении поля жизни. Так, наличие озонового слоя создало условия для развития наземных организмов, а большая подвижность воздушных масс в сочетании с наличием в них паров воды привела к перераспределению тепла и влаги в биосфере, обеспечив оптимальные для жизни параметры этой новой наземной среды обитания.

Мировой океан

Размеры. Мировой океан является одним из самых крупных естественных тел биосферы. Он занимает 71% площади поверхности Земли (361 млн кв. км), его объем равен $1,37 \times 10^{18} \text{ м}^3$, средняя глубина около 4 км. В нем сосредоточено 59,8% всей воды, находящейся в биосфере (табл. 2).

Состав. Морская вода представляет собой тело, сложенное в основном биокосным веществом, которое представляет собой первичную среду обитания живого вещества. Кроме того, в океанических водах присутствует радиоактивное вещество, поступившее с суши и из литосферы. В незначительном количестве есть космическое вещество, попадающее в океанические воды из атмосферы, а также косное вещество, поступившее из литосферы при подводной вулканической деятельности и снесенное с суши.

Живое вещество зародилось в Мировом океане. Из него оно начало свою экспансию на сушу и вглубь земной коры. Живые организмы в океане распределены весьма неравномерно, они образуют в нем пленки и сгущения. Обычно они приурочены к областям, куда достигает солнечная энергия и где есть достаточный запас биогенных элементов. Первая пленка, планктонная, располагается на поверхности океана до глубин несколько десятков метров, вторая (донная) приурочена ко дну, особенно на мелко-

водях, куда проникает солнечный свет. На океаническом дне, в полном мраке, тоже присутствует живое вещество. Но там им используется не фотосинтез, а хемисинтез.

Таблица 2

Распределение воды в биосфере и интенсивность ее обмена
(по данным М. М. Ермолаева, 1975)

<i>Естественные тела биосферы</i>	<i>Формы нахождения воды</i>	<i>Масса воды 10²¹ г</i>	<i>Интенсивность обмена, годы</i>
Мировой океан	Океаны и моря	1 374,613	3 000
Атмосфера	Пары воды в атмосфере	0,014	0,027
Ландшафтная сфера	Ледники	0,22	8 600
	Озера	0,23	10
	Воды в речных руслах	0,001	0,032
	Почвенная влага	0,082	1,0
	Подземные воды интенсивного обмена	4,0	330
Литосфера	Подземные воды замедленного обмена	56,0	5 000
	Физически и химически связанная вода континентальной коры (гранитный слой)	700,0	10 ⁶ – 10 ⁸
	Физически и химически связанная вода океанической коры (базальтовый слой)	140,0	10 ⁶ – 10 ⁸
	Всего	2 296,94	
	В том числе воды, активно участвующей в биосферных процессах	1 456,96	

В океане биомасса и продуктивность водных форм ограничивалась физико-химическими свойствами гидросферы, регулирующими содержание CO₂ в воде. Это ограничение не позволяет достигнуть значительного увеличения биомассы растительности. Для снятия этого ограничения живому веществу пришлось выйти на сушу и освоить ее, расширив тем самым зону жизни. Именно с разрешением этого противоречия связана необратимость эволюционного процесса.

В океане есть несколько сгущений живого вещества. Одно из них приурочено к контактной зоне суши и моря (как на шельфе континентов, так и у берегов островов). В нее с суши поступает большое количество органических веществ. Второй тип сгущений – это плавучие массы водорослей в открытом океане (саргассовые сгущения). Третий тип сгущений приурочен к зонам апвеллинга, где к поверхности океана поднимаются холодные глубинные воды, богатые биогенными элементами. Вне этих сгущений океанические просторы напоминают пустыню. В целом плотность живого вещества примерно в 30 раз меньше по сравнению с ландшафтной сферой (Виноградов, 1967).

Известно, что в морских водах в ничтожных концентрациях присутствуют почти все элементы таблицы Менделеева. Живые организмы океана обладают способностью извлекать из морской воды и концентрировать в своем теле отдельные элементы, повышая их содержание до 10 000 раз. К таким элементам относятся йод, многие тяжелые металлы, золото и т. д.

Главнейшие процессы. Океану присущи все типы процессов, свойственных биосфере. В нем, наряду с атмосферой, совершаются важнейшие для биосферы геофизические процессы. В них океан в силу своих огромных размеров выполняет роль весьма инерционной системы, сглаживающей температурные колебания на поверхности Земли. Это имеет первостепенное значение для распределения в различных частях биосферы таких параметров поля жизни, как температура и количество влаги.

Мировой океан является начальным звеном огромного внешнего круговорота воды на земной поверхности, а именно, испаряясь с океана, вода переносится на континенты. Не меньшую роль Мировой океан играет и в переносе тепла, поскольку вся океаническая толща находится в постоянном движении по причине физического различия слагающих ее водных масс. До половины тепла между разными частями биосферы переносится морскими течениями (другая половина воздушными). Такое участие океана в обмене тепла и влаги предопределяет его значительную климатообразующую роль. Наиболее наглядный пример – Гольфстрим, роль которого в формировании климата Европы огромна. Не ме-

нее важны геохимические и биогеохимические процессы, протекающие в нем. Мировой океан является последним звеном (конечным водоемом стока) в глобальном процессе осадочной дифференциации вещества. Именно в нем образуется основная масса осадочных горных пород, которые в дальнейшем, после переплавки в недрах земли, образуют гранитное основание континентов. Океан в значительной степени регулирует газообмен в биосфере, особенно углекислоты. Кроме того, в океане наблюдается, с одной стороны, грандиозный процесс переноса углекислоты из высоких широт в низкие, а с другой – еще более грандиозный процесс истощения CO_2 из атмосферы и водных масс и ее перевод в твердые осадки (карбонаты), которые захороняются на дне океана. Время пребывания CO_2 в атмосфере составляет около 5 лет, а среднее время достижения атмосферной CO_2 придонных слоев океана – от 200 до 2 000 лет. О масштабности этих процессов свидетельствует и распределение углерода между отдельными частями биосферы (табл. 3).

Таблица 3

*Распределение углерода в биосфере
(по данным А. П. Виноградова, 1967)*

<i>Объект</i>	<i>Количество углерода, в г</i>	<i>Количество углерод на единицу поверхности, в г/см²</i>
Организмы моря	$\sim 1 \times 10^{16}$	0,002
Организмы суши	$\sim 3 \times 10^{17}$	0.06
Атмосфера	$6,3 \times 10^{17}$	0,125
Океан	$3,6 \times 10^{19}$	7,5
Угли, нефти и другие каустобиолиты	$6,4 \times 10^{21}$	664
Сланцы, глины	$1,0 \times 10^{22}$	2 000
Карбонаты	$\sim 5,0 \times 10^{22}$	> 2 500

Если принять во внимание все газы, растворенные в океанической воде (вместе с CO_2), то окажется, что их объем в три раза больше объема воды океана. При равновесии газов атмосферы с океанической водой растворяется небольшая часть газов атмосферы (около 0,5% He , Ar , N_2 , O_2 и до 3 – 4% Xe). Исключение составляет CO_2 (табл. 4) (Виноградов, 1967).

Таблица 4

Состав газов атмосферы и океанической воды (в см³/л)
(по А. П. Виноградову, 1967)

Газ	Содержание в атмосфере	Содержание в океанической воде	Газ	Содержание в атмосфере	Содержание в океанической воде
N ₂	781	13	Ne	$1,82 \times 10^{-2}$	$1,8 \times 10^{-4}$
O ₂	210	2–8	He	$5,3 \times 10^{-3}$	5×10^{-5}
Ar	9,32	0,32	Kr	1×10^{-3}	6×10^{-5}
CO ₂	0,3	50	Xe	8×10^{-5}	7×10^{-6}

Насыщенность океанической воды газами регулируется температурой, соленостью, атмосферным давлением и биологическими факторами. Она подчиняется общим газовым законам. Вообще холодные океанические воды районов приполярных областей или глубокие слои океанов растворяют больше атмосферных газов и могут быть недосыщенными некоторыми из них. Теплые воды тропических областей пересыщены газами и освобождают их в атмосферу. По той же причине океан летом отдает газы в атмосферу (O₂, CO₂), а зимой поглощает их из атмосферы.

Между атмосферой и океаном происходит грандиозный процесс циркуляции CO₂. Холодными волнами полярных областей CO₂ интенсивно поглощается. Эти воды, охлаждаясь, опускаются на глубину и глубинными течениями переносятся от Арктики (Антарктики) в сторону экватора. Там они поднимаются, например у западных берегов Африки или Америки, прогреваясь, освобождаются от избытка CO₂. Океан действует как грандиозный насос, забирая CO₂ из атмосферы в холодных областях и отдавая ее в тропических областях. В результате этой циркуляции CO₂ над экваториальной областью океана создается повышение парциального давления CO₂. Равновесие CO₂ в атмосфере и гидросфере, благодаря процессам на поверхности Земли, направлено на уменьшение содержания газообразной углекислоты в гидросфере и атмосфере, на ее исчерпание из этих бассейнов, перевод в твер-

дые осадки – карбонаты. Этот направленный механизм действует непрерывно на всем протяжении геологической истории Земли.

Итак, океан, благодаря своим огромным размерам, выполняет в биосфере важнейшую средостабилизирующую функцию: придает большую инерционность всем процессам тепловлагообмена и газообмена, в которых участвует и сам.

Ландшафтная сфера

Размеры. Это естественное тело значительно меньше других естественных тел биосферы глобальной размерности. Ландшафтная сфера приурочена лишь к поверхности суши (как континентов, так и островов), которая занимает всего лишь 29% поверхности Земли (149 млн кв. км). В ландшафтную сферу входят и поверхностные воды суши в виде рек, озер и болот. В отличие от других естественных тел биосферы глобальной размерности, ландшафтная оболочка прерывиста. Толщина ее тоже невелика. От поверхности Земли она поднимается не более чем на несколько десятков метров (максимум сто метров). В глубь земли ландшафтная сфера на суше уходит на первые метры. Однако, несмотря на свои сравнительно небольшие размеры, роль ландшафтной оболочки в биосферных процессах весьма значительна. Именно в ней наиболее интенсивно протекают биогеохимические процессы.

Состав. Ландшафтная оболочка сложена всеми семью типами вещества, но для нее характерны повышенные, по сравнению с другими естественными телами биосферы, концентрации живого вещества. Местами они могут достигать многих десятков весовых процентов.

Живое вещество в ландшафтной сфере распространено в виде единой непрерывной пленки, которая охватывает как ее подземную часть (почвы), так и наземную. Лишь в озерах она может расщепляться на планктонную и бентосную пленки. Плотность распределения живого вещества в ландшафтной сфере в 30 раз выше, чем в океане. Разрежение жизни наблюдается лишь на ледниках и в пустынях, занимающих не более 10% суши. Живому веществу ландшафтной оболочки свойственна сезонность жизненной активности, отсюда и пульсирующий характер геохимических процессов, свойственных ей.

Главнейшие процессы. Ландшафтная сфера континентов, как и океан, участвует в геохимических и биогеохимических процессах. К ним относится газообмен с атмосферой (выделение O_2 и поглощение CO_2). В ландшафтной сфере этот процесс протекает более интенсивно, чем в океане. Так, по современным оценкам, в атмосферу морская и наземная растительность поставляет примерно равные количества кислорода. Но учитывая, что поверхность суши почти в 2,5 раза меньше поверхности океана, можно сказать, что на суше фотосинтез растительности протекает более интенсивно, чем в океане. Наземная растительность, ассимилируя CO_2 из атмосферного воздуха, связывает его в растительной биомассе, часть из которой потом захороняется в виде торфа, углей и т. д. Правда, в них углерода содержится на порядок меньше, чем в известняках и доломитах. Но и сам процесс связывания наземными растениями углерода примерно на порядок моложе накопления карбонатов в океане.

Грандиозным биогеохимическим процессом, присущим только ландшафтной сфере, является **почвообразование**, в результате которого формируется особое естественное тело – почва. В ней содержание живого вещества достигает десятков весовых процентов. Именно к окислительной среде почв приурочена наивысшая геохимическая энергия. В почвах наиболее интенсивно происходят процессы выветривания благодаря присутствию O_2 и CO_2 , которые выделяются в процессе жизнедеятельности почвенных организмов. Вода, всегда присутствующая в почвах, непрерывно растворяет и выносит многие химические соединения, формируя химизм поверхностных вод, а в конечном счете и солевой состав океана. Почва создает предпосылки для создания принципиально иного механизма питания зеленых растений. Если морские зеленые растения впитывают химические соединения из воды всей поверхностью своего тела, то у наземных растений создается для этого специальный орган – корневая система. В морской воде присутствует почти вся таблица Менделеева в растворенной форме той или иной концентрации. Поэтому у морских организмов для обеспечения себя необходимыми микроэлементами вырабатывается специальный механизм извлечения из морской воды нужных ком-

понентов. Он способен повышать содержание отдельных элементов в теле существа до 10 000 раз. У наземных растений поставка минеральных компонентов идет через корневую систему, и почва, образно говоря, является той самой «кухней», в которой для питания готовятся подвижные легкорастворимые соединения макро- и микрокомпонентов. В почвах геохимически устойчивые минералы материнской породы преобразуются в легко усвояемые соединения. В ландшафтной сфере геохимический состав материнских пород, особенно микрокомпонентов, весьма изменчив. Эта лежит в основе выделения биогеохимических провинций, различающихся между собой содержанием микроэлементов в почвах. Поэтому наземные растения в значительной степени зависят в своем питании от геохимии материнских пород почвы. При избытке или нехватке тех или иных микроэлементов в какой-либо биогеохимической провинции развиваются эндемические заболевания организмов, которые передаются по пищевым цепям вплоть до человека, вызывая у него дисэлементоз. Хотя эндемические заболевания были известны давно, но дисэлементоз, вызывающий многие тяжелые болезни людей, привлек к себе внимание медиков только в последние годы (Терпугова, 2001).

В ландшафтной сфере начинается литогенез, заканчивающийся в океанах (см. ниже), а также происходит консервация части солнечной энергии (в торфе, углях, глинистых минералах).

Итак, ландшафтной сфере присуща наиболее высокая геохимическая активность. Именно в ней в наивысшей степени реализуется биогеохимическая функция живого вещества.

Процессы, свойственные естественным телам биосферы

Любое естественное тело, о котором говорилось выше, не является чем-то застывшим и неизменным. Каждое из них непрерывно преобразуется. Эти преобразования воспринимаются как процессы², происходящие в естественных телах. В биосфере, в

² В науке под процессом понимается закономерная, последовательная смена следующих друг за другом моментов развития чего-либо, в котором происходит взаимодействие определенных элементов, составляющих развивающуюся систему.

первом приближении, различают 5 основных типов процессов: геологические, геофизические, биологические, геохимические и биогеохимические. Эти типы процессов различаются, прежде всего, характером взаимодействующих в них элементов, а также своими пространственно-временными параметрами. В первом случае – это горные породы и их комплексы; во втором – водные и воздушные массы; в третьем – живые особи и их сообщества; в четвертом – химические элементы и их соединения.

Каждый из перечисленных типов объединяет большое разнообразие процессов, которые классифицируются и детально изучаются в отдельных естественных науках: геологии, учениях о гидросфере и атмосфере, биологии, геохимии и биогеохимии. Не углубляясь в дебри специальных наук, на семинарском занятии рассмотрим в общем виде процессы, которые играют наиболее существенную роль в становлении и развитии биосферы, охватывают несколько ее тел. Постараемся показать, в чем состоит их биосферная роль, какие между ними существуют взаимосвязи. Это поможет нам понять организованность биосферы.

Феномены, рождающиеся при взаимодействии естественных тел глобальной размерности

Пространственное соседство и взаимодействие тел глобальной размерности порождают три биосферных феномена – климат, литогенез и эволюция органического мира, которые так или иначе оказывают существенное влияние на каждое из взаимодействующих тел.

Семинар 7.1

Вопросы к контрольной работе

Дайте по В. И. Вернадскому определение каждого из семи типов вещества, слагающего биосферу: космического, косного, радиоактивного, рассеянного, биогенного, живого, биокосного.

Вопросы для обсуждения

1. Какие специфические процессы присущи только живому веществу? Резюмируйте свои знания с позиций биосферных процессов.

2. На каких этапах литогенеза в наибольшей степени проявляется влияние живого вещества? Привлеките Ваши знания из геологии, геохимии.

3. В чем проявляется влияние эволюции живого вещества на естественные тела биосферы?

Задания для самостоятельной работы

1. Постройте схему или таблицу по телам глобальной размерности. Сопоставьте атмосферу, мировой океан, литосферу и ландшафтную сферу по размеру, составу, живому веществу, главнейшим процессам.

2. Проанализируйте таблицу по телам глобальной размерности.

Семинар 7.2

Задания для самостоятельного проведения семинара

1. Кратко систематизируйте основы знаний о геологических, геофизических, биологических и геохимических процессах, которые Вы почерпнули из уже прослушанных дисциплин или других источников. Выделите из них те, что считаете главным для понимания хода и взаимодействия процессов, идущих в биосфере.

2. Придумайте форму представления, в которой наглядно были бы видны различия главнейших процессов: геологических, геофизических, биологических, геохимических, биогеохимических.

Семинар 7.3

Вопросы для обсуждения

1. Каковы основные факторы формирования климата при взаимодействии тел глобальной размерности?

2. Что такое гипсографическая кривая?

3. На каких этапах литогенеза в наибольшей степени проявляется влияние живого вещества и почему?

4. В чем Вы видите влияние эволюции живого вещества на естественные тела биосферы? Приведите примеры.

5. В чем сказывается влияние естественных тел биосферы на эволюцию живого вещества? Приведите примеры.

Литература

Бгатов, 1985, 1999; Будыко, 1981; Гумилев, 1993; Ермолаев, 1975; Калесник, 1947; Кузнецов, 1991; Подолинский, 1991; Перельман, Касымов, 1999; Хильми, 1966.

О регуляторной функции живого вещества

«Живое вещество поистине является одной из самых могущественных сил нашей планеты, а вызываемая ею биогенная миграция атомов представляет форму организованности первостепенного значения в строении биосферы».

«Биогеохимические функции живого вещества распространяются на всю планету ... Они определяют в планетном масштабе основное проявление жизни и являются основной химической реакцией живого вещества».

«Человек неразрывно связан в одно целое с жизнью всех живых существ, существующих или когда-либо существовавших ... Эта связь составляет часть великого геохимического явления — круговорота химических элементов, — вызванного питанием организованных существ».

В. И. Вернадский

В открытых нелинейных неравновесных системах, к которым относится биосфера, устойчивость ее функционирования и развития обеспечивается тем или иным регулятором, который осуществляет регулирование благодаря своим прямым и обратным связям с элементами, образующими систему. Как показал В. И. Вернадский, в биосфере роль такого регулятора выполняет живое вещество, благодаря своим биогеохимическим функциям. Среди последних он выделял 9 типов (табл. 5).

Таблица 5

Биогеохимические функции биосферы
(по В. И. Вернадскому, 1960 г)

<i>Биогеохимические функции биосферы</i>	<i>Исполнители биогеохимических функций</i>
1. Газовая функция. Вся совокупность газовых реакций живых веществ: $N_2 - O_2 - CO_2 - CH_4 - H_2 - NH_3 - H_2S$	Все организмы
2. Кислородная функция – образование свободного кислорода (из CO_2 и H_2O и т. п.)	Хлорофильные растения
3. Окислительная функция – окисление более бедных кислородом соединений. Имеет место для всех соединений элементов, способных в биосфере давать несколько стадий кислородных соединений (Fe, Mn, S, Cu, N, C, H)	Бактерии, большей частью автотрофные
4. Кальциевая функция – выделение кальция в виде чистых солей (простых и сложных); углекислых, щавелево-кислых, фосфорнокислых и т. п.	Водоросли (хлорофильные), бактерии, мхи (хлорофильные), одноклеточные животные (корненожки, часть радиолярий); позвоночные; водные, главным образом морские организмы, образующие кальциевые скелеты (ра-кообразные, моллюски, иглокожие, кораллы, гидроиды, брахиоподы, мшанки, позвоночные и т. д.)
5. Восстановительная функция (резко выражена для сульфатов) – создание H_2S , FeS_2 и, по-видимому, других сернистых металлов (ZnS , CuS и т. п.)	Бактерии
6. Концентрационная функция – скопление отдельных элементов из их рассеяния в окружающей среде. Это явление известно для C, Ca, N, Fe, Vn, Cu, Ba < Sr, J, V, K, Na, Si и др.	Организмы животные и растительные разных семейств – одноклеточные и многоклеточные
7. Функция разрушения органических соединений – разложение их с выделением H_2O , CO_2 и N_2	Эту функцию выполняют, главным образом, бактерии и грибы
8. Функция восстановительного разложения органических соединений, дающая H_2S , CH_4 , H_2 и т. п.	Бактерии
9. Функция метаболизма и дыхания организмов, связанная с поглощением O_2 и H_2O , выделением CO_2 , миграцией органических элементов	Все организмы

В. И. Вернадский (1960 в) считал «1) что все без исключения геохимические функции живого вещества в биосфере могут быть исполнены простейшими одноклеточными организмами, 2) что невозможен организм, который мог бы один исполнять все эти геохимические функции и 3) что в ходе геологического времени происходила смена разных организмов, замещавших друг друга в исполнении данной функции без изменения самой функции».

В современной трактовке чаще конкретизируют функции живого вещества: **энергетическую, газовую, транспортную, концентрационную, деструктивную.**

Биогенная миграция подчиняется трем **биогеохимическим принципам**, которые сформулировал Вернадский:

- 1) биогенная миграция стремится к максимальному проявлению благодаря размножению организмов;
- 2) в каждую геологическую эпоху Земля заселялась предельно полно по своему времени вследствие экспансии жизни;
- 3) эволюция биосферы идет в направлении увеличения биогенной миграции атомов из-за увеличения числа биологических видов

Не сразу все химические элементы приняли участие в биогеохимических процессах. В последние годы была выявлена последовательность их включения, что позволило создать биогенную классификацию химических элементов. Выяснился и характер круговорота в биосфере многих химических элементов и их соединений, а также и способ самоорганизации этих круговоротов. Так, постепенно стала проявляться сущность регуляторной функции живого вещества. Рассмотрим кратко результаты этих трех направлений исследований.

Историю образования живого вещества наглядно демонстрирует биогенная классификация химических элементов, предложенная В. И. Бгатовым (табл. 6). Он полагал, что химический состав современных живых организмов складывался под воздействием двух процессов.

Постоянное изменение химического состава гидро- и литосферы (сдвиг соотношения химических элементов), происходящее вследствие вулканизма и выщелачивания горных пород.

Появление генетического контроля за сохранением сложившихся соотношений между химическими элементами внутри живых организмов, ибо постоянство внутренней среды – необходимое условие их свободной жизни.

В предложенной В. И. Бгатовым биогенной классификации все элементы периодической таблицы Менделеева подразделены на два типа: биогенные, которые участвуют в метаболизме живых организмов, и абиогенные, не участвующие в нем. Биогенные элементы, в свою очередь, подразделены на пять групп, которые различаются между собой временем включения в метаболизм организмов (от ранних этапов развития живого вещества до четвертичного периода). В этой классификации не нашлось место понятию «токсичные элементы». В. И. Бгатов (1999) считает это понятие архаичным и потому не имеющим право на существование. Он подчеркнул, что «избыток любого химического элемента (будь то сера, железо, цинк или золото) в человеческом организме приводит к патологии. Это касается элементов всех групп, даже первоэлементов. Печально известная синильная кислота имеет формулу HCN , т. е. представляет собой соединение трех органогенов. Следовательно, речь можно вести только о токсичной концентрации либо о токсичных соединениях того или иного элемента» (Бгатов, 1999). Эта биогенная классификация, демонстрирующая роль отдельных химических элементов в эволюции живого вещества, помогает отобрать наиболее показательные примеры круговоротов химических элементов, приведенных ниже.

