

А.М. Гиляров

# ЭКОЛОГИЯ БИОСФЕРЫ



учебное пособие



Издательство  
Московского университета

А.М. Гиляров

# Экология Биосферы

Рекомендовано Учебно-методическим и Ученым советами  
биологического факультета МГУ в качестве учебного пособия  
для студентов биологических специальностей



Издательство  
Московского университета  
2016

УДК 373.167.1:57+57(075.3/.4)

ББК 28я729

Г47

**Гиляров А.М.**

**Г47** Экология биосферы (учебное пособие) / Под общей редакцией Д.В. Карелина, Л.В. Полищука. — М.: Издательство Московского университета, 2016. — 160 с.  
ISBN 978-5-19-011081-4

Книга знакомит студентов биологических факультетов университетов, а также широкий круг читателей, интересующихся вопросами экологии и охраны окружающей среды, с проблемами функционирования живой оболочки нашей планеты — биосферы. Центральное место отведено биогеохимическим циклам углерода, кислорода, азота, серы и фосфора — важнейших химических элементов, без которых невозможна жизнь на Земле. Рассмотрены процессы эволюции биосферы со времени зарождения жизни, а также определяющая роль человека на самом последнем — современном нам — этапе развития биосферы. Изложение ведется на основе анализа новейшей научной литературы. Особую актуальность эта работа приобретает в свете разворачивающегося на наших глазах кризиса биоразнообразия и неутрахающих дискуссий о причинах и последствиях глобального изменения климата.

УДК 373.167.1:57+57(075.3/.4)

ББК 28я729

ISBN 978-5-19-011081-4 © Гилярова О.А., наследница, 2016.

© Издательство Московского университета, 2016.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая читателю книга профессора Алексея Меркурьевича Гилярова (19.05.1943—20.10.2013), известного российского эколога, гидробиолога, знатока живой природы, талантливого ученого и преподавателя, подводит итог последнего периода его научной и педагогической деятельности. Алексей Меркурьевич до последних дней внимательно следил за «новостной лентой» современной биологии и экологии и стремился рассказать обо всем, что считал важнейшими достижениями этих наук. Обширная информация, опубликованная на страницах ведущих мировых журналов, таких как Nature и Science, и в новейших отечественных научных изданиях (например, в книгах акад. Г. А. Заварзина, чьи научные труды Алексей Меркурьевич высоко ценил), — легла в основу этой работы.

Этот труд служит органичным продолжением давно вышедшего, но не утратившего своей актуальности учебника А. М. Гилярова «Популяционная экология» (1990), который стал своего рода «must-read» для специалистов и студентов, прочно заняв свое место в первом ряду отечественных изданий по экологии. Полагаем, что новой, к сожалению, последней книге Алексея Меркурьевича также уготована не меньшая популярность. В ней не только обобщены последние достижения бурно развивающейся современной экологии, которые со временем неизбежно станут историей, но она, как и «Популяционная экология», пронизана авторским пониманием предмета и неповторимой, неподвластной течению времени личной интонацией.

За последние два десятилетия на книжных прилавках появилось несколько десятков учебников и учебных пособий по экологии, написанных геологами, химиками, физиками, инженерами и даже журналистами. Однако не все эти авторы глубоко понимают, что такое живые организмы и как они сосуществуют в природе. Заметим при этом, что лучшие учебники экологии, по которым учится большинство студентов ведущих стран мира, за указанный период на русский язык не переводились (правда, это обстоятельство создало дополнительный стимул для их изучения на английском). И если в области

популяционной экологии и синэкологии (экологии сообществ) положение спасает наличие оригинальных трудов и учебников, которые были переведены в последние годы существования Советского Союза, то в том, что касается изучения биосферы, ощущается заметный информационный голод. Пожалуй, последнее, что было предложено на эту тему, — перевод книги Рамона Маргалефа «Облик биосферы» (1992). В современной экологии, идущей в ногу с мировым прогрессом, наиболее динамично развивается именно область изучения биосферы. Естественно, книга Р. Маргалефа, будучи еще 15 лет назад относительно современной, сейчас во многом устарела. Особенно это касается подробного и современного (с цифрами) описания биогеохимических циклов основных биогенных элементов: углерода, фосфора, азота, кислорода и серы. Примеров количественного описания круговоротов последних двух элементов вообще крайне мало. Предлагаемая широкому читателю (прежде всего студентам, преподавателям и ученым разных специальностей) книга профессора А. М. Гилярова, несомненно, восполнит этот пробел.