Таблица 6

Биогенная классификация элементов (по Бгатову, 1999)

Тип	Группа	Элементы	Примечания
Биогенные	Первозлементы (сквозные для всех форм жизни на Земле)	H, C, O, N	Каркасные элементы органических молекул, возникших еще в докембрии. Составляют большинство аминокислот
	Макроэлементы (сквозные для всех животных организмов)	P, S K, Na, Ca, Mg, Cl, Si	Непрерывные участники белковых молекул, ДНК и РНК. Создатели первичной, доклеточной жизни Элементы буферной системы первых одноклеточных организмов и клеточного потенциала. Первые элементы скелетного аппарата простейших организмов
	Эссенциальные элементы (сквозные для всех млекопитающих)	Fe, Cu, Zn, Mn, Cr, Se, Mo, I, Co, F	Включились в метаболизм с возникновением кровеносной системы. Участвуют в окислительно-восстановительных реакциях. Составляющие коферментов организмов
	Условно эссенциальные элементы (сквозные для отдельных семейств млекопитающих)	As, Br, Li, Ni, V, Cd, Pb	Узкоспециализированная группа элементов, «работающая» не у всех видов организмов. Некоторые входят в состав коферментов
	Брейн-элементы (сквозные для высших млекопитающих и человека)	(Au, Sn, Tl, Te, Gr, Ga)	Предположительно, участвуют в проводимости импульсов головного мозга млекопитающих. Очевидно, включились в метаболизм в четвертичном периоде

Абиогенные	Нейтральные (высокие концентрации организмы переносят достаточно безболезненно)	Al, Ti, Rb	Не заняли своего места в метаболизме животных из-за слабой реакционной способности, несмотря на широкую распространенность в литосфере
	Конкуренты (древние элементы, конкурирующие с кальцием за место в метаболизме сухопутных организмов)	Ba, Sr, Ce	Участвовали в метаболизме морских форм организмов, что и определило их дальнейшую конкуренцию в метаболизме сухопутных видов (ведущую к патологии)
	Агрессивные (относительно «молодые» элементы, к высоким концентрациям которых организмы не сумели приспособиться)	Hg, Be, Os, Bi	Элементы поздней вулканической деятельности. В связи с тем что не нашли места в метаболизме организмов, вредны в малых дозах

Примеры круговоротов в биосфере химических элементов и их соединений

Известно, что на нашей планете ограничены запасы жизненно важных химических элементов и их соединений, участвующих в биологических и биогеохимических процессах. Неограниченно долго использовать ограниченные запасы можно лишь по принципу круговорота. Именно этот принцип лежит в основе функционирования биосферы. В этом разделе рассмотрена общая схема реализации этого принципа на примере ряда химических элементов и их соединений, выполняющих в биогеохимических процессах разные функции. Критериями отбора послужили: роль химического элемента (соединений химических элементов) в трансформации и аккумуляции энергии в биосфере, занимаемое место в биогенной классификации химических элементов В. И. Бгатова, степень изученности.

По этим критериям было выбраны четыре химических элемента и одно их соединение. Это обыкновенная вода (соединение водорода и кислорода), которая играет, с одной стороны, роль всеобщего растворителя (любой биогеохимический процесс идет только в водных растворах), с другой – роль трансформатора и аккумулятора солнечной энергии, благодаря работе которого обеспечивается энергетика ряда геофизических и геологических процессов.

Далее три химических элемента (O, C, N), исполняющих роль геохимических трансформаторов и аккумуляторов свободной энергии. Эти элементы в разных процессах (фотосинтез и др.) трансформируют и запасают солнечную энергию, которая затем расходуется на поддержание биологических и биогеохимических процессов. И наконец, фосфор, который принадлежит к группе создателей первичной доклеточной жизни и неперенных участников формирования белковых молекул (ДНК и РНК).

Ниже рассмотрена лишь принципиальная схема каждого круговорота, а характер ее реализации в любой части биосферы будет свой, особенный, зависящий от своеобразия каждого места. Изучением этого своеобразия реализации принципиальных схем в разных ландшафтах занимается отдельная наука, называемая геохимией ландшафта.

Круговорот воды

Вода – это простейшее соединение водорода и кислорода, она играет в биосфере исключительную роль. Эта роль обусловлена целым рядом особенностей воды, рассмотренных ниже.

Особенности. Первая особенность воды состоит в том, что она в буквальном смысле пронизывает всю биосферу, присутствуя в виде пара в тропосфере, в жидком и твердом состоянии в гидросфере, ландшафтной сфере и литосфере. В подземной гидросфере она не только присутствует как грунтовые и подземные воды, но и заполняет все пустоты и трещины в горных породах в пленочно-волосной и капиллярной форме. Вода входит во многие горные породы либо в кристаллические решетки (кристаллизационная вода), либо в структуру молекул (конституционная вода). Особенно это касается тех горных пород, которые сформировались в зоне гипергенеза (в корях выветривания) – глины, гипс и т. д. Вот эта всепроникаемость и есть главная особенность воды как химического соединения, лежащая в основе единства биосферы.

«Вся вода земной коры представляет как бы сплошную единую водную оболочку, находящуюся в непрерывной связи, в равновесии, с одной стороны, через водные пары тропосферы, с другой стороны, через капиллярные, пленчатые воды, проникающие все твердое вещество – горные породы биосферы, стратисферы, метаморфической и гранитной оболочек, и связанную в сплошную массу гидросферу. Это единая масса воды – водного раствора – составляет несколько процентов "земной коры". Это большое планетное явление – единая масса воды» (Вернадский, 1987).

Вторая особенность воды состоит в том, что она является хорошим растворителем для очень многих веществ, которые в ней находятся в ионизированном состоянии. По существу, подавляющее большинство реакций при биогеохимических процессах идут в водных растворах (ионных или коллоидных). Благодаря этому, вода имеет исключительное значение для живого вещества. Это хорошо выражает афоризм: «Где вода, там и жизнь!» Третья особенность связана с тем, что в биосфере вода находится в трех агрегатных состояниях – твердом, жидком и газообразном. Она хороший теплоноситель: скрытая теплота плавления льда – 79,4

кал/г., а парообразования – 538,6 кал/г. Именно это ее свойство в значительной мере обеспечивает энергетику ряда экзогенных геологических и геофизических процессов.

Пути поступления и изъятия воды в биосферу. Вся вода, находящаяся на нашей планете, имеет космическое происхождение, но пути ее поступления различны. Из недр планеты при магматических процессах идет поток воды в виде газовых струй и гидротермальных растворов. Это основной источник воды, благодаря которому образовалась гидросфера. А. П. Виноградов (1967) указывает, что на поверхность Земли поступает около 7% воды от массы извергнутых из недр пород. Он приводит следующие расчеты. Вся гидросфера ($1,6 \times 10^{24}$ г) по отношению ко всем горным породам земной коры ($2,4 \times 10^{25}$ г) составляет 6,7%, т. е. не более 7%. Несколько иные цифры приводят Е. С. Гавриленко и В. Ф. Дерпгольц (1971), но они рассматривают лишь базальтоидный магматизм, который составляет только часть всех магматических процессов.

«Базальтовая магма может содержать до 12% (а на глубине – даже до 18%) ювенильной воды, т. е. воды, ранее бывшей в мантии. Общее количество воды в мантии, исходя из содержания ее в метеоритах, оценивается в $2,1 \times 10^{25}$ г (масса мантии составляет $4,1 \times 10^{27}$ г, или 68,1% всей массы нашей планеты). Таким образом, вся гидросфера Земли составляет около 12% первоначальных запасов воды в мантии. Однако вся масса воды в массе Земли ($5,977 \times 10^{27}$ г) первоначально составляла 3×10^{25} г, и наша гидросфера равна 8,4% этой величины. Условно подразумевается, что диссипация воды в пространство и поступление из него на Землю уравнивают друг друга (Гавриленко и Дерпгольц, 1971, с. 21).

Какое-то количество воды в гидросферу поступает и при окислении кислородом воздуха метана, идущего из недр Земли. Но оно не соизмеримо с выделением воды при магматических процессах. Обратите внимание на две цифры: количество воды, выделившееся из мантии, за всю геологическую историю Земли $3,4 \times 10^{24}$ г и массу современной гидросферы $1,6 \times 10^{24}$ г. Разница между этими цифрами ($1,8 \times 10^{24}$ г), скорее всего, показывает количество воды, которое было захоронено в недрах Земли при

минералообразовании в зоне гипергенеза (корах выветривания). В глинах и глинистых сланцах содержится до 5% (от веса породы) конституционной воды, входящей в структуру молекул. Сланцы и глины составляют 83% всех осадочных пород и в них заключено $1,2 \times 10^{24}$ г воды. Таким образом, ежегодный прирост массы воды в гидросфере в $7,2 \times 10^{14}$ г частично уравнивался ежегодной убылью в $3,4 \times 10^{14}$ г, а превышение прихода над расходом ($3,8 \times 10^{14}$ г) за геологическую историю биосферы составляет $1,33 \times 10^{24}$ г. Это примерно 83% массы современной гидросферы. Все расчеты делались, исходя из предположения равномерного поступления воды из недр. Приведенные выше цифры могут указывать, что на начальных этапах развития биосферы магматические процессы, а следовательно, и поступление воды шло интенсивнее по сравнению с настоящим временем. Эта точка зрения не раз высказывалась в литературе (Гавриленко, Дерпгольц, 1971).

То, что сейчас рассмотрели, часто в геологии называют внутренним круговоротом воды на нашей планете. Внутренним с точки зрения Земли в целом. По отношению же к биосфере этот круговорот будет внешним, так как в нем происходит приток воды в биосферу и изъятие воды из нее.

Пути миграции воды в биосфере. В самой же биосфере пути миграции замкнуты: в ней происходит внутренний круговорот воды. В геологической и географической литературе его называют внешним круговоротом воды. И он действительно внешний, если смотреть с точки зрения всей нашей планеты. На самом же деле, он внутрибиосферный, показывающий, как происходит миграция водных масс между основными телами биосферы (гидросферой, атмосферой, ландшафтной сферой и верхней частью литосферы, входящей в биосферу). На долю поверхностных вод приходится 56% всей гидросферы, остальная часть (44%) – это подземная гидросфера. Между ними тоже идет постоянный обмен. Из поверхностных вод 97% приходится на долю мирового океана, 2% – на льды и всего лишь 1% – на реки и озера. Так что основной резервуар, в котором накапливаются запасы воды в биосфере, – это Мировой океан, являющийся в

ней одновременно и самой крупной в биосфере средостабилизирующей системой. Внутри биосферный круговорот поверхностных вод достаточно хорошо изучен и о его характере дает представление табл. 7.

Таблица 7

Годовой обмен воды за счет процессов испарения «конденсации» образования облаков «осаждения дождевой (снеговой) воды (из работы Ф. Я. Шипунова, 1980 по данным М. И. Львовича, 1969)

<i>Стадии обмена воды</i>	<i>Объем, 10¹⁸см³</i>	<i>% от выпадения дождевой (снеговой) воды</i>
Периферийная часть суши (116,8×10 ¹⁶ см ²)		
Выпадение дождевой (снеговой) воды	101,0	19,4
Сток речной воды	36,4	7,0
Испарение воды	64,6	12,4
Замкнутая часть суши (32,1×10 ¹⁶ см ²)		
Выпадение дождевой (снеговой) воды	7,4	1,4
Испарение воды	7,4	1,4
Мировой океан (361,1×10 ¹⁶ см ²)		
Выпадение дождевой (снеговой) воды	411,6	79,2
Приток речной воды	36,4	7,0
Испарение воды	448,0	86,2
Вся поверхность Земли (510,0×10 ¹⁶ см ²)		
Выпадение дождевой (снеговой) воды	520	100
Испарение воды	520,0	100

«Из этой таблицы видно, что поступление воды в надземную гидросферу над океанами и континентами неодинаково. Возникающий в связи с этим горизонтальный перенос влаги с океанов на континенты и сток речных вод с последних замыкает этот водообмен. По М. И. Львовичу (1969), за счет данного процесса воды океана возобновляются за 2 600 лет, надземные – за 0,027 года (10 суток), рек и озер – за 3,3 года, только рек – за 0,033 года (12 суток), а почвенной влаги – за 0,9 года. Подземные гравитационные воды обновляются приблизительно за 5 тыс. лет» (Шипунов, 1980). Приведенные цифры дают первое представление о скорости круговорота воды и отдельных его звеньев.

Характер изменений круговоротов воды. Параметры как внешнего, так и внутреннего круговоротов воды не оставались постоянными. Они менялись, и эти изменения носили циклический характер. Из исторической геологии известно, что в истории биосферы происходило чередование так называемых талассократических эпох (венд, средний кембрий, средний ордовик, ранний карбон, поздняя юра, поздний мел и средний палеоген) с геократическими (ранний силур, ранний девон, пермь и триас, ранний мел, неоген). Для талассократических эпох было свойственно развитие трансгрессии моря, усиление базальтоидного магматизма. Климат становился гумидным, интенсивно формировались коры выветривания. Антиподам этих обстановок были аридные геократические эпохи, которым были присущи регрессия моря, рост гор, который сопровождался усилением кислого магматизма, а базальтоидный вулканизм ослабевал, повсеместно шла аридизация климата, замирали процессы в зоне гипергенеза. В талассократические эпохи, скорее всего, увеличивался приток ювенильных вод из-за интенсивного развития базальтоидного вулканизма и усиливалось изъятие ее благодаря более интенсивным процессам выветривания. В геократические эпохи приток ювенильных вод сокращался, но и уменьшалось ее изъятие в процессе минералообразования в зоне гипергенеза. Такова общая направленность процессов, но о количественных показателях этих изменений судить пока трудно. Изменения внутри биосферного круговорота воды приводили к колебаниям степени увлажненности внутренних частей суши. В частности, на Евразийском континенте менялась степень увлажнения степей (1 500-летние циклы Шнитникова) (Шнитников, 1957). Менялся растительный покров (ковыльные степи превращались в полупустыни). Это, по мнению Л. Н. Гумилева (1993), явилось причиной миграции кочевых народов. Именно с аридизацией центрально-азиатских степей Л. Н. Гумилев связывает нашествие в Европу гуннов, а впоследствии и татаро-монголов. Так изменения внутри биосферных круговоротов воды отражались на ходе истории человечества.

Влияние человека. В настоящее время человек своей хозяйственной деятельностью может оказывать существенное влия-

ние на отдельные звенья внутрибиосферного круговорота воды. К таким действиям в первую очередь относятся следующие два: 1) крупные разливы нефти в морях и океанах приводят к тому, что тонкая нефтяная пленка покрывает огромные площади и препятствует нормальному развитию влагообмена между океаническими водами и воздушными массами. Это может вести к уменьшению количества влаги, переносимой на сушу; 2) перераспределение речного стока гидротехническими сооружениями может вызывать изменения в глобальной циркуляции воздушных масс и трансформировать характер увлажнения отдельных регионов.

Так, сокращение притока пресных речных вод в Северный Ледовитый океан из-за переброски части их в Центральную Азию приведет к уменьшению его ледовитости. Известно, что уменьшение ледовитости Северного Ледовитого океана сказывается на глобальной циркуляции атмосферы, что проявляется за многие тысячи километров: в Африке (южнее Сахары) уменьшается количество осадков и южная граница этой пустыни сдвигается на несколько сот километров к югу, вглубь Африканского континента.

Круговорот кислорода

Кислород – один из самых распространенных элементов в биосфере. Его кларк в литосфере – 47%, в гидросфере – 86,82%, в живом веществе – 70%. Живые организмы суть кислородные существа. По классификации В. И. Бгатова он относится к биогенным элементам, входя в группу первоэлементов.

Особенности. Кислород играет первостепенную роль в биосфере благодаря своим особенностям. Его *первая особенность* состоит в том, что он, наряду с углеродом, играет важнейшую роль трансформатора и аккумулятора лучистой энергии Солнца. При фотосинтезе происходит зарядка этого геохимического аккумулятора, а при дыхании и процессах окисления – разрядка. *Вторая особенность* – «свободный кислород – самый могущественный деятель из всех нам известных химических тел земной коры. Поэтому в большинстве систем биосферы, например, в почвах, грунтах, речных и морских водах кислород является геохимическим диктатором, определяет геохимическое своеобразие системы» (Перельман, Касымов, 1999, с. 598).

Пути поступления и изъятия кислорода в биосферу.

В. И. Бгатов (1985) выдвинул очень интересную и перспективную гипотезу о двух основных источниках поступления кислорода в биосферу. Первый – эндогенный. При подводных излияниях базальтов в придонные слои поступает свободный кислород (0,5% от излившейся массы). Затем он распространяется по всей толще океанических вод, а уже из нее – в атмосферу. Ежегодно поступает 16×10^{16} г эндогенного кислорода. О втором источнике знали давно. Это – процесс фотосинтеза, осуществляемый зелеными растениями. Водные растения поставляют ежегодно 5×10^{16} г кислорода, а сухопутные – $1,25 \times 10^{16}$ г. Кроме того, незначительная часть кислорода в верхних слоях атмосферы может получаться за счет фотохимического разложения молекул воды под воздействием ультрафиолетовых лучей. Всего ежегодно в атмосферу поступает около $2,23 \times 10^{17}$ г кислорода.

Существует только один путь изъятия свободного кислорода из биосферы – это разнообразные реакции окисления. К ним относится дыхание живых организмов, а также процессы, идущие в зоне гипергенеза. Возникающие при этом минеральные новообразования, обогащенные кислородом, слагают осадочные горные породы, которые нисходящими тектоническими движениями погружаются в недра Земли. Там при метаморфизме и магматических процессах при восстановительных реакциях и происходит возгонка свободного кислорода, который затем снова поступает в биосферу. В этом процессе, вероятно, велика роль железа, которое окисляется в зоне гипергенеза, а в недрах Земли его окислы восстанавливаются.

Пути миграции кислорода в биосфере. В современной атмосфере содержится, по подсчетам В. И. Вернадского, $1,5 \times 10^{21}$ г свободного кислорода. В океанических водах $1,4 \times 10^{19}$ г (в верхнем 200-метровом слое, где идет фотосинтез, – 5×10^{16} г, а в промежуточных и глубинных водах – $1,4 \times 10^{19}$ г). Таким образом, основным резервуаром свободного кислорода является атмосфера. Из поступающего ежегодно $2,3 \times 10^{17}$ г свободного кислорода на дыхание растений расходуется $0,94 \times 10^{16}$ г (15% от массы фотосинтетического кислорода), а все остальное идет на дыхание животных и многочисленные реакции окисления, идущие во всех средах биосферы, в том числе $1,4 \times 10^{16}$ г/год на сжигание органического топлива.

Наблюдаются региональные различия в судьбе фотосинтетического кислорода. Так, в тропических и экваториальных лесах, где развита пышная растительность, весь фотосинтетический кислород расходуется на дыхание и на окисление большой массы отмерших растительных остатков. Кроме того, в этих местах процессы окисления в зоне гипергенеза идут наиболее интенсивно, создавая коры выветривания до 200 метров мощности. В таежных лесах Северного полушария (северная половина Евразии и Северной Америки), благодаря захоронению растительной массы в болотах, расход на окисление $C_{\text{орг}}$ значительно меньше. Менее интенсивно идут и процессы окисления в зоне гипергенеза. Поэтому именно леса умеренной зоны Северного полушария и являются основным поставщиком фотосинтетического кислорода в атмосферу.

Наблюдаются региональные различия в содержании свободного кислорода в глубинных океанических водах (табл. 8). В. И. Бгатов (1985) объясняет их разной степенью развития подводных излияний базальтовой магмы (максимум приходится на Атлантический океан, а минимум – на Тихий).

Таблица 8

*Содержание свободного кислорода в глубинных океанических водах
(по В. И. Бгатову, 1985)*

Показатель	Океаны		
	Атлантический	Индийский	Тихий
Содержание O_2 , в мл/л	5,15–5,39	3,34–4,3	2,8–4,3
Насыщенность, в %	67–71	44–56	37–52

Характер изменений круговоротов кислорода с течением времени. В. И. Бгатов (1985) указывает, что в геологической истории не раз происходили изменения в поступлении и расходе кислорода в биосфере. Это связано с циклическим чередованием талассократических и геократических эпох. В талассократические эпохи (венд, средний кембрий, средний ордовик, ранний карбон, поздняя юра, поздний мел, средний палеоген) развивались трансгрессии и усиливался базальтоидный магматизм. Это вело к увеличению поступления как эндогенного, так и фотосинтетического кислорода. Но одновременно происходили процес-

сы, препятствующие росту содержания кислорода в атмосфере. Так, известно, что при увеличении концентрации в атмосфере кислорода снижается фотосинтез и усиливаются окислительные процессы, особенно в зоне гипергенеза.

Геократическим эпохами (раннему силуру, раннему девону, перми и триасу, раннему мелу, неогену) свойственны регрессии моря, ослабление базальтоидного вулканизма. Для них характерно снижение поступления как фотосинтетического, так и эндогенного кислорода. С уменьшением концентрации кислорода в атмосфере усиливался фотосинтез и замирали процессы окисления, особенно в зоне гипергенеза.

Эти прямые и обратные связи, действующие в системе круговорота кислорода в биосфере, приводили к тому, что во всей геологической истории содержание кислорода в атмосфере колебалось незначительно. В. И. Бгатов пишет: «Исходя из наших построений, максимальное уменьшение или увеличение в атмосфере кислорода в любой геологической эпохе по отношению к предшествующей или будущей может быть не более чем на 10%». Но даже такие небольшие колебания имели существенные последствия для живых организмов. Массовое вымирание организмов приурочено к геократическим эпохам, к которым приурочено снижение поступления кислорода в биосферу.

«В течение фанерозойской истории Земли количество продуцировавшегося кислорода в расчете на современный год составляло от 2×10^{17} г в геократические эпохи до $2,3 \times 10^{17}$ г в эпохи талассократическое. Таким образом, количество продуцировавшегося кислорода изменялось относительно незначительно. В сближенных по времени геологических эпохах эти величины составляли не более 4–5%» (Бгатов, 1985).

«Из всех возможных внешних причин всеобщего вымирания животных единственной может быть газ. Любые изменения состава атмосферы немедленно сказываются во всех экологических нишах. ...Мелкие животные сильнее нуждаются в повышенном содержании кислорода в атмосфере, так как они обычно ведут более активный образ жизни. Порогом вентиляторной реакции у человека, например, считают содержание кислорода во вдыхае-

мом воздухе 16–18%. ... Вот почему постоянное народонаселение встречается только до высот 4 300–4 500 м» (Бгатов, 1985).

Все сказанное об изменениях в круговороте кислорода в течение геологической истории биосферы можно резюмировать следующим образом. «Эпохи вымирания проконтролированы эпохами снижения продуцирования кислорода. На переходе от эпох относительно мощного продуцирования кислорода к эпохам относительного его снижения животные организмы вынуждены были эволюционировать, т. е. приспосабливаться к меняющемуся газовому режиму атмосферы. Жизнь необходимо, в первую очередь, рассматривать как борьбу за газ, за кислород. ... Кислороду обязаны и расцвет и угасание жизни. Он является ее основой» (Бгатов, 1985).

Влияние человека. Хозяйственная деятельность человека воздействует на сложившийся круговорот кислорода в биосфере несколькими способами. Во-первых, вырубка лесов в умеренной зоне Северного полушария ведет к уменьшению поступления в атмосферу фотосинтетического кислорода. Во-вторых, осушение болот в Северном полушарии, что было модно в нашей стране во II половине XX в., способствует повышенному расходу кислорода на окисление отмершей растительной массы. В-третьих, разливы нефти в морях и океанах образуют на обширных площадях тонкую пленку, которая препятствует фотосинтетической деятельности фитопланктона. В-четвертых, использование органического и минерального топлива создало еще один канал изъятия кислорода из атмосферы. Этим способом в начале XXI в. **изымается порядка 22%** поступающего фотосинтетического кислорода, и величина этого изъятия растет. Поэтому особое значение приобретает увеличение в энергетике доли использования возобновимых источников энергии (силы ветра и движущейся воды), чтобы снизить сжигание органического топлива. Немаловажное значение для сохранения сложившегося круговорота кислорода имеет возобновление лесов, борьба с лесными пожарами и сохранение болот.

Круговорот углерода

Углерод входит в число биогенных первоэлементов, составляющих каркас органических молекул. Он обладает целым рядом особенностей.

Особенности. *Первая* из них состоит в том, что он выполняет в биосфере, наряду с кислородом, функцию важнейшего геохимического трансформатора и аккумулятора солнечной энергии. Эта его способность проявляется при фотосинтезе, при котором происходит зарядка этого аккумулятора. За счет запасенной энергии осуществляются все биохимические превращения в живом веществе. Разряжается этот аккумулятор при разложении органических веществ. *Вторая особенность* углерода: он как бы выступает в двух ипостасях. С одной стороны, действует как обычный химический элемент, образуя ряд неорганических соединений, среди которых важнейшими являются углекислый газ (CO_2) и его производные (угольная кислота), а также карбонаты (CaCO_3 , MgCO_3 , CaCO_3 , MgCO_3 и др.). С другой стороны, углерод способен создавать цепочки атомов, из которых строится множество (несколько сот тысяч) органических соединений (белки, витамины, гормоны и др.). Большая часть их входит в состав живого вещества и устойчива лишь в составе живых организмов. После смерти не все органические соединения окисляются, часть их минерализуется и сохраняется в толщах горных пород длительное время. Связь между органическими и неорганическими соединениями углерода осуществляется через CO_2 . Динамическое равновесие между CO_2 «живым веществом В. И. Вернадский назвал жизненным циклом. Рассматриваемая особенность углерода (выступать в двух ипостасях) порождает два полюса в круговоротах этого элемента: с одной стороны, круговорот между CO_2 и органическими соединениями, с другой – между CO_2 и неорганическими соединениями. *Третья особенность* углерода – в его способности накапливаться в биосфере, причем накопление идет как за счет неорганических, так и органических соединений. Так, если кларк углерода в земной коре $2,3 \times 10^{-20}\%$, то уже в известняках углерода содержится 12%, в живом веществе – 18%, в древесине – 50%, в каменном угле – 80%. *Четвертая особен-*

ность – углерод имеет два стабильных изотопа ^{12}C (98,892%) и ^{13}C (1,108%) и радиоактивный ^{14}C с периодом полураспада 5 600 лет, образующийся в атмосфере из азота под влиянием космических лучей. В образовании неорганических соединений в равной степени участвуют ^{12}C и ^{13}C , при фотосинтезе происходит фракционирование: в органическом веществе преобладает легкий изотоп. Это позволяет проникнуть в механизм круговорота углерода.

Пути поступления углерода в биосферу и пути изъятия его из нее. Основной источник углерода в биосфере – это недра Земли, откуда он поступает при вулканических извержениях в виде углекислого газа. М. И. Будыко (1981) оценивает поступление CO_2 цифрой 1×10^{14} г/год. Если же исходить из количества углерода в биосфере (табл. 9), считая, что он равномерно поступал в течение всей геологической истории биосферы (3,5 млрд лет), то получим несколько иную, но близкую цифру – $1,8 \times 10^{13}$ г/год.

Таблица 9

Распределение углерода (по А. П. Виноградову, 1967)

Объект	Углерод, г	Углерод поверхности Земли, г/см ²
Организмы моря	$\sim 1 \times 10^{16}$	0,002
Организмы суши	$\sim 3 \times 10^{17}$	0,06
Атмосфера	$6,3 \times 10^{17}$	0,125
Океан	$3,6 \times 10^{19}$	7,5
Угли, нефти и другие каустобиолиты	$6,4 \times 10^{21}$	663
Сланцы, глины	$1,0 \times 10^{22}$	2 000
Карбонаты	$\sim 5,0 \times 10^{23}$	> 2 500

Изъятие углерода из биосферы происходит в процессе литогенеза при минерализации части органического вещества в виде $\text{C}_{\text{орг}}$, углей, углеводородов и образовании в морях и океанах толщ карбонатных пород. Осадочные породы нисходящими тектоническими движениями опускаются в недра Земли, где происходит их метаморфизм и переплавление в магматических очагах, а содержащийся в них углерод окисляется и, превратившись в CO_2 , вновь поступает в биосферу.

Пути миграции углерода в биосфере. Преобразование эндогенного потока CO_2 в биосфере идет по нескольким направлениям. Во-первых, в подземной биосфере, как под континентами, так и под дном морей и океанов, микроорганизмы из CO_2 и H_2O при хемосинтезе создают жидкие и газообразные углеводороды. Часть из них мигрирует до дневной поверхности и окисляется кислородом воздуха, большая же часть сохраняется в толщах горных пород в виде залежей, которые называют месторождениями нефти и газа. В процессе хемосинтеза углеводородов еще много неясного, много белых пятен, поскольку интенсивное изучение его началось всего лет 10–15 тому назад, когда стали проходить глубокие и сверхглубокие буровые скважины.

Во-вторых, эндогенный углекислый газ, попадая в океанические воды, насыщает их. В океанических водах, по оценкам А. П. Виноградова (1967), содержится $1,4 \cdot 10^{20}$ г CO_2 , почти в 60 раз больше, чем в атмосфере ($2,6 \times 10^{18}$ г CO_2). Максимальное содержание CO_2 приурочено к придонным слоям воды.

В верхней толще приповерхностных вод (0–200 м) идет интенсивный фотосинтез, при котором в живом веществе ежегодно фиксируется около 10^{17} г углерода из CO_2 , причем запасы углекислого газа, по мере истощения, пополняются за счет придонных вод. При дыхании живых организмов часть созданных органических соединений окисляется до CO_2 , а наибольшее их количество составляет основу трофической пирамиды морских обитателей. Пищевой баланс в море очень напряженный, так что до дна доходит лишь около 1% органического углерода. Эта часть в виде $\text{C}_{\text{орг}}$ захороняется в твердых осадках, надолго исчезая из цикла углерода (Виноградов, 1967).

Между концентрациями CO_2 океанических вод и атмосферы на протяжении всей геологической истории сохранялось подвижное динамическое равновесие. Оно поддерживается тем, что геохимические процессы в биосфере направлены на уменьшение содержания газообразной углекислоты как в воздушной, так и водной средах. Происходит ее истощение из этих бассейнов и перевод в твердые осадки – карбонаты. Карбонатообразование – один из самых мощных в биосфере способов формирования

неорганических соединений углерода. В этом процессе уже несколько сотен миллионов лет принимает активное участие живое вещество, после того как оно на рубеже докембрия и фанерозоя освоило кальциевую функцию. Ежегодно в океане в виде карбонатных скелетов морских организмов откладывается в донные отложения около $1 \times 10^{15} \text{ г} / \text{CO}_2$, или $2,5 \times 10^{14} \text{ г} \text{ C}$. Эта уголекислота карбонатов, как считает А. П. Виноградов (1967), может быть источником возрожденной CO_2 .

В-третьих, целый ряд превращений происходит с CO_2 в воздушной среде. В ней, в основном в ландшафтной сфере, ведущим процессом преобразования CO_2 является фотосинтетическая деятельность наземной растительности. Все остальные пути миграции углерода в ландшафтной сфере так или иначе связаны с преобразованиями созданной массы живого вещества. Процесс фотосинтеза является ведущим для ландшафтной сферы. Это подтверждается и следующим. «Для нас представляет интерес, прежде всего, фракционирование $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ в процессе фотосинтетического поглощения растениями CO_2 . Скорость поглощения $^{12}\text{CO}_2$ выше, чем $^{13}\text{CO}_2$, и общий эффект фракционирования около 2% ... Возможно, что вся CO_2 атмосферы прошла биогенный цикл фракционирования углерода» (Виноградов, 1967). Соотношение $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ в CO_2 атмосферы 89,2, тогда как у углерода каменных метеоритов (протопланетного вещества) – 90,9 – 92,5.

В ландшафтной сфере пути преобразования живого вещества, созданного в процессе фотосинтеза, значительно разнообразнее, чем в гидросфере. Так же, как и в водной среде, часть созданных биогенных соединений окисляется в процессе дыхания живых организмов, пополняя резервы углерода в атмосфере. Кроме того, отмершие ткани организмов также окисляются кислородом атмосферы до CO_2 . Но в ландшафтной сфере появляются два новых процесса. Это угленакопление, которое начинается с того, что отмершая растительная масса, попадая в болота, не окисляется, а, испытав целый ряд преобразований, минерализуется в виде каменных углей. Второй процесс – гумусообразование в почвах. Он идет только на суше. В дальнейшем гумус может минерализовываться и захорониться в виде рассеянного $\text{C}_{\text{орг}}$. В ландшафтной сфере появ-

ляется и техногенный источник CO_2 , связанный с использованием в хозяйственной деятельности для получения энергии угля и углеводородов. Поток техногенной CO_2 постоянно растет.

В круговороте углерода четко прослеживается подразделение его на два: круговорот органических соединений и круговорот неорганических. Первый преобладает в ландшафтной сфере, второй – в толще океанических вод. В целом же круговорот углерода в биосфере складывается из сложного сочетания большого круговорота, охватывающего всю биосферу и недра нашей планеты, и трех внутри биосферных круговоротов (в ландшафтной сфере, гидросфере и подземной гидросфере).

Характер изменений круговоротов углерода с течением времени. Как указывают многие исследователи, на протяжении всей геологической истории биосферы сохранялась одна тенденция – сокращение содержания CO_2 в воздушной и водной средах за счет захоронения ее в толщах осадочных горных пород. А. П. Виноградов (1967) считает, что в былые геологические эпохи содержание CO_2 в атмосфере могли превышать современные в десятки и сотни раз. На фоне этой тенденции происходили следующие изменения в принципиальной схеме круговорота углерода. В конце силура – начале девона появился наземный растительный покров, благодаря чему и возник круговорот углерода в ландшафтной сфере. Второе принципиальное изменение произошло 200 лет тому назад. Оно связано с началом индустриальной эпохи, когда в больших количествах для получения энергии стали сжигать органическое топливо (уголь и углеводороды). Этот техногенный источник CO_2 привел к росту ее содержания в атмосфере. Если в 1880 г. содержание CO_2 в атмосфере составляло 0,280%, то к рубежу XX и XXI вв. оно увеличилось до 0,335% (Перельман, Касымов, 1999).

Влияние человека. Современная хозяйственная деятельность может оказывать существенное влияние на отдельные звенья круговорота углерода в биосфере. Наибольшее влияние оказывает появившийся в индустриальную эпоху довольно мощный техногенный источник CO_2 (см. выше). К снижению фотосинтеза в океанических водах ведут крупные разливы нефти, а в ланд-

шафтной сфере – масштабные сплошные вырубки лесов и лесные пожары. Кроме того, осушение болот на значительных площадях также ведет к увеличению поставок CO_2 в атмосферу за счет окисления отмершей растительной массы.

Круговорот азота

Азот входит в число биогенных первоэлементов, образующих каркасы органических молекул. Он самый загадочный и, вместе с тем, наименее изученный химический элемент, хотя он играет важную роль в биосфере.

«Мы совершенно не знаем роли азота в глубинных процессах Земли, нам не известно ни одно первичное соединение азота; мы даже склонны думать, что нет азотных соединений в условиях более высоких температур, отвечающих глубинным зонам земной коры. Все пути миграции азота сводятся к гипергенному циклу реакций, в которых участвует азот воздуха и который фиксируют последний в виде аммиачных, азотнокислых и азотистых солей по преимуществу щелочных металлов. Эта фиксация носит на 90% характер биохимический ... Надо думать, что в области геохимии азота мы имеем еще ряд совершенно неразгаданных черт, которые совершенно иначе расшифровывают пути его миграции, чем мы это думаем сейчас» (Ферсман, 1969 по Перельман, Касымов, 1999).

Особенности. Первая особенность азота состоит в том, что он химически мало активен. Даже само название его в переводе с греческого языка означает – «нежизненный». И вместе с тем он играет важнейшую роль в живом веществе, без азота невозможна жизнь. Вторая особенность – азот в биосфере концентрируется лишь в атмосфере и живом веществе. Кларк в литосфере $1 \times 10^{-10}\%$, непосредственно в земной коре еще меньше – $1,9 \times 10^{-3}\%$. Ничтожно мало азота в гидросфере – $1 \times 10^{-5}\%$. В водах Мирового океана содержится всего 13 мг/л азота, или $1,8 \times 10^9$ г. В составе атмосферы азот играет первую роль. На его долю приходится 75% ее массы (4×10^{15} г). В живом веществе кларк азота – 15–19%. Малая химическая активность азота придает атмосфере средостабилизирующий характер.

«Казалось бы, что азот в силу своей инертности и редкой встречаемости в минеральном царстве играет незначительную роль в геологических и биологических процессах. В то же время

его большие содержания в живом веществе заставляют думать об интенсивных реакциях атмосферного азота с живой материей» (Бгатов, 1985).

Третья особенность – огромная роль азота в создании живого вещества. Он участвует в фотосинтезе, синтезе белков и нуклеиновых кислот. Без азота невозможна жизнь. Азот тоже играет роль «геохимического аккумулятора». Входя в состав органических соединений, этот «аккумулятор» заряжается, а при процессах нитрофикации происходит выделение энергии. Четвертая особенность – двойственная биогеохимическая роль азота. С одной стороны, возникающие при грозовых разрядах соединения азота являются непосредственным питательными веществами для растений, а с другой – эти же соединения активно участвуют в дифференциации минерального вещества почвенного слоя. Именно слабые растворы таких сильных кислот, как азотная и азотистая, переводят трудно растворимые минеральные соединения калия, кальция, фосфора и др., входящие в состав горных пород, в легкорастворимые в воде формы, создавая резерв для минерального питания наземных растений.

Пути поступления азота в биосферу и пути изъятия его из нее. Как считает А. П. Виноградов (1967), весь азот, находящийся в биосфере, имеет ювенильное происхождение, выделяясь при разных магматических процессах.

«При дегазации пород мантии или метеоритов летит не N_2 , а главным образом NH_3 , NH_4Cl ... Все изверженные породы содержат N_2 в виде NH_4^{1+} ... Источником газообразного N_2 на поверхности Земли был NH_3 и его соли NH_4Cl (NH_4) $_2CO_3$ и др., которые дегазировались при процессах выплавления мантии на поверхность Земли. Далее NH_3 окислялся кислородом атмосферы до N_2 » (Виноградов, 1967).

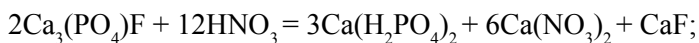
Изъятие азота из биосферы происходит лишь одним путем – при минерализации отмершего органического вещества, при котором в осадочные породы поступает NH_3 . Изымается азот из биосферных круговоротов и при образовании залежей углей и углеводородов. В дальнейшем азотные соединения, захороненные в толщах осадочных пород, при опускании их в недра Земли

и переплавлении переходят в NH_3 изверженных пород. Тем самым замыкается большой круговорот азота между биосферой и недрами Земли.

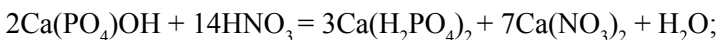
Пути миграции азота в биосфере. Есть два пути миграции атмосферного азота к живому веществу: биогеохимический и геохимический. При биогеохимическом пути происходит фиксация азота микроорганизмами, развивающимися на корнях некоторых растений, преимущественно бобовых.

Геохимический путь, детально рассмотренный В. И. Бгатовым (1985), начинается с окисления атмосферного азота при грозовых разрядах. В результате образуются азотная и азотистая кислоты. Они с каплями дождя падают на поверхность Земли. О масштабе этого явления можно судить по цифрам, приведенным В. И. Бгатовым (1985). На Земном шаре ежегодно наблюдается около 3 000 гроз, во время которых общее число молний достигает 100 000. В результате в Индокитае ежегодно на 1 км^2 выпадает 3,5 т азотной и азотистой кислот, а в Центральной России – порядка 1,5 т (в пересчете на гектар соответственно 30–35 кг и 10–15 кг). В дальнейшем судьба азотных соединений, возникших при электрических разрядах молний, разделяется. Часть из них, совместно с азотистыми соединениями, полученными биогеохимическим путем, напрямую используется растениями для своего питания. Другая же часть, в виде сильнейшей азотной кислоты, растворяет практически все минеральные соединения твердой части почв, переводя такие важные для живого вещества химические элементы, как К, Р, Са и др., в легко растворимые в воде соединения. Например:

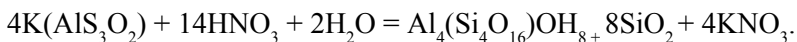
фторпапатит



гидроксипапатит



ортотлаз



Эти реакции, присущие коре выветривания, обеспечивают калийное и азотное питание растений.

Помимо живого вещества и атмосферы, азот иногда накапливается в верхней части литосферы. Так, в Чили на протяжении 720 км тянется широко известный «селитряный» пояс. В нем сосредоточены огромные запасы селитры (NaNO_3), концентрация которой в почвах достигает 62%. Образование этого пояса связывают с сильными электрическими зарядами в атмосфере и вулканизмом, характерным для прилегающих Анд (Перельман, Касымов, 1999). Пустынный климат на островах, расположенных вдоль западного побережья Южной Америки, способствовал накоплению больших масс нитратов в виде гуано, которые образовались в результате разложения помета птиц.

При отмирании органической массы часть ее захороняется в виде залежей углей и углеводов, а часть подвергается микро-бами денитрофикации, при которой в атмосферу поступает N_2 .

Характер изменений круговоротов азота с течением времени. Можно предполагать, что принципиальная схема как большого круговорота азота, так и его внутри биосферных круговоротов сохранялась в течение всей геологической истории биосферы. Только, скорее всего, исходя из общих соображений, геохимический путь поступления атмосферного азота в живое вещество появился несколько ранее биогеохимического.

Влияние человека. Хозяйственная деятельность человека ведет к увеличению дополнительного поступления соединений азота (в основном NO и NO_2) в атмосферу и поверхностные воды. Сложилось, по крайней мере, три канала техногенных поступлений. Во-первых, сжигание органического топлива, в том числе и в двигателях внутреннего сгорания, которыми оборудованы автомобили. Во-вторых, при производстве аммиака и азотных удобрений. В-третьих, при применении азотных удобрений. Эти дополнительные поступления соединений азота нарушают его естественные круговороты и являются одним из видов загрязнения окружающей среды. «По данным ЮНЕП антропогенная эмиссия NO_2 за последние 50 лет ежегодно увеличивается на 3–4% и достигла в 80-х годах 75 – 80 миллионов тонн ($7,5\text{--}8 \times 10^{12}$ г/год). Это примерно половина от общего поступления **N в биосферу**» (Перельман, Касымов, 1999).

Остановимся на применении удобрений. В. И. Бгатов (1985) считает, что без вмешательства человека грозные дожди способны обеспечить и азотное, и калийное, и фосфорное, и кальциевое питание растений. Надо более внимательно присмотреться к существующему понятию *плодородия почв*. В это понятие следует не только вкладывать количественные запасы фосфора, калия или азота в обменном комплексе почв, но, главное, учитывать соотношение этих элементов в почве и подпочвенных горизонтах на данном участке литосферы. В естественном состоянии любой участок покрыт растительностью, соответствующей соотношению элементов минерального питания слагающего его природного комплекса. **Неплодородных земель не существует вообще, есть только растительные сообщества, которые не соответствуют сложившемуся естественному соотношению элементов минерального питания на данном участке ландшафтной сферы.**

Почва всегда плодородна для одних видов растений, мало плодородна для других и совершенно не плодородна для третьих. К примеру, сосна растет на песчаных почвах, ель – на тяжелых глинистых почвах и т. д. Поэтому география размещения растительности и определяется, прежде всего, минеральным и химическим составом субстрата. Однако человек не всегда удовлетворен естественным плодородием почв и набором произрастающей на ней растительности. Он стремится создать искусственно оптимальные условия для получения наивысших урожаев тех культур, в которых он заинтересован. Для этого он стремится повысить плодородие почв путем внесения удобрений. Передозировка азотных удобрений ведет к накоплению нитритов и нитратов в выращенной продукции. Такая продукция отрицательно сказывается на здоровье тех, кто ее потребляет.

Круговорот фосфора

Фосфор – исключительно важный биоэлемент, он относится к числу создателей первичной, доклеточной жизни, непреходящий участник создания белковых молекул (ДНК, РНК).

Особенности. Первая особенность в его переменной валентности: фосфор бывает 3 и 5-валентный. В земной коре преобладают неорганические соединения 5-валентного фосфора. Все они

труднорастворимы в воде, что ограничивает их водную миграцию. Поэтому, несмотря на то что кларк фосфора в земной коре достаточно высок – $9,3 \times 10^2\%$, наблюдается постоянный дефицит фосфора в почвах и поверхностном слое океанических вод. Из-за этой своей особенности фосфор часто выступает в качестве лимитирующего фактора развития наземной и водной растительности. Там же, где наблюдается большое содержание фосфора в почвах, например над фосфоритовыми месторождениями, развивается пышная растительность. Вторая особенность – фосфор относится к тем немногим элементам, в миграции которых живое вещество играет ведущую роль. Иными словами, этому элементу свойственна преимущественно биогенная миграция.

Пути поступления фосфора в биосферу и пути изъятия его из нее. В биосферу фосфор поступает в составе изверженных горных пород, которые содержат такие минералы, как фторапатита ($\text{Ca}_5[\text{HJ}_4]_3\text{F}$), хлорапатита ($\text{Ca}_5[\text{HJ}_4]_3\text{Cl}$) и гидроксилапатита ($\text{Ca}_5[\text{HJ}_4]_3\text{OH}$). Изъятие фосфора из биосферы происходит при минерализации в осадочных горных породах отмершей органической массы, с последующим перемещением этих пород нисходящими тектоническими движениями в недра Земли.

Пути миграции фосфора в биосфере. Внутрибиосферные пути миграции фосфора начинаются в зоне гипергенеза. Именно в ней азотная кислота, выпавшая вместе с грозовыми дождями, переводит труднорастворимые минералы апатитовой группы в легко растворимые соединения фосфора. Эти легко растворимые соединения попадают, в основном, в растительность, служа ей минеральным питанием. Далее по пищевым цепям фосфор проходит по всей трофической пирамиде.

На пути выноса легкорастворимых соединений фосфора из зоны гипергенеза встречаются различного рода геохимические барьеры, на которых они вновь превращаются в трудно растворимые соединения. Поэтому в пресных и морских водах содержание фосфора на несколько порядков ниже, чем в литосфере. По данным А. П. Виноградова (1967), концентрация Р в водной среде около $6 \times 10^{-6}\%$. Источником фосфора в морской воде является PO_4^{3-} , снесенной с берега, Р-органические соединения и PO_4^{3-} ,

образовавшиеся в результате окисления органического вещества (Виноградов, 1967). С суши в моря ежегодно поступает примерно 3×10^{12} г фосфора, причем 83% поступает в виде обломков и взвеси, и лишь 17% представлено растворимыми соединениями (Перельман, Касымов, 1999).

Поэтому фосфору свойственна лишь биогенная форма миграции, которая осуществляется птицами, рыбами и целым рядом других сухопутных и морских животных. Местами в биосфере образуются биогенные концентрации фосфора. Примером могут служить острова вдоль западного побережья Южной Америки, где птичий помет превращается в гуано. В местах скоплений отмерших остатков организмов могут образовываться залежи фосфоритов. Такими фосфоритоносными слоями могут быть пласты, обогащенные раковинами некоторых родов моллюсков. В Ярославской области такие фосфоритоносные слои выходят вблизи пос. Глебово Рыбинского района.

Характер изменений круговоротов фосфора с течением времени. В осуществлении внутрибиосферных круговоротов фосфора решающее значение имеет живое вещество. Эти круговороты нам известны с рифейского периода.

Влияние человека. Хозяйственная деятельность привела к существенным нарушениям внутрибиосферных круговоротов фосфора. Главное влияние заключается в том, что широкое применение фосфорных удобрений и высокое содержание этого элемента в канализационных стоках привело к повышению в значительной степени содержания фосфора в водной среде. В результате во многих водоемах наблюдается бурный рост водорослей, который приводит к эвтрофикации. В Германии 54% озер, а в США даже 70% претерпели эвтрофикацию. Кроме того, при использовании фосфоритов в качестве удобрений наблюдается загрязнение сельскохозяйственных угодий рядом тяжелых (мышьяк, кадмий и т. д.) и радиоактивных элементов семейства урана, содержащихся в фосфоритах.

Итак, все рассмотренные круговороты представляют собой сложное сочетание процессов в основном двух типов: большого круговорота, совершающегося между биосферой и недра-

ми нашей планеты, и ряда внутрибиосферных круговоротов. В больших круговоротах существенную роль играют литогенез, магматические и метаморфические процессы, идущие в мантии и земной коре. Именно они являются источником большинства химических элементов, участвующих в биогеохимических и биологических процессах. Внутрибиосферные круговороты идут как с участием, так и без участия живого вещества, но все они скоординированы не только между собой, но и с параметрами большого круговорота, причем в этой координации ведущую роль играет живое вещество. Наиболее сложные круговороты присущи кислороду и углероду. Для них характерно наличие нескольких путей поступления, преобразования и изъятия, что повышает устойчивость круговоротов. Круговороты азота и фосфора устроены проще.

Характер круговоротов в геологической истории биосферы не оставался постоянным. Он неоднократно менялся под воздействием как внешних, так и внутренних воздействий на биосферу. Возможные способы самоорганизации биогеохимических процессов стали выясняться лишь в последние годы (см. ниже). Хозяйственная деятельность к началу XXI в. приобрела такой размах, что стала существенно воздействовать на сложившиеся природные круговороты. Такое вмешательство человека в естественный ход развития биосферы нередко приводит к целому ряду негативных последствий, которые возможно было бы предотвратить, если бы мы стремились вписывать техногенные круговороты в сложившиеся биосферные.

Способы самоорганизации геохимических круговоротов

В работе А. А. Баренбаума (2000) выясняются способы самоорганизации глобальных геохимических круговоротов. В своих исследованиях он исходил из того, что при активном поступлении углерода из космоса его излишки должны выводиться из круговорота и фиксироваться в неких «резервуарах». В качестве «резервуаров» он рассматривал такие подсистемы биосферы, как атмосфера, мировой океан, породы земной коры, а также живое вещество, почвенный слой и породы верхней мантии Земли.

Геохимическое равновесие для всех «резервуаров» будет выполняться при условии $n_i/t_i = C = \text{const.}$, где n_i – количество подвижного углерода во всех его формах, находящегося в данной подсистеме (резервуаре), а t_i – среднее время пребывания углерода, определяющее скорость обмена углерода данной системы со всеми другими резервуарами системы (t_i – теоретически рассчитываемая величина). Проведя соответствующие расчеты для углерода, кислорода и воды, А. А. Баренбаум получил результаты, приведенные в табл. 10. Данные этой таблицы «наглядно демонстрируют, что в пределах точности расчета круговороты воды, кислорода и углекислоты характеризуются практически одной и той же константой геохимического равновесия $C = 2,7 \cdot 10^{17}$ г/год. Таким образом, мы имеем дело не с отдельными круговоротами этих веществ, а, как полагал В. И. Вернадский, с их круговоротом в пределах единой геохимической системы. Объединяющим началом такой системы, очевидно, выступает живое вещество, которое, входя общим составным элементом в круговорот воды, углекислоты и кислорода, приводит их скорости циркуляции в геохимическое равновесие с круговоротом воды» (Баренбаум, 2000).

Таблица 10

Константы круговорота двуокиси углерода, кислорода и воды
(по А. А. Баренбауму, 2000)

<i>Тип круговорота</i>	<i>Геохимическая константа круговорота ($\times 10^{17}$ г/год)</i>
Биосферный круговорот CO_2	2, 56
Циркуляция атмосферного кислорода	2,75
Геологический круговорот вод Мирового океана	2,64

Проанализировав скорость накопления биогенного углерода и поведение «малоподвижного» углерода, под которым А. А. Баренбаум понимал углерод карбонатных пород и биогенный углерод, запечатанный в осадочных породах, он сделал важный вывод, что в процессе самоорганизации геохимических круговоротов, вероятно, используются два способа. Первый заключается в

быстром, скачкообразном изменении величины константы геохимического равновесия системы в результате сильного воздействия. Менее сильные воздействия устраняются системой путем изменения в биосферном цикле соотношения количества живого вещества и неорганического углерода (Баренбаум, 2000). Причину сильного воздействия, которая привела к скачкообразному изменению геохимической константы системы, А. А. Баренбаум (2000) видит в следующем. На рубеже предпоследнего с последним галактическим годом (в начале мезозоя, 150 млн лет тому назад) произошла «быстрая перестройка всей глобальной циркуляции вещества на Земле, которая сопровождалась изменением скорости основных геохимических процессов. Под воздействием Галактики система как бы скачком перешла из одного состояния равновесия в иное с другими значениями константы».

Дальнейшие исследования покажут, прав ли А. А. Баренбаум (2000), связывая причину сильного воздействия на биосферу со сменой сезонов галактического года, или ее надо искать в чем-то другом. Одно несомненно: в геохимических круговоротах главную роль играет живое вещество. Оно есть то объединяющее начало, которое приводит в геохимическое равновесие скорости циркуляции отдельных элементов с круговоротом воды. Важны и два установленные им механизма самоорганизации геохимических круговоротов, которые включаются для сохранения устойчивости при нарушении равновесия. Первый – это скачкообразное изменение геохимической константы. Второй – изменение соотношений между биогенным и абиогенным круговоротами углерода в биосфере. Скорее всего, первый механизм порождает этапность в развитии биологических систем, а второй поддерживает равновесие системы в течение этапа.

Итак, приведенный выше материал показывает, что регуляторная функция живого вещества в учении о биосфере занимает ключевое место, поскольку именно она обеспечивает устойчивое функционирование и развитие всей биосферы, принадлежащей к нелинейным неравновесным системам. Пока удалось наметить лишь общую схему того, как живое вещество выполняет эту важнейшую функцию. Предстоит прояснить еще очень многие во-

просы. В частности, до сих пор мало внимания уделялось изучению прямых и обратных связей, возникающих при выполнении живым веществом своей регуляторной функции. Вероятно, к прямым связям следует отнести те, в результате которых формируется трофическая пирамида биосферы и происходит эволюция живых существ. Обратные связи изучены хуже. По-видимому, в качестве начального звена древнейшего типа обратных связей следует рассматривать те изменения, которые претерпевают естественные тела биосферы под воздействием жизнедеятельности живых существ (изменение газового состава атмосферы, химического состава морской воды и других характеристик среды обитания). Когда эти биогеохимические изменения достигают некоторой критической величины, то сохранение равновесия в биосфере достигается либо изменением соотношения между биогенным и абиогенным круговоротами углерода в биосфере, либо скачкообразным изменением константы геохимических круговоротов, о которых говорилось выше. В обоих случаях происходит изменение условий существования. Те, кто оказался не приспособленным к новым условиям, вымирают, а биосфера с сохранившейся частью живых существ продолжает устойчиво развиваться в новых условиях. В геологической летописи биосферы фиксируется ряд «великих вымираний видов». Обычно причину этих явлений связывают с теми или иными внешними воздействиями. Не исключено, что дальнейшие исследования покажут: «великие вымирания видов» обусловлены внутренними причинами, являясь конечным звеном обратных связей.

Семинар 8

Вопросы для обсуждения

1. Проанализируйте данные в таблице 5 по биогеохимическим функциям биосферы В. И.Вернадского, дайте понятие энергетической, транспортной, газовой, концентрационной, деструктивной функциям.

2. Сопоставьте биогенную классификацию химических элементов по В. И. Бгатову (1999) и основные моменты в эволюции живых организмов.

Самостоятельная работа в группах по 4–5 человек

Подготовка принципиальных схем круговоротов элементов, с выделением узловых моментов (по предшествующему материалу). Выделить наиболее сложные, спорные, неоднозначные вопросы в круговоротах отдельных элементов и воды, показать связанность и взаимозависимость круговоротов, способы их самоорганизации. На представление каждого круговорота не более 10 минут, Обсуждение, вопросы аудитории.

Литература

Баренбаум, 2000; Бгатов, 1985, 1999; Вернадский, 1960, 1980; Гавриленко, Дерпгольц, 1971; Перельман, Касымов, 1999; Шипунов, 1980.

Основные этапы развития биосферы

«Появляется в некотором смысле высший тип детерминизма – детерминизм с минимальной неоднозначностью будущего и с возможностью выхода на желаемое будущее. Это – детерминизм, который усиливает роль человека».

Е. Н. Князева, С. П. Курдюмов

История зарождения и развития биосферы относится к числу фундаментальных междисциплинарных проблем. Для ее решения необходимо всестороннее исследование знание геологической летописи. Более 200 лет этим занимались геологи. Их трудами создана историческая геология, в которой во временной последовательности систематизирован огромный фактический материал, характеризующий проявления всех основных биосферных процессов в течение 4 млрд лет. Наиболее изучен период, охватывающий последний миллиард лет (о нем сохранилось больше свидетельств). В последние 20–25 лет к исследованиям геологов подключились микробиологи. Это позволило стереть

многие белые пятна в ранней истории биосферы. Но, несмотря на достигнутые успехи, история развития биосферы в полном объеме еще не выяснена, хотя многое известно, а некоторые стороны изучены весьма детально.

История становления и развития биосферы рассмотрена по крупным этапам. Они были установлены при нанесении на геохронологическую шкалу рубежей, которые, по мнению большинства исследователей, отражают переломные моменты в развитии биосферы. Некоторые исследователи (Заварзин, 1999; Моисеев, 1999) рассматривают эти переломные моменты как точки бифуркации. При описании поступательного развития биосферы основное внимание уделено следующим вопросам. 1. Когда и как возникли естественные тела биосферы глобальной размерности (атмосфера, океан, ландшафтная сфера и земная кора)? 2. Когда и как образовались планетарные неровности земной поверхности в виде континентов и океанических впадин? Это важно потому, что глобальный рельеф определяет в конечном счете расположение суши и моря, а также характер морских бассейнов (мелководных или глубоководных) и влияет на ход многих биосферных процессов. 3. Как и в какой последовательности шло формирование потоков энергии в биосфере, а также геохимическое преобразование естественных тел биосферы глобальной размерности и какую роль в этом играло живое вещество? Этот подход отличается от принятого в исторической геологии тем, что внимание обращается не на великое разнообразие живых организмов, останки которых сохранились в геологической летописи, а на факторы, которые приводили к перестройке всей системы биосферы.

Все признают, что, судя по геофизическим данным, наша планета состоит из ядра, которое окутывает мантия, выше нее, ближе к земной поверхности, располагается земная кора, а между мантией и земной корой располагается особый слой вязких (расплавленных) пород, названный астеносферой. Общеизвестно и то, что земная кора состоит из трех слоев (базальтового, гранитного и осадочного) и что гранитный слой развит только под континентами, слагая их основание. Связь типов земной коры с глобальными формами рельефа земной поверхности хорошо видна на так

называемой гипсографической кривой (см. курс географии). Гранитный слой не кончается у уреза воды, а простирается под водой через весь шельф и материковый склон до его внешней кромки.

Разногласия начинаются с объяснения современного расположения континентов. Существует три системы взглядов. Согласно первой, все океаны древние, а континенты возникли на месте своего современного расположения. Это классическая система взглядов геологов XIX и I половины XX столетия, в основе которой лежат представления о платформах, геосинклиналях и складчатых поясах. Приверженцев этой точки зрения называют фиксистами, поскольку они не признают значительных горизонтальных перемещений блоков земной коры. Сторонники второй системы взглядов считают, что есть два типа океанических впадин – молодые и древние. Тихий океан они считают древним. Остальные океаны – молодыми, которые образовались на месте древних платформ. Блоки гранитного слоя расколовшихся и исчезнувших платформ были переплавлены в результате грандиозных излияний базальтов. Эти взгляды, являющиеся разновидностью воззрений фиксистов, были популярны в середине XX в. Приверженцы третьей системы взглядов полагают, что примерно 200 млн лет тому назад существовал один огромный материк Пангея, который омывался единым океаном. Потом единый материк раскололся на части (это происходит примерно раз в 500 млн лет), и они по вязкому слою астеносферы, залегающей на границе земной коры и мантии, разъехались в разные стороны. Их горизонтальные передвижения продолжались до тех пор, пока они не заняли современного положения. Сторонников этой системы взглядов называют мобилистами, поскольку они придают большое значение горизонтальным движениям земной коры. Первоначально эти взгляды были изложены в начале XX столетия А. Вегенером. Потом они возродились в 60-е годы XX в., когда в результате интенсивного изучения Мирового океана, начавшегося после Второй мировой войны, была открыта глобальная система срединно-океанических хребтов. В настоящее время предложена пульсирующая модель развития нашей планеты, согласно которой периодически менялся ее общий режим: эпохи

сжатия тела планеты чередовались с эпохами ее роста. Тогда попеременно возникало преобладание то горизонтальных тектонических движений, то вертикальных. Возможно, эта гипотеза позволит найти компромисс между взглядами «мобилистов» и «фиксистов».

Следующие цифры дают представление о месте биосферы в общем ходе развития нашей планеты. В настоящее время на основе данных абсолютной геохронологии считают, что Солнечная система возникла около 5,0–5,5 млрд лет тому назад. (Этот возраст имеют некоторые метеориты.) Земля как планета сформировалась в пределах 4,6–4,7 млрд лет тому назад (самые древние на Земле архейские породы имеют возраст около 4,6–4,7×10⁹ лет). Остатки древнейших цианобактерий найдены в породах, возраст которых оценивается в пределах 3,5–3,9×10⁹ лет. Следовательно, на формирование Земли как планеты потребовалось порядка 300–800 млн лет, а добиосферный этап ее развития имел длительность примерно в два раза больше (0,7–1,2 млрд лет).

Добиосферный этап развития Земли

Добиосферный этап развития нашей планеты (от 4,6–4,7×10⁹ лет до 3,5–3,9×10⁹ лет) охватывал всего 15–25% ее общей истории, но именно тогда возникли многие черты, предопределившие появление тех условий, в которых может существовать и развиваться живое вещество.

Первоначальное каменное тело планеты слагалось протопланетным веществом, близким по своему химическому и минеральному составу каменным метеоритам. О степени однородности этого тела нет единого мнения. Одни считают его гомогенным (однородным), другие, и в их числе А. П. Виноградов (1967), полагают, что ему были присущи первичные неоднородности. Именно из таких неоднородностей очень рано обособилось ядро планеты и облегающая его мантия, в строении которой тоже допускаются первичные неоднородности. Считается, что вещество ядра нашей планеты находится в жидкой фазе, в виде расплава, на это указывают особенности прохождения через ядро сейсмических волн. Предполагается, что в этом расплаве ядра возникли конвективные токи, существующие до сих пор. С ними связы-

вают образование магнитного поля Земли. Взаимодействие магнитного поля с потоком частиц, идущих от Солнца (солнечный ветер), привело к возникновению магнитопаузы, а также внешнего и внутреннего радиационных поясов. Так на самых ранних стадиях развития планеты возникли первые защитные уровни будущей биосферы.

Внешние оболочки нашей планеты (земная кора, гидросфера, атмосфера) появились позже в результате глубинной дифференциации и дегазации первичного вещества мантии. В этих процессах существенную роль играл механизм зонной плавки (см. выше). В результате из легкоплавких компонентов вещества первичной мантии образовался базальтовый слой, а летучие газы образовали первичную атмосферу. Затем, когда температура на земной поверхности опустилась ниже 100°C , произошла конденсация паров воды и возникла первичная гидросфера. На стыке этих трех оболочек возник внешний круговорот воды. Пространство, занятое им, А. А. Григорьев назвал в 1932 г. географической оболочкой Земли. В этой открытой полуизолированной системе была вода в жидкой фазе, защитные уровни, сложился внутренний круговорот энергии, при котором часть тепловой энергии и геохимической энергии свободного кислорода консервировалась при литогенезе в древнейших осадочных породах. Словом, сложились все необходимые условия появления живых организмов. Ниже приведены результаты реконструкции естественных тел Земли глобальной размерности.

Атмосфера. Первичная атмосфера состояла из газообразных продуктов, выделяющихся при вулканических извержениях (около 7% от массы излившихся базальтов). В состав газов входили пары воды, метан, углекислота, аммиак, азот, водород с примесью инертных газов (Ar, Kr, Xe, He) и так называемые кислые дымы, выделяемые вулканами (HF, HCl, борная кислота, H_2S и др.). В атмосфере древнего типа преобладали NH_3 , CH_4 , CO_2 . «Свободный O_2 , возникавший под влиянием фотодиссоциации в верхних слоях атмосферы, окислял аммиак до свободного азота и воды, а CH_4 до углекислоты и воды; окислялся также H_2S до SO_2 ... происходила медленная трансформация газовой смеси в направлении

накопления в ней главного компонента современной атмосферы – азота» (Страхов, 1963).

Океан. При охлаждении пары воды, находящиеся в первичной атмосфере, переходили в жидкое состояние, формируя первичный океан. В те далекие времена по сравнению с современностью было иное соотношение суши и моря. По реконструкции Н. П. Васильковского (1973), водами первичного океана было покрыто более 98% поверхности Земли, а его средняя глубина составляла около 810 м. Объем воды в первичном океане составлял всего 34% от объема водной массы современного океана. Гипсографическая кривая была очень пологой.

Химический состав ²первозданного² океана отличался от современного. Воды океана были, несомненно, очень кислыми и являлись по существу более или менее крепким раствором HCl, HF, H₃BO₃, SiO₂ с рН, близким к 1–2. В этой воде были растворены также и некоторые газы – H₂S, CH₄ и другие углеводороды, а также CO₂, но сульфатов еще не было или они существовали только в следах. Тот же свободный кислород, который выделялся при подводных излияниях базальтов, тут же расходовался для окисления H₂S в SO₂ (Страхов, 1963; Бгатов, 1985). Однако важен сам факт присутствия, пусть и весьма кратковременного, геохимической энергии свободного кислорода, выделявшегося при подводных излияниях базальтов. «К концу начального этапа в результате интенсивно протекавших процессов нейтрализации кислые – за счет сильных кислот – океанские воды превратились в воды хлоридного типа, которые отличались от современных вод этого типа обилием хлоридов Al, Fe, Mn, полным отсутствием растворенных карбонатов и ничтожным – сульфатов. Газовая фаза этих вод была представлена главным образом CO₂, отчасти N₂, H₂ при полном отсутствии свободного кислорода. ... Иначе говоря, хотя процесс нейтрализации сильных кислот и сопровождался несомненным подъемом рН, однако и по завершении его воды оставались еще значительно кислыми; только носителями кислотности стали уже не сильные кислоты, а слабые – прежде всего, конечно, H₂CO₃, потом H₃BO₃ и др. Нейтрализация сильных кислот в гидросфере

и переход к кислотности, обусловленной H_2CO_3 , и было основным содержанием начального (азойского) этапа эволюции гидросферы» (Страхов, 1963).

Ландшафтной сферы еще не было: на дневную поверхность выходили непосредственно горные породы, слагавшие земную кору.

Земная кора. В ней сформировался лишь базальтовый слой за счет потоков лав основного состава. Литогенез был в основном представлен его вулканогенно-осадочным типом. Это были, прежде всего, лавы и массы рыхлого пеплового материала и некоторое количество более или менее выветрелых терригенных осадков обычного типа. Из числа хемогенных, несомненно, имело место накопление хемогенного кремнезема и, вероятно, основных хлоридов Fe, Al, Mn, сульфидов тяжелых металлов, а также фторидов Ca, Mg, Fe, Al; заведомо не существовало никаких карбонатных накоплений, а также сульфатов Ca и Mg. Полностью отсутствовали галогенные породы (Страхов, 1963).

Итак, в результате добиосферного развития Земли сформировались три из четырех естественных тела глобальной размерности (атмосфера, океан и земная кора литосферы), которые впоследствии войдут в качестве основных элементов в систему биосферы. В газовой оболочке нашей планеты появились первые защитные уровни, которые смягчали воздействие космоса на поверхность Земли. Океан занимал 98% всей поверхности Земли, хотя объем его водной массы составлял всего лишь 34% современного объема океана, а средняя глубина была порядка 800 м (по сравнению с 4 000 м в современном океане). Суша еще была очень невелика (всего около 2%), но внешний круговорот воды уже начал осуществляться. Земная кора состояла из одного базальтового слоя, а среди типов литогенеза явно преобладал вулканогенно-осадочный. Словом, возникли все необходимые предпосылки для возникновения живого вещества: сформировалась система внешнего круговорота воды, в которой поддерживались термодинамические условия, приемлемые для существования живого вещества, в морские воды постоянно поступала гео-

химическая энергия свободного эндогенного кислорода. Правда, она тут же расходовалась на разнообразные реакции окисления.

Современные взгляды на возникновение биосферы

Человечество всегда интересовал вопрос происхождения жизни на Земле. Еще в XVII в. Реди сформулировал свой знаменитый принцип «Все живое от живого». Этот принцип В. И. Вернадский считал великим эмпирическим обобщением, не развенчанным и на современном этапе развития науки. Поэтому в конце XIX и начале XX вв. среди естествоиспытателей (К. Бернар, Г. Гельмгольц, Г. Рихтер, С. Аррениус и др.) широкое распространение получили идеи вечности жизни и ее занос на нашу планету из космоса.

В I половине XX в. появились первые результаты исследований А. Н. Баха и его учеников. Они стремились осуществить абиогенный синтез биоорганических соединений. В те же годы А. И. Опарин опубликовал свою знаменитую гипотезу о возникновении жизни в восстановительных условиях первичной атмосферы Земли. Неменьшие успехи были достигнуты во II половине XX в. в биохимии и молекулярной биологии, раскрывшие механизмы синтеза белковых молекул. Как показали многие исследователи, из смеси газов и паров воды могли возникать разнообразные органические соединения при особых внешних воздействиях (ионизирующее излучение, действия электрических разрядов, ультрафиолетовое облучение). Так были экспериментально синтезированы многие простейшие органические соединения (аминокислоты, сахара и т. д.). В добиосферный этап развития нашей планеты всех защитных уровней еще не было, и до поверхности Земли доходили многие космические излучения. Поэтому появление простейших органических соединений в результате абиогенеза вполне возможно.

В 30-е гг. XX в. В. И. Вернадский перевел обсуждение возможности происхождения жизни на Земле в совершенно иную плоскость. Первым делом он уточнил формулировку принципа Реди и показал, что этот принцип не отрицает абиогенеза, а только указывает пределы, в которых абиогенез отсутствует (в преде-

лах биосферы). Он подчеркнул: «Научно вопрос о начале жизни на Земле сводится ... к вопросу о начале в ней биосферы. ...

Говоря о появлении на нашей планете жизни, мы в действительности говорим только об образовании на ней биосферы» (Вернадский, 1960).

«В биосфере всегда наблюдается, говоря терминами геохимии, разнородное живое вещество и жизнь всегда исполняла одновременно разнородные биогеохимические функции» (Вернадский, 1960 г). Он считал, что с самого начала биосферы живое вещество, входящее в нее, должно было быть сложным телом, а не однородным веществом. Его биогеохимические функции по разнообразию и сложности не могут быть уделом одного какого-то вида. «Первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-нибудь вида организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни. Должны были сразу появиться биоценозы». В настоящее время мысль Вернадского об одновременном возникновении на Земле четырех основных форм организации живого вещества (организмов, видов, биоценозов и биосферы) находит себе все больше сторонников среди естествоиспытателей (Колчинский, 1990). Еще одну чрезвычайно важную мысль высказал В. И. Вернадский. Он считал, что абиогенез на Земле, если его допустить, должен проходить вне известной нам эволюции. «Дело в том, что эволюционный процесс, какую бы форму его мы ни взяли, всегда идет уже внутри биосферы, т. е. в живой природе» (1960 в). Сейчас полагают, «что предбиологическая эволюция шла очень быстро. Ее основные изобретения² (абиогенный синтез органических соединений, формирование матричного синтеза органических молекул, образование жизни вириодного типа, обладающей точным аппаратом самовоспроизведения макромолекулярных комплексов РНК и ДНК, развитие прокариотов) заняли гораздо меньше времени, чем вся последующая эволюция жизни» (Колчинский, 1990).

Эти взгляды В. И. Вернадского были блестяще реализованы в последней четверти XX в. в исследованиях Г. А. Заварзина. Он

показал, что наиболее древние остатки живых организмов, из известных нам, установлены в горных породах, возраст которых примерно 3,5–3,9 млрд лет. Эти окаменелые остатки древнейших организмов (цианобактерии) названы микрофоссилиями. В метеоритах, возраст которых более 4,5 млрд лет, тоже нашли бактериоморфные формы весьма похожие на микрофоссилии цианобактерий (Заварзин, 1999 и др.). Эти данные свидетельствуют, что примитивные формы живых организмов были распространены и за пределами нашей планеты.

Цианобактерии относятся к прокариотам. Они в те далекие времена были основными продуцентами, т. е. теми, кто создает первичную массу органики из неорганических веществ в результате фотохимических и других реакций. Не исключено, что в короткий добиосферный период биогеохимические процессы были не замкнуты. Однако ограниченность биогенных веществ вынудила биоту создать замкнутые биогеохимические циклы. В результате неминуемо должны были появиться деструкторы, которые стали бы разлагать органическое вещество до исходных неорганических соединений, тем самым решая вопрос с ресурсами для дальнейшего развития биоты. Этими деструкторами тоже были бактерии – органотрофы. Цианобактерии и бактерии органотрофы кооперировались и образовывали четко работающую систему. «Трофическая сеть в анаэробных сообществах представляет согласованную систему не менее четкую, чем транспортная сеть в промышленном производстве» (Заварзин, 1999). С этого простейшего биоценоза, образованного бактериями, и возникла биосфера.

Откуда появилась диссимметрия у живого вещества, пока остается тайной за семью печатями. Не исключено, что белковые тела первых цианобактерий «собирались» на кристаллах кварца, которые часто встречаются в прибрежной полосе моря. Среди этих кристаллов кварца были как правые, так и левые формы. И среди белковых тел бактерий стали формироваться также и правые, и левые формы. Левизна в строении белковых молекул стали передаваться по наследству при размножении. Возможно, так и возникла диссимметрия живых организмов.

Древнейший этап развития биосферы

Продолжительность самого первого этапа развития биосферы оценивается в 2,5–2,9 млрд лет (от 3,5–3,9 млрд до 1,0 млрд лет). Он занимал порядка 70–75% всей истории биосферы и был в 2,5–4 раза продолжительнее добиосферного этапа развития Земли. Самым главным событием этого этапа было появление в океане в результате химической эволюции живого вещества. Оно было организовано в первые примитивные бактериальные биоценозы, состоящие из цианобактерий и органотрофов.

Океан, как показали расчеты Н. П. Васильковского (1973), на этом этапе значительно увеличил свои размеры, хотя его поверхность и сократилась. К концу этапа океан занимал примерно 87% поверхности Земли (против 98% на предшествующем этапе). Значительно (в 2,3 раза) увеличилась водная масса, достигнув 80% объема современного океана. Почти в 3 раза увеличилась и средняя глубина (с 810 до 2 510 м). Такое сокращение поверхности океана с одновременным увеличением его водной массы было следствием того, что рельеф земной поверхности стал более расчлененным, более контрастным (увеличился наклон гипсографической кривой), за счет формирования древних платформ, которые по существу представляли собой ядра будущих континентов.

Самое главное событие – в океане появились древнейшие цианобактерии, которые на дне океана образовывали своеобразные маты. Их окаменевшие остатки, названные строматолитами, широко развиты во всех протерозойских породах. Строматолиты сформировали первые мощные карбонатные пласты на дне океана. Цианобактерии оказались той группой организмов, которая прошла через всю историю Земли и сыграла значительную роль в формировании биосферы современного облика. Благодаря им, возник феномен фотосинтеза. Живые организмы в виде «пленки жизни» отчетливо концентрировались по периферии древних водоемов, особенно вблизи крупных массивов суши. Это происходило из-за того, что воды, стекавшие с суши, несли с собой те минеральные вещества, которые были нужны для питания организмов. Такая пространственная локализация живого вещества в

водоемах вокруг суши имела далеко идущие последствия (Верзилин и др., 1976).

В развитии первых живых организмов произошли интересные изменения. На протяжении этого этапа трижды наблюдался спад в развитии строматолитов, когда сокращались площади, занятые их постройками. Причину этого исследователи видят в периодических изменениях климата, которые приводили к покровным оледенениям (цианобактерии были теплолюбивыми организмами). Первый ледниковый период зафиксирован около 2,2 млрд лет назад. Тогда льды толстым слоем покрывали континенты и моря. Охлаждение биосферы, скорее всего, происходило благодаря сочетанию ряда факторов, среди которых немаловажную, а может быть даже и ведущую, роль играло снижение парникового эффекта из-за уменьшения содержания CO_2 в атмосфере. Причину снижения содержания углекислоты в воздухе видят в широком развитии строматолитов в периоды межледниковья. Связывание CO_2 происходило в процессе образования карбонатных построек строматолитов. Последнее оледенение, оказавшееся фатальным для строматолитов, произошло как раз в конце этого этапа (перед неопротерозойской революцией). Оледенение обычно заканчивалось, когда из-за наземного вулканизма в атмосфере повышалось содержание углекислоты (порой до 300 раз выше от современного содержания).

Если цианобактерии были теплолюбивы, то эукариоты могли существовать и в холодных водах (первые эукариоты появились примерно 2 млрд лет тому назад, во время первого похолодания климата). Скорее всего, холодноводные условия, которые не раз возникали в протерозое, способствовали зарождению и дальнейшему развитию эукариот, которые смогли в силу более сложного строения приспособляться к таким условиям существования.

В целом на этом первом этапе господствовали цианобактерии и бактерии органотрофы. Они совместно освоили все биогехимические функции живого вещества (см. табл. 5). Кислородную функцию исполняли цианобактерии, поскольку побочным продуктом их жизнедеятельности был кислород. Так в биосфере появился второй фотосинтетический источник свободного

кислорода (наряду с эндогенным). Усиление притока свободного кислорода за счет фотосинтеза привело к существенным геохимическим последствиям. Так впервые под биогеохимическим воздействием живого вещества стал преобразовываться химизм естественных тел биосферы.

Таблица 10

*Средний состав газовой фазы в современной морской воде
и во включениях древних кремнистых пород
(по Ю. П. Казанскому и др., 1973)*

Возраст	Кол-во опреде- лений	Концентрация (в объемных процентах)			
		$H_2S, HCl,$ $HF, NH_3,$ SO_2	CO_2	O_2	N_2 и редкие газы
Современный океан	-	-	3,2	34,1	62,7
Верхний мел	3	-	4,9	20,1	75,0
Средний девон	2	-	7,6	18,0	74,4
Силур	3	-	31,8	13,6	54,6
Верхний протерозой	2	-	37,1	12,6	50,3
Верхний протерозой	11	-	34,5	13,7	51,8
Средний протерозой	3	-	31,8	11,9	56,3
Архей (?) – нижний протерозой	1	31,3	44,2	5,5	19,0
Архей	7	35,1	61,1	-	3,8

Благодаря этому, произошли кардинальные изменения в химизме океанических вод. До сих пор характер океанических вод был хлоридным с высоким содержанием восстановителей (сероводорода и закисного железа). Разросшаяся суша способствовала развитию на ней интенсивного химического выветривания. В результате с континентов в океан пошел все возрастающий поток растворенных карбонатов натрия, калия, кальция, магния, железа и марганца. Хлоридный состав океанических вод стал преобразоваться в хлоридно-карбонатный (Виноградов, 1967; Страхов, 1963). О газовой фазе воды древних океанов можно судить по результатам исследований газового состава включений в древних кремнистых породах (табл. 10). Данные табл. 10 показывают, как постепенно в биосфере менялся состав раство-

ренных в морской воде газов, а следовательно, и в атмосфере: с течением времени увеличивалось содержание кислорода и азота при одновременном сокращении углекислого газа.

Благодаря возросшему поступлению в океан кислорода постепенно окислялись такие восстановители, как сероводород и закисное железо. Они превращались в сульфаты и окислы железа. В результате океанические воды становились хлоридно-карбонатно-сульфатными. Балансовые расчеты показали, что если исходить из массы органического углерода в осадочных породах, то этой массе должна соответствовать не только масса кислорода в атмосфере, но и кислорода, входящего в состав сульфатов океанических вод и в окисные руды железа, так называемые железистые кварциты. (Именно такое биосферное происхождение имеют железные руды Курской магнитной аномалии, дающие сейчас нам лучшее сырье для производства чистого железа.) После того как были окислены все запасы сероводорода и восстановленного железа в водах первичного океана, кислород из океана стал поступать в атмосферу.

Атмосфера. Мы не знаем, какой была масса атмосферы на первом этапе развития биосферы, но, скорее всего, она была значительно меньше современной. Первоначальный состав атмосферы начал меняться за счет появления кислорода. Он поступал в атмосферу сначала за счет фотохимических реакций с H_2O и CO_2 . Но этот источник, как полагает А. П. Виноградов (1967), мог дать не более 0,1% по сравнению с современной атмосферой. Вторым, более мощным, источником свободного кислорода был подводный базальтовый вулканизм, но первоначально поступления из этого источника шли на окисление различных соединений, содержащихся в морской воде. И наконец, третий источник (фотосинтез) – выделение свободного кислорода как побочного продукта жизнедеятельности цианобактерий. Появление свободного O_2 (сразу из трех источников) привело к окислению $\text{CH}_4 \rightarrow \text{CO}_2$ и, следовательно, к стабилизации карбонат-бикарбонатной системы в океанической воде. Углекислый газ (CO_2) из атмосферы практически нацело был извлечен жизнью, когда начали отлагаться биогенные карбонаты. Продукты серы – H_2S , SO_2 и другие

перешли в SO_4^{2-} , изменив состав океанической воды. NH_4^{1+} , вероятно, был исчерпан организмами и окислен в элементарный азот. Так с помощью биоты создалась мощная современная азотно-кислородная атмосфера. Когда содержание кислорода достигло примерно 1% от современного уровня, стала возможной жизнь аэробных организмов. Появление их знаменует первую перестройку системы биосферы в истории ее развития.

Литосфера. На этом этапе, помимо базальтового слоя земной коры, стал интенсивно формироваться и гранитный слой. Он сложил фундамент древних платформ, которые по существу представляли собой ядра будущих континентов. Континентальные блоки заняли, по оценке Н. П. Васильковского (1973), порядка 13% ее поверхности. Образование блоков гранитного слоя явилось отдаленным последствием тех геохимических преобразований в океане и атмосфере, которые возникли под влиянием первых живых организмов (появление свободного кислорода и сокращение содержания CO_2). Рост участков суши, изменения химизма атмосферы и океана в конечном счете привели к тому, что появился, наряду с вулканогенно-осадочным, и гумидный тип литогенеза. Именно в нем и происходило пространственное отделение окислов кремнезема от железа и алюминия.

Итак, на этом древнейшем этапе развития биосферы главным событием было появление первых биоценозов живого вещества, образованных бактериями (цианобактериями и органотрофами). Именно благодаря их биогеохимической активности произошли серьезные химические преобразования всех естественных тел биосферы. В целом в биосфере восстановительная среда постепенно сменялась окислительной. Произошли кардинальные изменения состава океанических вод. Они из хлоридных стали сперва хлоридно-карбонатными, а затем и хлоридно-карбонатно-сульфатными. Началось мощное биогенное образование карбонатов, а также отложение железистых кварцитов. Появились крупные блоки гранитного слоя земной коры в виде древних платформ, которые образовали ядра будущих континентов. В появлении и разрастании этих древних платформ некоторые исследователи видят результат жизнедеятельности живых организмов,

которые с момента своего появления начали преобразовывать поверхность нашей планеты. Они способствовали консервации и накоплению солнечной энергии в толщах осадочных пород, окаймлявших древнейшие участки суши. Продолжался рост водной массы океана, усложнялся рельеф земной поверхности. На этом этапе мы впервые фиксируем существенные изменения климата, которые выразились в трех волнах резкого похолодания, сопровождавшихся покровным оледенением. В атмосфере увеличивалось содержание азота и кислорода, исчезал метан и сокращалось содержание CO_2 . Так к началу неопротерозойской революции бактериальными сообществами была создана новая биогеохимическая среда.

Неопротерозойский этап в развитии биосферы

Первая перестройка системы биосферы произошла около 1 млрд лет тому назад, в начале позднего протерозоя (в рифее). К этому рубежу приурочена неопротерозойская революция в развитии живого вещества, в результате которой широкое развитие получили эукариоты. Появилась та принципиально новая форма живого вещества, с жизнедеятельностью и биогеохимической функцией которого связано кардинальное преобразование всей биосферы (потоков энергии и круговоротов химических элементов). С появлением эукариотов окончательно сложилась принципиальная схема потоков энергии в биосфере. Этот этап длился до рубежа в 570 млн лет, когда живые организмы освоили кальциевую функцию, что привело к очередной перестройке биосферы (см. ниже). Таким образом, длительность рассматриваемого этапа примерно 430 млн лет или около 11–12% продолжительности всей истории биосферы.

Океан. Поверхность океана продолжала сокращаться, а его водная масса увеличивалась на 12% (92% от современного объема). Увеличилась средняя глубина океана до 3 200–3 300 м, среди морских бассейнов существовали глубоководные и мелководные на древних платформах (Васильковский, 1973).

Живое вещество по-прежнему было сосредоточено только в океане, в структуре которого произошли существенные изменения. Увеличение содержания кислорода в атмосфере до 1% от современного привело к увеличению его концентрации и в морской воде, а

это создало условия для жизни аэробных организмов. Этим не замедлили воспользоваться эукариоты, которые долго ждали своего часа (более 1 млрд лет). Именно их массовое развитие называют неопротерозойской революцией. Она выражалась в развитии одноклеточных организмов (протистов) с эукариотной клеткой довольно сложного строения, а также многоклеточных организмов. Необходимо подчеркнуть, создание трофической системы в бактериальных сообществах и появление в неопротерозое эукариотных одно- и многоклеточных организмов связано с реализацией одного и того же принципа – **кооперации**. Именно в соответствии с этим принципом на разных уровнях организации живого вещества возникли одно- и многоклеточные организмы, а также экосистемы.

Неопротерозойская революция происходила в океане, который по своему химическому составу начал приближаться к современному составу океанических вод. Атмосфера позднего протерозоя начинала приобретать азотно-кислородный состав, хотя концентрации отдельных газов в ней отличались от современных. Побочный продукт жизнедеятельности цианобактерий – кислород – был для всего живого в то время жутким загрязнением биосферы. Но именно биогенный кислород привел к преобразованию геохимических условий, к которым была вынуждена приспосабливаться биота.

С тех далеких времен в биоте началось преимущественно морфологическое развитие эукариот, которое привело к биоразнообразию, наблюдаемому сейчас. Мы не знаем, **почему** появились эукариоты, но знаем, **как** они возникли. Возникали разные комбинаторные соединения бактерий, которые в конечном счете привели к появлению уже среди протистов двух основных типов клеток (растительных и животных) (Заварзин, 1999). Из протистов (растительных и животных) сначала произошли колониальные, а затем и многоклеточные растительные и животные организмы.

Все переходы от колониального способа жизни к многоклеточности возможны только для эукариотов. Здесь в большей степени проявляется принцип «матрешки», когда на маленькую куклу одевается большая. Доминирующим становится процесс усложнения с последующей дифференциацией функций клеток внутри организма и формированием тканей, отличающих коло-

нии от многоклеточных организмов (Заварзин, 1999). Остатки этой бесскелетной фауны венда известны из верхнего протерозоя Австралии, Алданского щита Сибири, на беломорском побережье Кольского полуострова.

Главным событием неопротерозойской революции были добавление мощного **фотосинтеза** у эукариотных водорослей и все убыстряющийся рост массы биоты, усложнение ее организации. Органическое вещество становится постоянным, обязательным компонентом осадочных пород (от долей процента до 1% (Страхов, 1963)). В целом в океане продолжалось хемогенное и биогенное образование больших толщ карбонатных пород – известняков и доломитов. Такое захоронение в осадках большого количества CO_2 приводило к падению ее содержания в атмосфере.

Атмосфера, как уже отмечалось выше, благодаря фотосинтезу зеленых водорослей, стала приобретать азотно-кислородный состав. Она освобождалась (благодаря интенсивному карбонатобразованию) и от CO_2 , все больше приближаясь к современной атмосфере, хотя концентрации отдельных газов в ней еще отличались от современных.

Литосфера. Продолжался рост гранитного слоя земной коры, который слагали древние платформы – Гондванскую, Северо-Американскую, Восточно-Европейскую, Сибирскую и Китайскую. Этот континентальный блок, по оценкам Н. П. Васильковского (1973), уже занимал чуть меньше 25% земной поверхности. Гипсографическая кривая стала существенно круче. На суше продолжало идти интенсивное химическое выветривание. Среди литогенезов были представлены уже все типы. Не исключено, что на этом этапе произошло формирование большого круговорота солнечной энергии.

Итак, на этом этапе продолжалось дальнейшее разрастание древних платформ, на которых формировались мелководные морские бассейны. В этих мелководных морях получили широкое распространение эукариоты, как одноклеточные, так и примитивные многоклеточные. И именно их широкое развитие стало главным событием этого этапа. Фотосинтез эукариотических и прокариотических водорослей резко усилило кислородную био-

геохимическую функцию живого вещества, что, в свою очередь, способствовало более быстрому геохимическому и биогеохимическому преобразованию водных и воздушных масс биосферы, которые по своему составу стали приближаться к современным.

Раннепалеозойский этап развития биосферы

Этот этап развития биосферы охватывает всего 160–170 млн лет (с 570 млн лет до 400–410 млн лет, в течение кембрийского, ордовикского и силурийского периодов). По своей продолжительности он сравнительно короткий: охватил всего лишь около 4–4,8% всей длительности истории биосферы, но значимость его была колоссальна, так как в течение его создались условия, которые позволили живому веществу освоить новое для них пространство – сушу возникших континентов.

Вторая кардинальная перестройка биосферы произошла 570 млн лет тому назад, когда среди эукариотов (растений и животных) появились формы, освоившие построение минерального скелета из карбоната кальция.

«Биоминерализация становится внутриклеточным процессом и не зависит от внешних условий. Образовавшийся скелет может растворяться или же захороняться в виде биогенной известняковой породы, созданной кокколитофоридами, фораминиферами – протистами, колониальными губками, коралловыми группировками или же моллюсками на очень широкой шкале биологической эволюции. Меняется и сопряженный с кальциевым цикл неорганического углерода. Этот цикл в свою очередь сопряжен с циклом органического углерода соотношением 1:1, поскольку осаждение карбоната из бикарбоната требует удаления из сферы реакции агрессивной уголекислоты, как это происходит и сейчас в экосистеме кораллов или известковых водорослей» (Заварзин, 1999).

В результате стал меняться газовый состав атмосферы: в ней уменьшилось содержание углекислого газа и увеличилось содержание кислорода за счет фотосинтеза водорослей, которые получили массовое развитие в мелководных морях. В карбонатных породах литосферы содержится в 15 000 раз больше CO_2 , чем в атмосфере. Растения ежегодно поглощают 1/35 всего CO_2 , содержащегося в атмосфере. Как только содержание кислорода в

атмосфере достигло примерно 10% (от современного уровня), начал образовываться седьмой защитный уровень – озоновый слой. Это имело далеко идущие последствия: жесткое ультрафиолетовое излучение, губительное для биоты, стало задерживаться озоновым экраном и перестало доходить до дневной поверхности. Создались условия для пышного развития живых организмов на мелководье, а потом и для выхода на сушу животных и растений.

Океан на этом этапе занимал около 77% поверхности земли. Но характер морских бассейнов претерпел существенные изменения. Среди них выделялись мелководные эпиконтинентальные моря, геосинклинальные бассейны с более расчлененным рельефом. И наконец, существовал третий тип – глубоководные океанические бассейны типа Тихого океана. Главным сосредоточением морских организмов были мелководные платформенные моря и геосинклинальные бассейны.

Органический мир кембрия, ордовика и силура за последние 200 лет достаточно хорошо изучен палеонтологами. Долгое время исследователей поражала внезапность появления с самого раннего кембрия всех основных типов животного мира и низших растений. Но потом выяснилось, что эта внезапность только кажущаяся. Живые организмы с начала кембрия освоили кальциевую функцию и стали строить свои раковины и скелеты из карбоната кальция, что способствовало лучшему сохранению их остатков в горных породах. Поэтому хотя все основные типы животных и примитивных низших растений появились еще во время неопротерозойской революции, на предыдущем этапе, но они смогли продемонстрировать все свое разнообразие только тогда, когда у них появились твердые скелеты и раковины.

Среди животных преобладали беспозвоночные, хотя в ордовике уже появились первые бесчелюстные позвоночные. Все животные и низшие растения обитали преимущественно в мелководных морях древних платформ. К концу этапа биоразнообразие выросло примерно в 10 раз. Возможно, что на этом этапе бактериальные сообщества начали осваивать подземную биосферу.

Интенсивное извлечение карбоната кальция из морской воды привело к тому, что она из хлоридно-карбонатно-сульфатных ста-

новились хлоридно-сульфатной, приближаясь по своему химическому составу к водам современного океана. Однако их соленость не оставалась постоянной. Она то увеличивалась, то уменьшалась. Разросшиеся континентальные массивы суши поставляли все больше и больше растворимых солей в океан, что не могло не вызывать увеличение его солености. С другой стороны, в мелководных полузамкнутых морях, расположенных на древних платформах, во время регрессий происходило осаждение солей из морской воды, соответственно уменьшалось содержание солей в морской воде. В результате сложилось динамическое равновесие, которое поддерживало соленость морских вод около средних значений.

Атмосфера. Благодаря фотосинтетической деятельности водорослей, получивших широкое распространение в мелководных бассейнах, шло постепенное накопление кислорода в атмосфере. Одновременно сокращалось в ней и содержание CO_2 . Она использовалась живыми организмами для построения внутреннего или наружного карбонатного скелета. Когда содержание кислорода достигло 10% современного, произошло формирование последнего защитного уровня биосферы – озонового слоя. Этим были созданы предпосылки для завоевания суши живыми организмами.

Земная кора. Разросшиеся в предшествующее время блоки гранитного слоя земной коры образовали древние платформы со сравнительно ровным рельефом. К ним относится Североамериканская, Русская, Сибирская и Китайская. Платформы были существенно приподняты над океаническим дном, расположенным на базальтовом слое земной коры. Этот континентальный блок занимал порядка 23% земной поверхности.

Временами морские воды заливали древние платформы, полностью или частично. Такие наступления моря называются трансгрессиями. В результате образовывались мелководные обширные эпиконтинентальные моря, где кипела жизнь. Временами воды уходили с древних платформ, которые вновь становились сушей. Такой отход моря называют регрессиями морского бассейна. Для рассматриваемого этапа было характерно три волны трансгрессий и регрессий. По окраинам древних платформ и между ними разви-

вались более глубоководные геосинклинальные бассейны с резко расчлененным рельефом дна и развитым вулканизмом.

Итак, главные события этого сравнительно короткого этапа были связаны с дальнейшим биогеохимическим преобразованием водных и, главным образом, воздушных масс (содержание кислорода неуклонно увеличивалось, а углекислого газа снижалось). Это следствие освоения живыми организмами кальциевой функции и увеличения содержания кислорода в атмосфере. Образование последнего защитного уровня биосферы (озонового экрана) создало условия для выхода морских организмов на сушу.

Позднепалеозойский этап развития биосферы

Очередная перестройка биосферы произошла около 410–400 млн лет тому назад, в конце силура, когда образовался наземный растительный покров, изменивший все биогеохимические и геофизические процессы. Тогда произошло формирование четвертого естественного тела биосферы глобальной размерности – ландшафтной оболочки, появившейся на континентах и островах.

О верхней границе этого этапа нет единого мнения. Одни исследователи (Заварзин, 1999) склонны продолжать его вплоть до настоящего времени, не видя принципиальных изменений среди живых организмов. Другие (Баренбаум, 2000) ограничивают его рубежом, расположенным где-то в поздней юре или на границе ее с меловым периодом (140–150 млн лет тому назад). На этом рубеже произошла быстрая перестройка всей глобальной циркуляции вещества в биосфере. Если принять последнюю точку зрения, то продолжительность этапа составит около 250–260 млн лет (6,5–7,7% длительности всей истории биосферы).

Океан на этом этапе все больше приобретал свои современные черты, хотя соотношение суши и моря, а также объем океанических вод не оставались постоянными. На этом этапе наблюдалось четыре морских трансгрессии, во время которых морские воды проникали далеко вглубь материков, образуя обширные мелководные эпиконтинентальные моря. В них, равно как и в геосинклинальных морях и открытом океане, обитали самые разнообразные морские животные и растения. Состав их видов, родов и семейств

не оставался постоянным, он обновлялся. Наиболее крупные изменения произошли на рубеже палеозоя и мезозоя.

В самом начале этапа, в девонском периоде, в морях были широко представлены самые разнообразные рыбы панцирные, кистеперые, двоякодышащие и т. д. Недаром девонский период называют «веком рыб». От некоторых из них произошли первые наземные позвоночные. Отдельные представители этой древней фауны рыб дожили до современности и обитают у восточного побережья Африки в районе Коморских островов.

«В океанах продолжается рост биомассы и расползание живой материи по дну; бентос захватывает все новые и новые участки глубокого дна; подвигается в пелагическом направлении и планктон, что, несомненно, также увеличивает биомассу морских организмов. В целом, поэтому за относительно короткий промежуток времени живое вещество количественно возрастает, вероятно, не менее чем в 3–3,5 раза. Увеличение биомассы живой материи сопровождается усложнением ее качественного состава и, что особенно важно, использованием организмами ряда минеральных компонентов для построения наружного и внутреннего скелета: SiO_2 , CaCO_3 , MgCO_3 , фосфатов, SrSO_4 , BaSO_4 ; ряд малых элементов (Cu, V и др.) используются в метаболизме клеток, участвуя в строении сложных металлоорганических соединений (гемоциан и др.) Тем самым в огромной степени увеличивается воздействие биоса на всю геохимию океана и атмосферы. ... Перемены произошли в составе газовых компонентов гидросферы, где также резко убывла CO_2 и соответственно возросло содержание O_2 . Это означало резкий рост Eh и pH морской воды. Впервые она стала щелочной и все более щелочной по мере приближения к современности. ... Обилие кислорода в морской воде привело к тому, что окислительная пленка становилась в океанах и морях все более мощной и все более длительно существующей. ... В то же время рост биомассы планктона и бентоса и их расползание от берега к центру бассейнов увеличивали площадь развития восстановительной зоны в осадках; зона эта перемещалась все более в пелагическом направлении. Это привело к тому, что осадки центральных областей всех платформенных и геосинклинальных

морей стали настолько богаты $C_{\text{орг.}}$, что восстановительная зона в них всегда возникала. Только в центральных частях океанов, в связи с очень малым поступлением в них $C_{\text{орг.}}$ и большей стабильностью органического вещества, восстановительной зоны в илах не возникало и до сих пор эта область характеризуется резко окисленными красноцветными осадками» (Страхов, 1963).

Атмосфера постепенно становится все более азотно-кислородной за счет поступления O_2 , образовавшегося в процессе фотосинтеза наземных и водных растений и истощения CO_2 при биогенном образовании карбонатных отложений в морях и океанах.

Земная кора континентального типа продолжала наращиваться как вокруг древних платформ, так и путем создания молодых платформ (Западно-Европейской, Марокканской, Скифско-Туранской). Одним из примечательных событий было оледенение части поверхности Земли (это случилось примерно 270 млн лет тому назад, в позднем палеозое). Тогда льды покрыли древнюю платформу Южного полушария Гондвану. Потом это покровное оледенение растаяло. Периодически (через 40–60 млн лет) возникали орогенные эпохи, когда создавались горы. Это сопровождалось резким усилением наземного вулканизма. Во время вулканических извержений увеличивалось поступление на дневную поверхность радиоактивных элементов, что в свою очередь вело к повышению естественного радиоактивного фона как наземной среды, так и морской воды.

Ландшафтная сфера. Начало формирования этого самого молодого, по меркам геологического времени, естественного тела биосферы было положено в конце силура – начале девона выходом растений и животных на сушу. Такое расширение поля жизни стало возможным после возникновения последнего защитного уровня биосферы (озоновый экран). Первыми заселили сушу микроорганизмы: силикатные бактерии и лишайники. Они приняли самое активное участие в процессах выветривания горных пород. И с этого момента выветривание превратилось из физико-химического процесса в биогеохимический. Освоение

новой сухопутной ниши микроорганизмами привело также к уменьшению содержания CO_2 в атмосфере и гидросфере.

«В конце силура – девоне началось формирование растительного покрова, когда фотосинтезирующая поверхность была вынесена в атмосферу из водной среды. Кульминация формирования растительного покрова достигла в карбоне. С тех пор наземная жизнь протекает в аэротопе – пространстве от почвы до верхушек деревьев – и в почве как корнеобитаемом слое. Вынос фотосинтезирующей поверхности в атмосферу происходил с образованием органического скелета стебля и с накоплением больших масс целлюлозы и лигнина. Эти соединения изменили количественные соотношения в наземном углеродном цикле. Изменился и атмосферный гидрологический цикл за счет появления эватранспирации (испарения воды наземной растительностью). Отсюда стал иным и процесс денудации. Растительный покров тесно связан с развитием грибного мицелия в почве, поэтому растительный покров следует рассматривать как растительно-грибную систему ... наличие грибов на поверхности континентов как предварительное условие развития растительности чрезвычайно важно, так как обуславливает замыкание углеродного цикла потенциально мощным процессом деструкции, до того как появятся новые продуценты ... Деятельность животных связана, прежде всего, с биотурбацией, но в общих биогеохимических циклах они играют модифицирующую, а не определяющую роль. Вся биосфера этого типа существенно аэробна, исключая лишь относительно небольшие анаэробные карманы в амфибиальных ландшафтах, где происходило накопление углей – углеродный цикл был разорван. Таким образом, платформенные области стали играть существенно иную роль в экономике планеты» (Заварзин, 1999). Об этом говорят и современные оценки источников поступления биогенного кислорода в атмосферу: примерно 50% кислорода дают морские растения и 50% наземная растительность. Если учесть, что суша занимает всего лишь 1/3 поверхности планеты, а моря и океаны 2/3, то процесс фотосинтеза на суше идет интенсивнее примерно в два раза.

В ландшафтной оболочке с самого начала возникает ряд весьма существенных новообразований, которые сыграли значительную роль в развитии всей биосферы. К ним относятся почвы и болота.

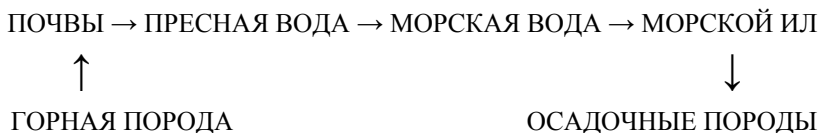
Почвы. В них содержание живого вещества достигает нескольких десятков процентов веса. Образование почв началось, когда микроорганизмы физико-химический процесс выветривания превратили в биогеохимический. Не менее важно было развитие в карбоне сплошного покрова наземной растительности, которая своими корнями скрепила верхний рыхлый слой, образовавшийся на материнских породах. Как подчеркивал В. И. Вернадский, почва представляет собой «область наивысшей геохимической энергии живого вещества, это важнейшая по своим геохимическим последствиям лаборатория идущих в ней химических и биохимических процессов» (1960 б).

Химические элементы в почвах, как указывал В. И. Вернадский (1960 г), находятся в трех средах. *Среда А* – это малоизмененные обломки материнских пород, на которых образовалась почва. *Среда В* – живое вещество почвы и его более или менее разложившиеся остатки. В них могут концентрироваться, по меньшей мере, следующие элементы – В, С, N, O, H, F, Na, Mg, Al, Si, P, S, Cl, K, Ca, Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, As, Se, Sr, Mo, Ag, Sn, Ba, Au, Pl, Bi, Li, Sc, Br, Rb, J, Cs, Ce, (Y). *Среда С* – более или менее стойкие илистые почвенные минералы. Они мало растворимы в воде и концентрируются в почвах в виде тонких осадков. При разрушении почв илистые минералы могут переноситься реками в виде взвеси.

Такая концентрация химических элементов в почвах важна для снабжения развития наземной растительности микроэлементами. Если водные морские растения все необходимые элементы получают через поверхность тела из морской воды, в которой равномерно в тех или иных концентрациях содержится вся таблица Менделеева, то у наземных растений питание идет через корневую систему из почвы. Все необходимые микроэлементы наземные растения получают только из почвы. В ландшафтной среде нет такого равномерного распределения элементов, как в

морской воде. Поэтому создаваемая концентрация элементов в среде почвы и есть как бы своеобразный страхового фонд для растений. Иногда этот механизм дает сбой, что ведет к недостатку или избытку микроэлементов в почвах.

Кроме того, подчеркивал В. И. Вернадский, почвы играют огромную роль в мобилизации вещества на водосборных площадях при литогенезе (формировании состава пресных вод суши).



Почвы и растительный покров суши образовали своеобразный экран, который стал задерживать на суше многие биогенные элементы (N, P, K и ряд других), которые ранее беспрепятственно поставлялись в морские бассейны. Как считают Н. Н. Верзилин и др. (1976), это привело к перераспределению живого вещества между сушей и гидросферой, в которой его масса несколько сократилась.

Болота и связанное с ними угленакопление. Одновременно с образованием наземного растительного покрова появились болота, в которых началось угленакопление, достигшее своего максимума в карбоне и начале перми. Потом эпохи угленакопления регулярно повторялись при периодически повторявшихся увлажнениях климата, когда обилие влаги способствовало пышному развитию наземных растений.

Цепочка (растительная масса → торф → бурый уголь → каменный уголь) с точки зрения геохимии – это еще один канал изъятия CO₂ из атмосферы (помимо биогенного образования карбонатов). По существу почвообразование и угленакпление стали последними штрихами в возникшем большом круговороте солнечной энергии, о том механизме консервации энергии при литогенезе, о котором уже не раз упоминалось ранее.

Преобразования, происшедшие среди наземных живых организмов, были значительны. Ландшафтная оболочка – это совершенно другая среда обитания. Только на суше живые орга-

низмы в полной мере испытали на себе силу земного тяготения. В водной среде они развивались как бы в невесомости. На суше совсем другая симметрия среды, нежели в водной толще океана. Поэтому в ландшафтной сфере у живых организмов появилось много новых возможностей для развития в самых разных направлениях, которые были незамедлительно реализованы. Отметим некоторые из них.

Пионерами наземной растительности были споровые растения. Но очень быстро, уже в каменноугольном периоде, на смену им пришли представители голосеменных. Они господствовали на суше на протяжении всего этапа. Насекомые появились в древних мелководных водоемах болотистых девонских ландшафтов около 375 млн лет тому назад. Но они быстро приспособились к наземному образу жизни и широко распространились по сухопутным местообитаниям. В своем эволюционном развитии насекомые не избежали гигантизма: в каменноугольное время размах крыльев некоторых стрекоз достигал 70 см. Огромных размеров были и тараканы. Но такой гигантизм был лишь тупиковой ветвью. Выход из этого тупика был найден насекомыми на следующем этапе развития биосферы, когда появились цветковые растения.

Итак, на позднепалеозойском этапе главным событием в развитии биосферы было формирование ландшафтной сферы, в которой с наибольшей силой проявилась биогеохимическая функция живого вещества. Именно это привело к окончательному формированию той принципиальной схемы потоков энергии в биосфере, существующей до настоящего времени. Все естественные тела глобальной размерности стали приобретать современный облик, в том числе и круговороты химических элементов. В наземных условиях открылись новые возможности для эволюционных преобразований живого вещества. Они реализовались в мире растений появлением голосемянных, в животном царстве среди беспозвоночных – насекомых, среди позвоночных – их наземных форм.

Современный этап развития биосферы

Этот самый короткий этап (всего около 4% времени существования биосферы) начался около 150 млн лет тому назад с перестройки геохимических круговоротов. Тогда, по данным

А. А. Баренбаума (2000), установились современные константы геохимических равновесий. К началу этапа внутренняя структура биосферы окончательно сложилась в виде системы потоков энергии и круговоротов химических элементов, а все естественные тела глобальной размерности приобрели современные очертания. Скачкообразное изменение основной геохимической константы привело, вероятно, систему биосферы в неустойчивое равновесие, создав условия для возникновения новообразований среди живых существ. К ним относятся следующие крупные эволюционные преобразования живого вещества в ландшафтной сфере.

Появление среди растительности покрытосеменных и дальнейшая их коэволюция с насекомыми. К тому моменту, когда в меловое время появились цветковые растения, насекомые уже прочно освоились в биосфере, распространившись по всей ландшафтной оболочке. Их всюдность и помогла им сыграть решающую роль в возникновении и дальнейшем прогрессе доминирующих в настоящее время цветковых растений. А. Л. Тахтаджан, намечает следующую последовательность процесса развития покрытосеменных:

**Деревья → кустарники → полукустарники →
многолетние травы → однолетние травы.**

Современная цветковая растительность, насчитывающая 390 семейств, около 13 000 родов и не менее 240 000 видов, составляет основную массу растительного вещества биосферы. А без насекомых она существовать не может. Поэтому насекомые являются самыми непосредственными участниками производства основной первичной продукции биосферы. Хотя опыление цветковых растений и стало важнейшей функцией насекомых, этим далеко не исчерпывается их биосферная роль. Потребляя растительную пищу, они трансформируют ее в дефицитные животные белки и сами, в свою очередь, становятся трофической основой существования многочисленных видов позвоночных и беспозвоночных животных. Мир насекомых служит одним из основных каналов, по которому цепи питания рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопи-

тающих обогащаются животным белком. Ныне классу насекомых принадлежит более 70% видов животного царства. Насекомые активно включились в трансформацию органического вещества в биосфере. Их возможности еще далеко не исчерпаны. К примеру, тутовый шелкопряд за 40 дней увеличивает свою биомассу в 50 000 раз. На такое способны только бактерии. Насекомые выступают и как важнейшие санитары биосферы.

Освоение позвоночными воздушной среды. Птицы среди сухопутных позвоночных животных появились около 150 млн лет тому назад. Это событие было весьма значимым для эволюции биосферы. Птицы, наряду с насекомыми, освоили для своего передвижения воздушную среду и стали играть важную роль в миграции химических элементов в биосфере. Они с геохимической точки зрения являются антиподами рек, которые несут химические элементы в конечные водоемы стока, а птицы — с моря вглубь континентов.

Появление среди позвоночных животных млекопитающих, которые постепенно заняли среди них доминирующее положение. Среди млекопитающих весьма быстро пошел так называемый процесс цефализации (развитие и усложнение центральной нервной системы и головного мозга). Процесс цефализации постепенно развивался одновременно с эволюцией позвоночных, первые представители которых появились еще в ордовикском периоде. На современном этапе развития биосферы темпы цефализации среди млекопитающих резко увеличились, что привело к возникновению новых форм живых организмов, получивших принципиально новые возможности влиять на ход биосферных процессов. Вот как выстраивает появление этих новых форм Н. Н. Моисеев (1999).

К первому событию относится быстрое и массовое исчезновение в конце мелового периода (75–70 млн лет тому назад) динозавров. Причины их вымирания неясны. Однако, несомненно, что динозавры, сойдя с арены жизни, открыли дорогу млекопитающим, которые были современниками динозавров, занимая на «иерархической лестнице жизни» более низкую ступень.

Второе событие произошло в начале четвертичного периода в одной из групп млекопитающих. Тогда, благодаря резкому изменению климата, появились предки человека.

«При наступившем похолодании предки человека, австралопитеки, были вытеснены из тропических лесов в саванну. Их вытеснили более приспособленные для жизни в лесу человекообразные обезьяны. Вместо того чтобы погибнуть в опасной саванне, предок человека встал на задние лапы, освободил передние, научился использовать искусственные орудия и превратился из мирного вегетарианца в агрессивного хищника ... На заре палеолита на Земле существовало уже не просто умное животное – стал формироваться человек. Появился каменный топор, умение владеть огнем, навыки коллективной охоты» (Моисеев, 1999).

Однако первое же техническое изобретение (каменный топор) показало, что у техники есть и обратная сторона медали. Наши предки, получив в руки топор, не только стали сильнейшими из хищников и тем самым вышли из состава биоценоза, но они стали пускать его в дело без всяких ограничений, в том числе и в боях за самку. В развитии наших предков возникла тупиковая ситуация: каменный топор давал преимущества и вместе с тем неразумное его употребление (без разбора) ставило наших предков на грань исчезновения.

Третье событие связано с успешным разрешением возникшей тупиковой ситуации. В стадах наших предков возникло моральное табу «Не убий!» В этом предположении австрийского антрополога Лоренца, виден принцип кооперации в самоорганизации деятельности наших предков. Наиболее жизнеспособными оказались те племена и общины, у которых появилась мораль и которые смогли, учитывая индивидуальные различия соплеменников, выделить и сохранить свою интеллектуальную элиту, усложнив на кооперативных началах структуру своего общественного устройства. Сохранив интеллектуальную элиту, они, благодаря им, усовершенствовали технологию обработки камня и создали метательное оружие. «Эти обстоятельства имели катастрофические последствия: человек за относительно короткое время сделался абсолютным гегемоном, монополистом в животном мире и полностью использовал возможности новой техники. ... В результате он быстро извел крупных копытных – основу своего рациона и поставил свой биологический вид на грань го-

лодного вымирания. Количество населения, судя по сопоставлению неолитических и палеолитических стоянок, сократилось во много раз» (Моисеев, 1999). Вновь возникла тупиковая ситуация.

Четвертое событие связано с находками, которые помогли выйти из тупика. Человечество изобрело земледелие, т. е. научилось создавать искусственно разбалансированные агроценозы, с которых можно было снимать урожай для своего пропитания. Потом появилось скотоводство. Эти два новшества называли неолитической революцией.

«В результате качественно изменился характер эволюции биосферы: возникла вторая природа, или техносфера, появились искусственные биогеохимические циклы, т. е. новый круговорот веществ в природе, ранее не существовавший ... рождение собственности и общества потребления как неизбежного ее следствия, ... появились новые потребности, вернее, расширились старые ... и, может быть, самый главный результат того относительно спокойного развития биосферы, который мы наблюдаем за последние 10 тыс. лет, – постепенное утверждение Разума как важнейшего элемента биосферы, важнейшего фактора ее развития» (Моисеев, 1999).

В этой неолитической революции огромную роль сыграл труд человека, который С. А. Подолинский (1991) очень точно и образно назвал своеобразным усилителем мощности при преобразовании энергии. Благодаря этому, человечество, как точно заметил В. И. Вернадский, постепенно стало превращаться в грозную геологическую силу планеты, которая подвела биосферу к глобальному экологическому кризису, который обусловлен двумя обстоятельствами, имеющими фундаментальное значение. «Первое было впервые обозначено еще Т. Мальтусом. Не очень существенно то, что англиканский пастор ошибся в своих расчетах и что уменьшение производства пищи на душу населения в планетарном масштабе началось только на грани 70-х и 80-х годов XX, а не XVIII столетия, как думал Т. Мальтус. Аппетиты человека однажды превзойдут ресурсы беднеющей планеты. И не только в сфере производства пищи, но и любых других ресурсов, необходимых для жизнеобеспечения растущего человечества. Ко вто-

рому обстоятельству относится то, что антропогенная нагрузка на биосферу непрерывно растет, причем с все возрастающей скоростью, что грозит потерей устойчивости того квазиравновесия (или ²устойчивого неравновесия² по Э Бауеру). ... Индикаторами приближения к бифуркационному состоянию являются и неизбежное потепление климата, и утончение озонового слоя, и уменьшение биоразнообразия, и множество других фактов. Косвенным подтверждением предположения о возможной потере устойчивости служат и наши эксперименты по компьютерной имитации воздействия ядерной войны на состояние биосферы. После возмущений ядерными взрывами и пожарами биосфера примерно через год снова приходила в состояние равновесия, но качественно отличное от исходного. ... Одной мысли о том, что в борьбе за исчезающие ресурсы оскудевающей планеты будут участвовать не кроманьонцы с их каменным оружием, а государства, владеющие арсеналами ядерных боеприпасов, достаточно, чтобы почувствовать весь, мягко говоря, дискомфорт надвигающегося времени» (Моисеев, 1999). Налицо новая тупиковая ситуация.

Выход из тупика может быть найден, если обратиться к принципиальной схеме поддержания равновесия в любых неустойчивых неравновесных системах. В них равновесие поддерживается прямыми и обратными связями управляющего элемента с управляемыми. В биосфере функции управляющего элемента выполняет живое вещество. Исследования характера его прямых и обратных связей только еще начались. Однако имеющиеся данные позволяют высказать следующее предположение. К его прямым связям, по-видимому, относятся те, в результате которых формируется трофическая пирамида биосферы и происходит эволюция живых существ. Жизнедеятельность эволюционирующих живых существ изменяет естественные тела биосферы: трансформирует газовый состав атмосферы, химизм вод Мирового океана и целый ряд других характеристик, что нарушает неустойчивое геохимическое равновесие. В качестве обратных связей, скорее всего, следует рассматривать способы поддержания геохимического равновесия. Оба типа обратных связей в конечном счете ведут к вымиранию части живых существ. Сама же биосфера с сохранившейся частью

живого вещества продолжала устойчиво развиваться в новых условиях. Возможно, что проявления этих древнейших типов обратных связей в виде «великого вымирания видов» фиксировались в геологической летописи. Насколько правомочно это предположение, покажут дальнейшие исследования.

С течением времени в биосфере постепенно складывались предпосылки для формирования иного, менее разрушительного типа обратных связей. Имеется в виду процесс цефализации. Он выражается в развитии у животных головного мозга, что привело к появлению у человека разума, научной мысли и нравственности. Появление разума и научной мысли привело к техническому прогрессу, а нравственности – к появлению простейшей саморегуляции деятельности людей. Пример такой саморегуляции приведен выше: после появления каменного топора сложился моральный принцип «Не убий!» (этот принцип действует до наших дней в виде замены смертной казни за тяжкие преступления пожизненным заключением). Так в регуляторной функции живого вещества стала складываться новая составляющая, которая начинает регламентировать и ограничивать деятельность как отдельного человека, так и человечества в целом. Собственно в появлении этого нового типа обратных связей и заключается сущность перехода биосферы в ноосферу.

Появление первых элементов саморегуляции деятельности людей сопровождалось формированием нового механизма саморазвития их общественных систем, на который обратил внимание Г. И. Рузавин (1995). Он подчеркнул, что общественным системам, по сравнению с природными, присущ иной механизм самоорганизации, основанный на передаче благоприобретенного исторического опыта будущим поколениям через воспитание и обучение (наследование «социальной памяти»). Усвоение и использование новыми поколениями всех знаний, полезных навыков и умений, обычаев, норм поведения, традиций предков дают им возможность лучше адаптировать свое поведение и деятельность к изменяющимся условиям окружающей среды. По существу, социальные законы и нормы представляют собой многовековой результат самоорганизации общественных систем. С этих

позиций становится более понятным происхождение законов, в том числе и рынка, норм морали, права, включая и право собственности, а также законов языка и культуры. Возникшие законы, нормы, принципы деятельности и поведения людей потому такие прочные, что они концентрируют в себе жизнеспособный опыт и традиции многих поколений людей. В них воплотился не случайный опыт отдельных индивидов, а скорректированный кооперативными процессами опыт многовековой практики взаимодействий больших коллективов людей.

В этом механизме самоорганизации общественных систем проглядывает все та же триада, что присуща природным системам, — изменчивость, наследственность, отбор. Но если в биологических системах изменчивости подвержены гены, которые руководят воспроизводством новых поколений, то в общественных системах ей подвержены способы деятельности и поведения людей. Действительно, социальная практика демонстрирует их огромное разнообразие и *изменчивость*, из которых *отбором* в процессе кооперативных взаимодействий и согласований закрепляется в «социальной памяти» все лучшее, что показывает в сложившихся условиях наибольшую эффективность. А из отобранных способов, проверенных в социальной практике, формируются те образцы, которые затем через воспитание и обучение передаются (*наследуются*) следующими поколениями.

В общественных системах в качестве источника воздействий, порождающих нелинейные отрицательные связи, которые приводят к упорядочиванию взаимодействий между их элементами, выступают общество в целом в виде органов его власти. В общественных системах взаимоотношения между организацией и самоорганизацией значительно сложнее, чем в природных. С одной стороны, законы, нормы, правила деятельности и поведения людей, на которые так или иначе опираются органы власти, сами возникли в процессе самоорганизации. С другой стороны, органы власти могут по своему усмотрению устанавливать разные соотношения между организацией и самоорганизацией, следуя трем сценариям.

Первый сценарий, в соответствии с которым органы власти могут игнорировать процессы самоорганизации и их результаты, действовать по собственному разумению. В этом случае в общественных системах возникает то, что называется тоталитарными режимами, при которых процессы самоорганизации в общественных системах заменяются их директивами, спускаемыми сверху. Именно к этому типу относится централизованно-плановая административно-командная экономика, которая существовала в СССР на первом этапе, с 1921 по 1991 г. Она оказалась неэффективной потому, что в такой экономике использовались знания и умения не всех участников сферы общественного производства, а только небольшого числа лиц, которые осуществляли централизованное планирование. И будь те, кто планировали, даже семи пядей во лбу, они все равно физически не смогут сколько-нибудь полно учесть запросы, вкусы, потребности разнообразных групп людей, не смогут учесть все новации в способах производства. При таком подавлении организацией процессов самоорганизации никогда не будет востребован и использован с пользой для всего общества огромный массив рассеянной информации, который существует только в головах людей. Именно отсутствием опоры на знания и умения всех участников сферы общественного производства можно объяснить провалы таких компаний, как внедрение повсеместно посевов кукурузы, химизации и механизации сельского хозяйства и др. Сама по себе идея, что кукуруза хороша как кормовая культура, великолепна. Но способ ее реализации ни к чему хорошему не привел. То же самое можно сказать о механизации и химизации сельского хозяйства.

Второй сценарий. Придерживаясь его, органы власти самоустраиваются от всяких воздействий на те или иные общественные системы, к примеру, на рынок. Такая позиция основывается на том представлении, что «некоторые социально-экономические и культурно-гуманитарные структуры в состоянии развиваться самостоятельно без государственного и иного вмешательства извне, чисто эволюционно путем самоорганизации и саморегулирования. Принцип "невидимой руки" и экономической свободы, по мнению М. Фридмана, главы чикагской экономической школы монетари-

стов, в состоянии объяснить, как "сложная, организованная и постепенно развивающаяся система может эволюционировать и процветать без всякого центрального управления, и как согласие в ней может быть достигнуто без какого-то трения". Именно такой саморазвивающейся сложной системой он считает рынок. Правительственное же вмешательство в регулирование рынка не принесет никакой пользы и даже из-за некомпетентности может привести к обратному результату. Поэтому он резко выступает против вмешательства правительства в экономику» (Рузавин, 1995). Однако США и Западная Европа в 1929 – 1933 гг. пережили глубокий экономический кризис, названный Великой депрессией. Этот кризис привел к падению производства почти наполовину, к невиданному раньше уровню безработицы и снижению жизненного уровня трудящихся и заставил по-иному взглянуть на самоорганизацию рынка. Только после того как президент США Ф. Рузвельт провел государственное регулирование рынка в налоговой и кредитной сферах, кризис был преодолен. Великая депрессия показала, что одной самоорганизации рынка для устойчивого его развития недостаточно, что и она может привести к пагубным последствиям. Это увидели в России в 90-е гг. XX в.

В третьем сценарии в развитии общественных систем оптимально сочетаются процессы самоорганизации и организации. Организация (государственное регулирование) осуществляется в интересах всего общества, устанавливая приоритетные пути развития (аттракторы), в рамках которых и должна развиваться самоорганизация.

Итак, на последнем этапе развития биосферы главные события были связаны с теми представителями живых организмов, которые успешно на предшествующем этапе освоили новую для себя среду обитания – сушу, создав на ней ландшафтную сферу. К этим главным новообразованиям среди живого вещества относятся покрытосеменные растения. Их дальнейшая совместная эволюция с насекомыми позволила им занять доминирующее положение. Это и появление птиц, которые, наряду с насекомыми, освоили воздушную среду, не порывая связей с ландшафтной сферой. Но главное событие произошло среди позвоночных (появление млекопи-

тающих). Ряд эволюционных преобразований млекопитающих привел к появлению человека, который постепенно стал грозной геологической силой. Обуздать ее способно только самоограничение деятельности людей и человечества в целом, которое начало складываться при взаимодействии Научной мысли с Моралью и Нравственностью. Так в регламентирующей функции живого вещества стал возникать новый тип обратных связей. Появились предпосылки перехода биосферы в ноосферу.

Семинар 9.1

Вопросы для обсуждения

1. Понятие точки бифуркации, параметры системы, в которой это явление может произойти.
2. Основания для построения различных геохронологических шкал.
3. Три основные гипотезы на происхождение современного расположения континентов.
4. Добиосферный этап развития Земли. Формирование планеты Земля, ее гидросферы, атмосферы и литосферы.

Семинар 9. 2

Вопросы для обсуждения

1. Происхождение жизни. Условия первичной биосферы: факты и гипотезы о абиогенезе, биогенезе, панспермии.
2. Развитие биосферы с момента появления живого вещества и до первой глобальной перестройки. Изменения параметров океана, атмосферы, литосферы и роль в этом живого вещества.

Вопросы для самопроверки

1. Покажите, что живое вещество на планете должно было появиться в виде микроорганизмов, образующих биоценозы.
2. Почему круговорот воды, по сути, задал внешние границы развития биосферы как системы?
3. Какие условия были необходимы для формирования гранитного слоя литосферы?

Индивидуальные задания

1. Построить круговую диаграмму и обозначить на ней два изученных периода в виде секторов. Считать время по максимальным значениям.

2. Построить гипсографическую кривую тех же периодов, оставить место для последующих. Указать состав океанической воды, воздуха, литосферы, глубину океана, относительное участие лито- и гидросферы в образовании поверхности планеты.

Доклады в группах (готовят 2–5 человек)

Задача – выбрать сведения, которые касались бы состояния биосферы и живого вещества для выделенных периодов в истории биосферы из статьи: Сергеев В. Н., Нолл Э. Х., Заварзин Г. А. Первые три миллиарда лет жизни от прокариот до эвкариот // Природа. 1996. № 6.

Семинар 9. 3

Вопросы для обсуждения

1. Какие события являются основанием для выделения неопротерозойского этапа развития биосферы?

2. Чем характеризуется раннепалеозойский этап в развитии биосферы? Какие изменения в биогеохимических круговоротах произошли с появлением кальциевой функции?

3. Позднепалеозойский этап развития биосферы. Причины и следствия образования ландшафтной сферы. Основные феномены, связанные с появлением этого тела глобальной размерности.

4. Что является для выделения современного этапа развития биосферы? Основные события этого периода.

Вопросы для самопроверки

1. В чем состоят биогеохимические функции живого вещества и как происходит специализация в выполнении этих функций по группам организмов? В какой последовательности появлялись эти биогеохимические функции? Чем обосновывается намеченная последовательность формирования биогеохимических функций?

2. Расскажите об основных процессах преобразования естественных тел биосферы, в которых участвуют прямо или косвенно живые организмы?

3. Выделите главные моменты, связанные с каждой глобальной перестройкой в развитии биосферы. Используйте круговую диаграмму и гипсографические кривые.

4. Что представляет процесс цефализации? Какие основные моменты Вы выделили бы в этом процессе?

Индивидуальные задания

1. Достроить круговую диаграмму и обозначить на ней все этапы в виде секторов. Считать время по максимальным значениям.

2. Построить гипсографическую кривую всех периодов. Указать состав океанической воды, воздуха, литосферы, глубину океана, относительное участие лито- и гидросферы в образовании поверхности планеты.

Доклады в группах (готовят 3–5 человек)

Задача – выбрать сведения, которые касались бы состояния биосферы и живого вещества для выделенных этапов в истории биосферы из работы: Федонкин М. А. Холодная заря животной жизни // Природа. 2000. № 9. С. 3–12.

Литература

Баренбаум, 2000; Васильковский, 1973; Верзилин, Верзилин, 1976; Вернадский, 1960 в; Виноградов, 1967; Жмур и др., 1997; Камшилов, 1979; Колчинский, 1990; Меннер, 1962.

Переход биосферы в ноосферу

«Возникновение ноосферы означает лишь, что в биосфере решающим фактором ее сохранения, преобразования и развития становится человечество»

И. И. Мочалов

Раздел посвящен представлениям В. И. Вернадского о ноосфере, переход к которой наметился в новейшее время. Эта тема неразрывно связана с тем, как на рубеже XX и XXI вв. стало вос-

приниматься учение о биосфере и его представления о ноосфере. Если учение о биосфере ученые мира разделяют почти безоговорочно, то в отношении ноосферы нет такого единства, особенно в нашей стране. Поэтому важно выяснить, в чем кроются причины неприятия рядом ученых взглядов В. И. Вернадского о ноосфере.

Представления В. И. Вернадского о ноосфере

В начале 1944 г., незадолго до смерти, В. И. Вернадский опубликовал небольшую статью «Несколько слов о ноосфере». В ней он выразил непоколебимую уверенность в том, что биосфера, независимо от нашей воли, переходит в качественно новое состояние – ноосферу (сферу разума). Статья небольшая, но 9 страниц текста несут интеллектуальный заряд небывалой силы. Их нельзя спокойно читать, не ощущая того огромного эмоционального накала, который передает читателям автор. Конечно, надо учитывать, что она писалась во время крупных и долгожданных побед нашей армии над фашистскими захватчиками. Но для В. И. Вернадского это были не просто победы армии его страны. Это было, с точки зрения великого натуралиста XX в., неоспоримое подтверждение тому, что «нельзя безнаказанно идти против принципа единства всех людей как закона природы». Никто не может безнаказанно нарушать Законы Природы. Для Владимира Ивановича это было еще одно зримое подтверждение того, что биосфера постепенно переходит в ноосферу. В работе он дал только несколько общих пояснений, что он понимает под этим термином.

«Ноосфера есть новое геологическое явление на нашей планете. В ней впервые человек становится крупнейшей геологической силой. Он может и должен перестраивать своим трудом и мыслью область своей жизни, перестраивать коренным образом по сравнению с тем, что было раньше. Перед ним открываются все более и более широкие творческие возможности. И, может быть, поколение моей внучки уже приблизится к их расцвету. Здесь перед нами встала новая загадка. Мысль не есть форма энергии. Как же может она изменять материальные процессы? Вопрос этот до сих пор научно не разрешен. ... Лик планеты – биосфера – химически резко меняется человеком сознательно и главным образом бессознательно» (Вернадский, 1980).

Главная мысль статьи: труд человека, направляемый его Разумом, должен идти в унисон Законам Природы, а не наперекор им! В. И. Вернадский не успел дать развернутого объяснения ноосферному процессу, пояснить, как понимает все его составляющие. Он успел только обозначить это принципиально новое явление в развитии биосферы, показать, что процесс цефализации, открытый американским палеонтологом Дана, неминуемо ведет к появлению человеческого Разума.

Но и до 1944 г. в течение многих десятилетий В. И. Вернадский неоднократно возвращался в своих размышлениях к ноосфере. Мысли о ней рассыпаны по всем его произведениям. Анализируя его труды, можно получить достаточно полное представление о том, что он думал о ноосферном процессе. В. И. Вернадский выделил условия становления и существования ноосферы:

- 1) заселение человеком всей планеты;
- 2) резкое преобразование средств связи и обмена между разными странами;
- 3) сотрудничество государств Земли в культурной и практической области;
- 4) преобладание геологической роли человека над другими геологическими процессами в биосфере;
- 5) расширение границ биосферы и выход в космос;
- 6) открытие новых источников энергии;
- 7) равенство людей всех рас и религий;
- 8) увеличение роли народных масс в решении вопросов внутренней и внешней политики;
- 9) свобода научной мысли от давления религиозных, философских и политических настроений;
- 10) подъем благосостояния трудящихся;
- 11) разумное преобразование первичной природы Земли;
- 12) исключение войн из жизни общества.

О восприятии научным сообществом учения о биосфере

Первые лекции о биосфере В. И. Вернадский прочел в 20-е гг. XX столетия в Париже и Берлине. В те же годы во Франции и Германии была опубликована на французском и немецком

языках его книга «Биосфера». Инициатором публикаций на английском языке основных идей о биосфере В. И. Вернадского был великий англо-американский эколог Дж. Ивлин Хатчинсон. Он работал в Йельском университете США одновременно с сыном В. И. Вернадского Георгием Владимировичем, который по его просьбе перевел на английский язык две статьи отца. Так англоязычные страны получили возможность познакомиться с взглядами В. И. Вернадского. Но до последнего времени ученый мир этих стран мало знал о результатах гигантской работы, сделанной В. И. Вернадским.

В СССР по идеологическим соображениям замалчивались работы В. И. Вернадского, а если и издавались, то с большими купюрами (пропусками). В 1988 г. Б. В. Поярков был в кабинете-музее В. И. Вернадского, который помещается в основанном им Институте геохимии и аналитической химии РАН. Там его поразила маленькая стопка прижизненно изданных произведений великого ученого, которая несоизмеримо мала по сравнению с оставленным им архивом неизданных научных трудов. Только в 80-е гг. XX столетия, через сорок с лишним лет после смерти великого ученого, началось полное издание его трудов, которое продолжается до сих пор.

Для того чтобы понять, как шло распространение трудов Вернадского за рубежом, приведем две выдержки из работ зарубежных авторов. Первая взята из предисловия к английскому изданию его книги «Биосфера», которая вышла в 1998 г. на английском языке в Нью-Йорке. Это предисловие написали ведущие ученые Англии, США, Испании, Италии, Мексики, Канады, Австралии, Голландии, Японии.

«Железный занавес, разделявший послевоенную Европу, и холодная война сильно ограничили возможности научного обмена между западом и Россией. Это обстоятельство многие десятилетия служило препятствием для возможности ознакомиться с трудами Вернадского научному сообществу, читающему по-английски. Его неизвестность на Западе, – безусловно, один из самых ярких примеров того времени, который приносят политические барьеры на пути распространения научных знаний.

Подобно тому, как Периодическая система элементов редко ассоциируется в США с именем ее творца Дмитрия Менделеева, так и идеи Вернадского зачастую получают распространение здесь без имени их создателя. ... В западной науке в послевоенный период идеи Вернадского проявились главным образом в той междисциплинарной форме научной деятельности, которую называют биогеохимией, геомикробиологией, изучением экосистем, экологией и изучением химических циклов в окружающей среде. Осуществляемое и поныне исследование потоков углерода, серы и азота в гидросфере, литосфере, атмосфере и в биоте основано на подходах, предложенных Вернадским» (Маргулис и др., 2000).

В настоящее время его взгляды быстро распространяются по всему миру. Но надо сказать, что с признанием его системы взглядов дело обстоит не так просто. Это связано с той особенностью его трудов, которая стала осознаваться лишь в самое последнее время.

Взгляды тех, кто про

Ф. Т. Яншина (2000) проанализировала его труды и неопубликованные материалы научного архива и свела воедино конкретные условия, необходимые, с точки зрения В. И. Вернадского, для становления ноосферы.

1. Заселение человеком всей планеты. Условие выполнено: на Земле не осталось места, где не побывал бы человек и на котором не сказалось бы воздействие его деятельности.

2. Резкое преобразование средств связи и обмена информацией между разными странами. Это условие выполнено. Современные транспортные средства, телекоммуникации, Интернет сделали далекое близким.

3. Усиление связей между всеми государствами и народами Земли. Это условие начинает успешно реализовываться. Достаточно напомнить о таких всемирных организациях, как ООН, Всемирная торговая организация, о регулярных совещаниях глав государств и правительств, всевозможных конференциях, в том числе конференция ООН в Рио-де-Жанейро в 1992 г. Все это способствует сближению взглядов народов разных стран на пути дальнейшего развития человечества.

4. Преобладание геологической роли человека над другими геологическими процессами, протекающими в биосфере. Условие выполнено. Достаточно упомянуть современные глобальные экологические проблемы, появившиеся из-за неосознанного мощнейшего воздействия хозяйственной деятельности на биосферные процессы. Нарушения в озоновом слое, изменение под влиянием загрязнения состава поверхностных вод суши и океана, через «парниковый эффект» человечество стало влиять на климат, а через него и на уровень Мирового океана.

5. Расширение границ биосферы и выход в космос. Условие успешно выполняется.

6. Открытие новых источников энергии. В XX в. человечество освоило атомную энергию и подошло к освоению термоядерной энергии.

7. Равенство всех рас и религий. Это условие не выполнено, но сделаны важные шаги в этом направлении (декларация ООН о правах человека).

8. Увеличение роли народных масс в решении вопросов внешней, внутренней политики и экополитики (политики по отношению к окружающей среде). Условие начинает выполняться по мере увеличения демократических стран, политики которых начинают все больше прислушиваться к общественному мнению. Например, в 1992 г. на конференции ООН в Рио-де-Жанейро правительства многих стран приняли конвенцию о запрете введения в природу генетически модифицированных организмов.

9. Свобода научной мысли и научных исканий от давления религиозных, философских и политических построений и создание в общественном и государственном строе условий, благоприятных для свободной научной мысли. На это условие В. И. Вернадский обращал особое внимание. Он подчеркивал, что, в отличие от других сфер духовной жизни человека (культуры, искусства, религии), которые определяют самобытность народов, их своеобразие, наука, научная мысль едины для всего человечества, на всем земном шаре. Поэтому наука должна свободно развиваться. Только в этом случае она будет способна соз-

дать систему регламентаций и ограничений деятельности людей, которая обеспечит сохранение неустойчивого равновесия в биосфере и даст человечеству шанс выжить.

10. Подъем благосостояния трудящихся, создание реальной возможности не допустить недоедания, голода, нищеты и ослабить влияние болезней. Улучшение условий жизни в мире идет очень не равномерно. Это одно из самых сложных для выполнения условий, поскольку зависит от целого ряда факторов, и в первую очередь от демографического. С проблемой численности человечества все обстоит значительно сложнее, чем предполагал Мальтус. Сейчас предложены нелинейные математические модели развития демографической ситуации (Садовничий и др., 2000). Согласно им, выделяются три существенно различные эпохи развития человечества. *Первая эпоха* началась около 4,4 млн лет тому назад и длилась порядка 2,8 млн лет. Для нее характерен линейный рост населения (в логарифмическом масштабе). Закончилась эта эпоха в раннем плейстоцене (по геологическому времени) или в палеолите (по историческому времени). *Вторая эпоха* продолжалась около 1,6 млн лет и закончилась в 1965 г., когда численность населения была близка к 3,5 млрд чел. Скорость роста численности населения была пропорциональна квадрату этой численности (выражалась гиперболической кривой). Переход к эпохе, когда должна произойти стабилизация численности человечества, займет около 80 лет (в середине XXI в.). Численность населения достигнет 14 млрд чел.

Реально повлиять на развитие нелинейных процессов в глобальной демографической системе весьма проблематично даже при наличии политической воли. Эти процессы определяются в значительной степени поведением человечества как развивающейся динамической системы. Возможности изменить исторический ход событий весьма ограничены (Садовничий и др., 2000). Мы с Вами живем в этот переходный период и наблюдаем крайне неравномерный по регионам как рост численности населения, так и благосостояния. Развитые страны Западной Европы, США и Канада стабилизировали рост численности населения и достигли высокого уровня его благосостояния. Но наряду с этими стра-

нами есть и такие, которые по этим параметрам сильно от них отличаются.

11. Разумное преобразование первичной природы Земли с целью сделать ее способной удовлетворять все материальные, эстетические и духовные потребности численно возрастающего населения. Формулировка, данная Ф. Т. Яншиной, с нашей точки зрения, требует уточнения. Не даны критерии, что считать разумным, а что неразумным. Кроме того, в этой формулировке фигурирует слово *потребности*. Это слово вызывает настороженность, так как напрямую связано с так называемым основным законом коммунизма: *все более полное удовлетворение все возрастающих материальных потребностей человека*. Встает вопрос, до каких пределов будут возрастать потребности человека и хватит ли ресурсов биосферы удовлетворять эти все возрастающие и ничем не ограниченные материальные потребности?

С нашей точки зрения, точнее отражает взгляды В. И. Вернадского такая формулировка: **преобразование биосферы с целью повышения качества жизни**. Качество жизни определяется такими показателями: продолжительность жизни (ожидаемое при рождении и фактическое); состояние здоровья человека; уровень знаний и образовательных навыков, иными словами, степень развития духовной сферы человека; доход (измеряемый долей валового внутреннего продукта, приходящегося на душу населения); уровень занятости; степень реализации прав человека. На первое место выходит здоровье человека, развитие его духовной сферы, а материальные потребности стоят ниже, там, где им и полагается быть. Они не цель жизни человека, а вспомогательное средство поддержания его жизни и обеспечение условий развития личности, самореализации его способностей и талантов. Недаром психологи считают, что потребность в самореализации есть одна из основных потребностей человека.

Несколько слов о преобразовании биосферы. В истории человечества прослеживается две стратегии его взаимодействия с Природой: либо человек переделывает природу под создаваемую им технику, либо человек конструирует технику под природу, вписывая свою деятельность в ход биосферных процессов. В пер-

вом случае происходят те нежелательные последствия для человека, которые принято называть экологическими проблемами. Во втором случае таких сбоев не происходит, а может увеличиться КПД использования солнечной энергии. Вот где таится источник получения всех материальных благ, помогающих повысить качество жизни без нарушения законов устойчивого функционирования биосферы. Именно это и имел в виду В. И. Вернадский.

Посмотрим, как выполняется это условие, но предварительно договоримся называть реализацию первой стратегии взаимодействия Человека и Природы, когда природу переделывают под создаваемую технику, антиноосферными тенденциями. Ноосферными тенденциями назовем реализацию второй стратегии (вписывание техники в ход биосферных процессов). В настоящее время в мире и в нашей стране прослеживаются как ноосферные, так и антиноосферные тенденции, но последних становится все меньше и меньше.

12. Исключение войн из жизни общества. Это условие В. И. Вернадский считал чрезвычайно важным для создания и существования ноосферы. Оно еще не выполнено. Но в целом воля народов мира направлена на исключение войн из жизни человечества, хотя путь к этому будет долг и непрост.

Возражения тех, кто contra

Читать возражения всегда не особенно приятно, но поучительно: они высвечивают то, что осталось непонятым. Важно выяснить причины появления разногласий. В целом возражений немного и относятся они к разным сторонам учения о ноосфере. Объединяет их одно – они касаются именно того, чем отличается система взглядов В. И. Вернадского от классического естествознания и широко известных обществоведческих теорий, включая марксизм-ленинизм. Приведем эти возражения.

В. А. Кутырев (2001) подчеркивал: «Переход биосферы в ноосферу считался несомненным благом, несущим человечеству разрешение всех проблем. ... Тревожные экологические тенденции современности заставляют критически отнестись к этим стереотипам. Думается, что учение о ноосфере с самого начала несло в себе элементы утопии, что в нем переплелись ценност-

ные и бытийные подходы, что ценностные характеристики ноогенеза были однозначно положительными, а это противоречит диалектике жизни. Надо различать трактовку ноосферы как утопии и ее реальное состояние. Одно не должно заслонять другое. ... Ноосфера как гармония – сциентистский аналог социально-политической утопии коммунизма и прочих благ, более ранних мечтаний о рае. В соответствии с духом времени она опирается на науку, так к ней и надо относиться, хотя против утопий и надежд вообще выступать нет смысла».

Б. М. Миркин (2001): «Утопизм Вернадского проявился в вере в возможность преобразования биосферы в ноосферу с помощью человеческого разума и изменения положения человека в трофической системе, перевод людей на автотрофное питание, синтезируемую пищу. Не говоря уже о технологических сложностях производства синтетического белка и тяжких последствий такой диеты для здоровья человека. Утопичность ноосферы Вернадского заключена в неминуемом возрастании вложенной энергии. А между тем при нынешнем гетеротрофном питании основным источником производства пищи служит экологически чистая и неисчерпаемая солнечная энергия. Ноосфера станет гарантией выживания лишь в том случае, если будет организована в полном соответствии с четырьмя законами экологии Коммонера ("Все связано со всем; все должно куда-то деваться; ничего не дается даром; природа знает лучше"). Создаваемые человеком экосистемы надо встроить в биосферу так, чтобы она сохранялась как саморегулирующаяся целостность и ее защитные функции гасили нарушения при хозяйственной деятельности людей».

А. Л. Васильев (2001) приводил такие доводы против ноосферы. 1. «По определению В. И. Вернадского ноосфера (сфера разума) есть результат эволюции биосферы как результат, прежде всего, научной деятельности человека». И далее он перечисляет, что происходит с планетой Земля под воздействием разума человека (список современных экологических проблем). А теперь зададим вопрос, который классикам за ненужностью не приходил в голову: «Способен ли человек осознать, что, возмнив себя царем Природы, он фактически оказался ее пленником?» Или

иначе: «Способно ли человечество остановить свой безумный, все ускоряющийся бег в тупик – к полному самоуничтожению, оглянуться, **ужаснуться** и встать на путь перерождения с целью **выживания**? На этот ключевой вопрос я отвечаю отрицательно! **Уже поздно...**» 2. «Если согласиться, что развитие человечества можно рассматривать как управляемый процесс, то следует определить объект, цель, и алгоритм управления. Объект – человечество – открытая космическая динамическая система как часть биосферы (или живого вещества, по В. И. Вернадскому). Цель – сохранение, выживание системы. Алгоритм – законы развития, управления системой. Очень давно, в армии, в первый же день и на всю оставшуюся жизнь мне внушили: "Если есть два солдата, один из них должен быть старшим". Такой руководитель или назначается, или выбирается, или самопровозглашается: "Слушай мою команду!" В первичной ячейке общества, в семье, ведь тоже кто-то принимает на себя функции руководителя. А как управлять человечеством? Кто им руководит: Бог, Аллах, Будда, Высший Разум, пришельцы-инопланетяне, поставившие когда-то на планете Земля космический эксперимент и наблюдающие за его ходом, Глобальный Предиктор? Ведь кто-то должен **вырабатывать** законы, заповеди, стандарты поведения человечества и **обеспечивать** их выполнение».

Д. Р. Винер (2001): «Для тех, кто стремится к триумфу разума в космическом масштабе (космисты), равно как и для тех, кто идеализирует природу, реальные живые люди "как они есть" – лишь помеха на пути к желанной мировой гармонии. Поэтому все космисты по Кутыреву, в конечном счете, приходят к мысли "о новом человеке" – то ли сверхчеловеке, то ли гуманоиде, который не станет мешать дальнейшему прогрессу мысли и технологии. ... Стремление к насильственной переделке людей, какими бы благими целями оно ни руководствовалось (включая "гармонию с природой"), всегда остается чрезвычайно опасным, чему свидетель – вся советская история. И культ ноосферы, и культ природы равно игнорируют индивидуальную ответственность и отвергают компромисс с несовершенной реальностью».

Анализ возражений

В начале остановимся на возражениях, вызванных, скорее всего, явным недоразумением. Нигде в своих работах В. И. Вернадский не считал переход к автотрофному питанию человека условием перехода биосферы в ноосферу. Он говорил об автотрофности питания человека как о весьма важном, но чрезвычайно трудном направлении научных исследований. Б. М. Миркин говорит, что если уж биосфера и перейдет в ноосферу, то не с помощью научной мысли, а благодаря экологическим законам Коммонера. Но ведь эти же законы как раз и возникли в результате работы научной мысли! Б. М. Миркин говорит о важности вписывания человеческой деятельности в ход функционирования биосферы. Это и отвечает 11-му условию Вернадского перехода биосферы в ноосферу (см. выше). Такие недоразумения, скорее всего, возникли из-за того, что Б. М. Миркин привык оперировать понятийным аппаратом экологии, входящей в классическую биологию, а системный биогеохимический подход В. И. Вернадского ему чужд и не понятен. Хотя учение о биосфере и ноосфере показывает ту планетарную системную организацию, в которой функционируют живые объекты классической биологии, включая человека.

Расхождения во взглядах, вероятно, происходят и из-за того, что оценку истинности учения о биосфере и ноосфере оппоненты В. И. Вернадского проводили на основе одного хорошо знакомого естествоиспытателям критерия истинности знания (соответствия объективной реальности). Вряд ли это допустимо: биосфера существует несколько миллиардов лет, и учение о ней правомерно сравнивать с объективной реальностью. Ноосферы еще нет в Природе, наметились лишь условия перехода к ней. Поэтому оценивать взгляды о переходе к ноосфере надо по другому критерию: по степени соответствия их принципам устойчивого функционирования биосферы. Взгляды В. И. Вернадского о ноосфере соответствуют принципам устойчивого функционирования биосферы. Условия перехода постепенно начинают входить в нашу жизнь, правда, не так быстро и последовательно, как хотелось бы. Кроме того, любому переходному периоду свойствен-

но сосуществование противоположных тенденций (ноосферных и антиноосферных), что и наблюдается в настоящее время. Эту характерную черту переходного периода, видимо, не учли оппоненты В. И. Вернадского.

А. Л. Васильев утверждает, что нет системы управления человечеством. Это действительно так. В. И. Вернадский говорил о другом: человечество превратилось в грозную разрушительную геологическую силу, обуздать которую может только новая составляющая в регуляторной функции живого вещества (система регламентаций и ограничений деятельности людей и человечества в целом). В создании ее важнейшую роль играет Научная мысль, порожденная Разумом, и высокие морально-нравственные качества. Появление этой составляющей и означает переход биосферы в новое качество (ноосферу). Речь идет не о наличии сложившейся системы управления человечеством, а о необходимости формирования саморегулирования деятельности людей. Ведущую роль в этом призвано сыграть нахождение оптимального соотношения процессов организации и самоорганизации в обществе.

Причина расхождения оппонентов с В. И. Вернадским в отношении оценки роли Разума, Научной мысли, путей и методов совершенствования качеств личности, скорее всего, возникало из-за разного смысла, который вкладывается в эти понятия. Оппоненты Вернадского оперируют обыденным понятием разума, когда говорят: «О каком торжестве Разума можно говорить, когда за окном кабинета ученого возникло столько экологических проблем, и все они зародились не без "помощи" науки». Детальный анализ этих экологических проблем, на котором сейчас не будем останавливаться, показывает, что все они, равно как и все просчеты в нашем взаимодействии с природой, возникли и возникают не из-за знаний, а из-за полужнаний, знаний узкого специалиста. Это результат узкой специализации наук и ученых.

Иной смысл вкладывал в эти понятия В. И. Вернадский. При свойственном ему макроподходе объект исследования рассматривался в геологическом, планетарном и даже космическом масштабах. Он применяет прием натурализации, т. е. представления

объекта исследования как внешне проявленного, вещественноподобного состояния, которое подчиняется естественным законам Природы. Наиболее яркий пример такой натурализации – это представление научной мысли в качестве «естественного тела». Вернадский уподобляет научную деятельность самой жизни, распространяя понятие познание на множество вне узконаучных форм познания. Он пишет: «Наука ... отнюдь не является логическим построением, ищущим истину аппаратом. Познать научную истину нельзя логикой, можно только жизнью. Действие – характерная черта научной мысли». По сути дела, наука в этом понимании есть особым образом преобразованная совокупность человеческой жизнедеятельности, включающей в себя политическую, религиозную, этическую, эстетическую и другие стороны своего бытия. Это что-то близкое, быть может, к цельному знанию русской философии единства» (Моисеев, 2001). Жизнь самого В. И. Вернадского как раз и является ярким примером именно такой жизнедеятельности.

Междисциплинарное обобщение, сделанное В. И. Вернадским, предвосхитило многие научные открытия второй половины XX в. Оно объединило в единое целое природный и исторический процессы, разрушив между ними непроходимую стену, существовавшую прежде. Такой подход резко отличается от сложившихся традиций классической науки, разделенной на множество специализированных дисциплин. Поэтому понять учение о биосфере, и особенно ноосфере, нелегко, а принятие этого учения происходит далеко не сразу. Особенно в части построения практической деятельности, исходя из результатов междисциплинарных обобщений. Видимо, в этом и кроются корни высказанных возражений по поводу взглядов В. И. Вернадского о переходе биосферы в ее новое состояние – ноосферу.

Семинар 10

Вопросы для обсуждения

1. История создания учения о ноосфере.
2. Особенности «биогеохимической парадигмы» в развитии современной науки.
3. Основные условия развития ноосферного процесса.
4. Роль научной мысли и морально-нравственных качеств в преобразовании планеты.

Круглый стол

Современное восприятие взглядов А. И. Вернадского о ноосфере:

1. Взгляды «за».
2. Взгляды «против».

Литература

Васильев, 2000; Вернадский, 1977; 1980; Винер, 2000; Гиляров, 2000; Кутырев, 2000; Маргулис и др., 2000; Миркин, 2000; Моисеев, 2000; Селиванов, 2005; Флоренский, 2000; Хайлов, 2000; Швебс, 2000; Яншина, 2000.

Список литературы

1. Агаджанян, Н. А. Биологические часы / Н. А. Агаджанян. – М., 1967.
2. Агошкова, Е. Б. Эволюция понятия системы / Е. Б. Агошкова, Б. В. Ахлибинский // Вопросы философии. – 1998. – № 7. – С. 170–178.
3. Аксенов, Г. П. «И все великое – не сон ...»: Владимир Иванович Вернадский: материалы к биографии / Г. П. Аксенов // Историко-биографический альманах серии «Жизнь замечательных людей». – Т. 15. – М.: Молодая гвардия, 1988а. – С. 132–149.
4. Аксенов, Г. П. Сила Братства / Г. П. Аксенов // Природа. – 1988б. – № 2. – С. 82–93.
5. Аксенов, Г. П. В. И. Вернадский: фотоальбом / Г. П. Аксенов, В. С. Неаполетанская. – М.: Планета, 1988. – 239 с.
6. Алексеев, Г. Н. Энергия и энтропия / Г. Н. Алексеев. – М.: Наука, 1985. – 263 с.
7. Баренбаум, А. А. Механизмы самоорганизации при глобальном геохимическом круговороте вещества на Земле / А. А. Баренбаум // Синергетика: тр. семинара. – Т. 3. – М.: Изд-во МГУ, 2000. – С. 275–295.
8. Бгатов, В. И. Биогенная классификация химических элементов / В. И. Бгатов // Философия науки. – 1999. – № 2. – С. 2–12.
9. Бгатов, В. И. История кислорода земной атмосферы / В. И. Бгатов. – М.: Недра, 1985. – 87 с.
10. Белов, Н. В. Источники энергии геохимических процессов / Н. В. Белов, В. И. Лебедев // Природа. – 1964. – № 5. – С. 23–28.
11. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М., 1989.
12. Будыко, М. И. Эволюция биосферы / М. И. Будыко. – М.: Гидрометеиздат, 1981. – 488 с.
13. Васильев, А. Л. Сохранится ли ноосфера Вернадского в XXI веке / А. Л. Васильев // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 650–654.
14. Васильковский, Н. П. Непостоянство уровня мирового океана в геологическом прошлом / Н. П. Васильковский // Океанология. – 1973. – Т. 13, вып. 6. – С. 1026–1040.
15. Верзилин, Н. Н. Биосфера, ее настоящее, прошлое и будущее / Н. Н. Верзилин, Н. М. Верзилин. – М.: Просвещение, 1976. – 223 с.
16. Вернадский, В. И. Биосфера / В. И. Вернадский // Избр. соч. – Т. 5. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 7–104.

17. Вернадский, В. И. Несколько слов о ноосфере: Проблемы биогеохимии / В. И. Вернадский. – М.: Наука, 1980. – С. 212–222.
18. Вернадский, В. И. Об анализе почв с геохимической точки зрения / В. И. Вернадский // Избр. соч. – Т. 5. – М.: Изд-во АН СССР, 1960г. – С. 316–324.
19. Вернадский, В. И. Об условиях появления жизни на Земле // В. И. Вернадский // Избр. соч. – Т. 5. – М.: Изд-во АН СССР, 1960 в. – С. 252–266.
20. Вернадский, В. И. Проблемы биогеохимии / В. И. Вернадский. – М.: Наука, 1980. – 320 с.
21. Вернадский, В. И. Размышления натуралиста: Научная мысль как планетное явление / В. И. Вернадский. – М.: Наука, 1977. – 190 с.
22. Вернадский, В. И. Страницы из истории почвоведения (памяти В. В. Докучаева) // Труды по истории науки в России / В. И. Вернадский. – М.: Наука, 1988. – С. 268–285.
23. Вернадский, В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения / В. И. Вернадский. – М.: Наука, 1987. – 339 с.
24. Винер, Д. Р. Культ Вернадского и ноосфера / Д. Р. Винер // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 645–646.
25. Виноградов, А. П. Введение в геохимию океана / А. П. Виноградов. – М.: Наука, 1967. – 196 с.
26. Гавриленко, Е. С. Глубинная гидросфера Земли / Е. С. Гавриленко, В. Ф. Дерпгольц. – Киев: Наукова думка, 1971. – 272 с.
27. Гиляров, А. М. Вернадский, дарвинизм, Гея: критические заметки на полях «Биосферы» / А. М. Гиляров // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 690–698.
28. Гиляров, А. М. Популяционная экология / А. М. Гиляров. – М., 1990.
29. Горелов, А. А. Концепции современного естествознания: учеб. пособие / А. А. Горелов. – М.: Центр, 1997. – 208 с.
30. Гумилев, Л. Н. Ритмы Евразии. Эпохи и цивилизации / Л. Н. Гумилев. – М.: Экопрос, 1993. – 576 с.
31. Давиташвили, Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней / Л. Ш. Давиташвили. – М.; Л.: Изд. АН СССР, 1948. – 575 с.
32. Дажо, Р. Основы экологии / Р. Дажо. – М., 1975.
33. Дылис, Н. В. Основы биоценологии / Н. В. Дылис. – М., 1978.

34. Дювиньо, П. Биосфера и место в ней человека / П. Дювиньо, М. Танг. – М., 1973.

35. Ермолаев, М. М. Введение в физическую географию / М. М. Ермолаев. – Л.: Изд. ЛГУ, 1975. – 260 с.

36. Жмур, С. И. Следы древнейшей жизни в космических телах Солнечной системы / С. И. Жмур и др. // Природа. – 1997. – № 7. – С. 3–10.

37. Заварзин, Г. А. Индивидуалистический и системный подходы в биологии / Г. А. Заварзин // Вопросы философии. – 1999. – № 4. – С. 89–106.

38. Исаева, В. В. Синергетика для биологов: Вводный курс: учеб. пособие / В. В. Исаева. – Владивосток: ДВГУ, 2003.

39. Иоганзен Б. Г. Экология, биогеоценология и охрана природы / Б. Г. Иоганзен, И. Г. Лаптев, Ю. А. Львов. – Томск, 1979.

40. Калесник, С. В. Основы общего землеведения / С. В. Калесник. – М.; Л.: Учпедгиз, 1947. – 483 с.

41. Камшилов, М. М. Эволюция биосферы / М. М. Камшилов. – М.: Наука, 1979.

42. Князева, Е. Н. Синергетика как средство интеграции естественнонаучного и гуманитарного образования / Е. Н. Князева, С. П. Курдюмов // Высшее образование в России. – 1964. – № 4. – С. 31–36.

43. Колчинский, Э. И. Эволюция биосферы / Э. И. Колчинский. – Л.: Наука, 1990. – 236 с.

44. Кузнецов, П. Г. Его действительное открытие ...: предисловие / П. Г. Кузнецов // Подолинский С. А. Труд человека и его отношение к распределению энергии. – М.: Ноосфера, 1991. – С. 7–10.

45. Кутырев, В. А. Утопическое и реальное в учение о ноосфере / В. А. Кутырев // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 626–629.

46. Лапо, А. В. Следы былых биосфер / А. В. Лапо. – М., 1979. – 173 с.

47. Мак-Менамин, М. Гиперморе: жизнь на суше / М. Мак-Менамин, Д. Мак-Менамин // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 681–684.

48. Маргалеф, Р. Облик биосферы / Р. Маргалеф. – М.: Наука, 1992. – 314 с.

49. Маргулис, Л. Предисловие / Маргулис Л. и др. // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 757–760.

50. Медведь, А. Н. Идеи В. И. Вернадского и научное творчество Л. Н. Гумилева / А. Н. Медведь // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 619–625.

51. Меннер, В. В. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит / В. В. Меннер. – М.: Труды ГИН АН СССР, 1962. – Вып. 65. – 372 с.

52. Миркин, Б. М. Экологический гамлетизм / Б. М. Миркин // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 647–649.

53. Моисеев, Н. Н. В. И. Вернадский / Н. Н. Моисеев // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 730–735.

54. Моисеев, Н. Н. Логика динамических систем и развитие природы и общества / Н. Н. Моисеев // Вопросы философии. – 1999. – № 4. – С. 3–10.

55. Моисеев, Н. Н. Тектология Богданова – современные перспективы / Н. Н. Моисеев // Вопросы философии. – 1995. – № 8. – С. 8–13.

56. Мочалов, И. И. Владимир Иванович Вернадский (1863–1945) / И. И. Мочалов. – М.: Наука, 1982. – 487 с.

57. Наумов, Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. – М., 1963.

58. Никитин, Д. П. Окружающая среда и человек / Д. П. Никитин. – М., 1980.

59. Николас, Г. Самоорганизация в неравновесных системах / Г. Николас, И. Пригожин. – М.: Мир, 1979.

60. Новиков, Г. А. Основы общей экологии и охраны природы / Г. А. Новиков. – Л., 1979.

61. Новиков, Г. А. Очерк истории экологии животных / Г. А. Новиков. – Л., 1980.

62. Огурцов, А. И. История науки как путь к ноосфере концепция В. И. Вернадского / А. И. Огурцов // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 721–729.

63. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М., 1986.

64. Очерки по истории экологии. – М., 1970.

65. Перельман А. И., Касымов Н. С. Геохимия ландшафта / А. И. Перельман, Н. С. Касымов. – М.: Астрель-2000, 1999. – 768 с.

66. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М., 1981.

67. Подолинский, С. А. Труд человека и его отношение к распределению энергии / С. А. Подолинский. – М.: Ноосфера, 1991. – 82 с.

68. Поярков, Б. В. Учение о биосфере: курс лекций / Б. В. Поярков, О. В. Бабаназарова. – Ярославль: ЯрГУ, 2003. – 408 с.
69. Поярков, Б. В. Учение о биосфере и переходе ее в ноосферу / Б. В. Поярков, О. В. Бабаназарова. – Ярославль: ЯрГУ, 2007. – 320 с.
70. Радкевич, В. А. Экология / В. А. Радкевич. М., 1977.
71. Райков, Б. Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина / Б. Е. Райков. – Т. 3. – М., 1955; Т. 4. – М., 1959.
72. Риклефс, Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М., 1979.
73. Руденко, А. П. Самоорганизация и синергетика / А. П. Руденко // Синергетика: тр. семинара. – Т. 3. – М.: Изд-во МГУ, 2000. – С. 61–99.
74. Рузавин, Г. И. Самоорганизация и организация в развитии общества / Г. И. Рузавин // Вопросы философии. – 1995. – № 8. – С. 63–72.
75. Садовничий, В. А. Устойчивость глобального развития и хаотичность региональных явлений в нелинейных динамических процессах / В. А. Садовничий // Синергетика: тр. семинара. – Т. 3. – М.: Изд-во МГУ, 2000. – С. 5–39.
76. Садовский, В. Н. Система / В. Н. Садовский // Философский энциклопедический словарь. – М.: Советская энциклопедия, 1983. – С. 610–611.
77. Селиванов, А. М. Историческое краеведение / А. М. Селиванов. – Ярославль: ЯрГУ, 2005. – 367 с.
78. Сергеев, Г. А. Биоритмы и биосфера / Г. А. Сергеев. – М., 1976.
79. Синергетическая парадигма: многообразие поисков и подходов. – М.: Прогресс, Традиция. 2000.
80. Сеницын, В. М. Сиаль: Историко-генетические аспекты / В. М. Сеницын. – Л., 1972. – 167 с.
81. Солбриг, О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М., 1982.
82. Страхов, Н. М. Типы литогенеза и их эволюция в истории Земли / Н. М. Страхов. – М.: Госгеолтехиздат, 1963. – 530 с.
83. Терпугова, О. В. Эндокринологические аспекты проблемы дисэлементозов и других пищевых дисбалансов / О. В. Терпугова. – Ярославль: Александр Рутман, 2001. – 48 с.
84. Урманцев, Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии / Ю. А. Урманцев. – М.: Мысль, 1974. – 230 с.
85. Фарб П. Популяционная экология / П. Фарб. – М., 1971.
86. Федоров, В. Д. Экология / В. Д. Федоров, Г. Т. Гильманов. – М., 1980.
87. Флоренский, К. П. В. И. Вернадский – натуралист, естествоиспытатель / К. П. Флоренский // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. –

СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 64–73.

88. Хайлов, К. М. «Жизнь» и «жизнь на Земле»: две научные проблемы / К. М. Хайлов // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 705–711.

89. Хильми, Г. Ф. Основы физики биосферы / Г. Ф. Хильми. – Л., 1966. – 300 с.

90. Чернова, Н. М. Экология / Н. М. Чернова, А. М. Былова. – М., 1988.

91. Чижевский, А. Л. Земное эхо солнечных бурь / А. Л. Чижевский. – М.: Мысль, 1976. – 366 с.

92. Шафрановский И. И. Симметрия в природе / И. И. Шафрановский. – Л.: Недра, 1985. – 167 с.

93. Шварц, С. С. Эволюционная экология / С. С. Шварц. – М., 1980.

94. Швебс, Г. И. Ноосфера, как символ цивилизации нового типа / Г. И. Швебс // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 681–684.

95. Шеховцова, Н. В. Состояние микробиологических исследований кернов пород глубоких и сверхглубоких скважин / Н. В. Шеховцова // Бурение сверхглубоких и глубоких параметрических скважин. Состояние технологии бурения, комплексные исследования и основные направления повышения эффективности: материалы Всероссийского совещания. – Ярославль, 2001. – С. 180–183.

96. Шипунов, Ф. Я. Организованность биосферы / Ф. Я. Шипунов. – М.: Наука, 1980. – 291 с.

97. Шнитников, А. Н. Изменчивость общей увлажненности материков северного полушария / А. Н. Шнитников // Записки Геогр. общества СССР. – Новая Серия. – 1957. – Т. 16.

98. Яблоков, А. В. Популяционная биология / А. В. Яблоков. – М., 1987.

99. Яншина, Ф. Т. Ноосфера В. Вернадского: утопия или реальная перспектива? / Ф. Т. Яншина // В. И. Вернадский: PRO ET CONTRA. – СПб.: Изд-во Русского Христианского гуманитарного университета, 2000. – С. 635–646.

100. Mandelbrot D. D. The fractal geometry of nature / D. D. Mandelbrot. – N. Y.: Freeman, 1983. – 486 p.

Оглавление

Введение	3
Часть 1. Экология	6
Из истории зарождения экологии.....	6
О структуре современной экологии	26
Аутэкология	30
Краткие характеристики экологических факторов	48
Демэкология	88
Синэкология.....	107
Часть 2. Учение о биосфере	133
История возникновения учения о биосфере	135
Сведения о системном анализе и синергетике	142
Выделение биосферы как сложной природной системы ...	155
Биосфера и космос. Общие особенности биосферы, возникшие под внешним влиянием.....	162
Основные свойства биосферы как системы	179
Внутреннее строение биосферы.....	188
О регуляторной функции живого вещества.....	206
Основные этапы развития биосферы	239
Переход биосферы в ноосферу	278
Список литературы	293

Учебное издание

Бабаназарова Ольга Владимировна
Ястребов Михаил Васильевич
Ястребова Ирина Владиленовна
Поярков Будимир Владимирович

**ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ
И УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ:
СООТНОШЕНИЕ
ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ**

Учебное пособие

Редактор, корректор М. В. Никулина
Верстка И. Н. Иванова

Подписано в печать 19.12.11. Формат 60×84 1/16.
Бум. офсетная. Гарнитура «Times New Roman».
Усл. печ. л. 17,43. Уч.-изд. л. 14,46.
Тираж 100 экз. Заказ

Оригинал-макет подготовлен
в редакционно-издательском отделе
Ярославского государственного университета им. П. Г. Демидова.
150000, Ярославль, ул. Советская, 14.

Отпечатано

ООО «Ремдер» ЛР ИД № 06151 от 26.10.2001.
г. Ярославль, пр. Октября, 94, оф. 37
тел. (4852) 73-35-03, 58-03-48, факс 58-03-49.