Собственно говоря, перед нами — записанные и собранные воедино лекции по классическому курсу общей экологии, который Алексей Меркурьевич с присущим ему артистизмом читал студентам биологического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова в течение 25 лет. Именно поэтому книга написана легким, почти разговорным языком, с той узнаваемой интонацией, которая для знавших Алексея Меркурьевича сразу воскрешает в памяти его образ.

Создание этой книги имеет свою историю. По-видимому, первые восемь глав были в основном закончены в декабре 2010 г. Затем в работе над книгой наступил перерыв. И лишь летом 2013 г., уже тяжело больной, Алексей Меркурьевич вернулся к ней, понимая, что эту работу надо обязательно закончить. За 20 дней до своего ухода, 1 октября 2013 г., Алексей Меркурьевич сообщает в письме: «Вчера я поставил финальную точку. Все написано! Последняя очень большая по объему глава, глава о человеке, требует мощного редактирования». Редакторская работа велась уже после кончины Алексея Меркурьевича, поэтому многие вопросы, которые, думается, можно было бы снять после консультации с автором, остались без ответа. Рукопись «Экологии биосферы», хотя и не обрывается на полуслове, не имеет заключительного аккорда, своего рода «коды», к которой Алексей Меркурьевич всегда стремился в своих текстах и которую, несомненно, нашел бы. Рассматривая разные варианты, мы решили оставить все так, как было у автора. Пусть не только эта книга, но и ее заключительные строки напоминают о прерванном полете.

Мы очень благодарны всем, кто оказал бескорыстную (и потому неоценимую) помощь в подготовке рукописи к печати: Сергею Валентиновичу Малицкому, Елене Леонидовне Ростовцевой, Юрию Сергеевичу Лобову, Борису Федоровичу и Елене Дмитриевне Гончаровым, Дмитрию Геннадьевичу

Замолодчикову, а также близким Алексея Меркурьевича — его жене Ольге Анатольевне Гиляровой и детям Дмитрию Алексеевичу и Ксении Алексеевне Гиляровым. Книга издана при финансовой поддержке биологического факультета МГУ. Большую помощь при ее издании оказали декан биологического факультета МГУ академик Михаил Петрович Кирпичников и все руководство факультета.

Алексей Меркурьевич был человеком, навсегда замороженным чудесами Природы, ее бесконечными таинствами, что приоткрываются перед очарованным странником в мире науки. Он и был таким странником, который восхищался сложностью и красотой нашего большого дома — Земли, искренне стараясь захватить этим восхищением и нас.

*Д. В. Карелин, Л. В. Полищук*

# Глава 1

## ЧТО МЫ ПОНИМАЕМ ПОД БИОСФЕРОЙ

О «биосфере» мы говорим тогда, когда сталкиваемся с проявлениями жизни в масштабах глобальных, то есть относящихся ко всей нашей планете. Фактически биосфера — это **область Земли, населенная живыми организмами и находящаяся под их влиянием**. Однако это не просто место, где есть все необходимые для жизни условия. Это и сами организмы, и потребляемые (и выделяемые) ими вещества, и поддерживающие жизнь потоки энергии. Протекающие в биосфере физические, химические и биологические процессы между собой тесно взаимосвязаны, образуя сложную целостную **систему**. Со временем система эта претерпевает различные изменения, как повторяющиеся (циклические), так и необратимые (эволюционные).

Для понимания основных принципов устройства и функционирования биосферы очень важно получить картину, достаточно хорошо документированную, но вместе с тем обобщенную, не усложненную слишком большим количеством деталей. Образно выражаясь, надо попытаться взглянуть на планету и всю совокупность имеющейся на ней жизни как бы со стороны. В некотором роде это возможно в буквальном смысле, отдалившись от Земли на почтительное расстояние с помощью космических летательных аппаратов. Но, пожалуй, еще более важным оказывается отдаление во времени, т.е. исторический подход, позволяющий реконструировать те ситуации, которые наблюдались на Земле миллионы и миллиарды лет тому назад. Особо заметный прогресс в этой области достигнут в последние десятилетия. Связан он в первую очередь с успехами геологии и палеонтологии в изучении следов жизнедеятельности организмов в докембрии, эпохе, отстоящей от нас по меньшей мере на 600 млн лет и тянущейся вглубь веков до 3.5 млрд лет, т.е. того времени, для которого мы имеем первые свидетельства жизни. Важное значение имело также совершенствование методов измерения различных физических и химических параметров атмосферы и океана, к примеру содержания в воздухе углекислого газа, причем не только в наше время, но и в далеком прошлом.

Термин «биосфера» предложил в 70-х гг. XIX в. австрийский геолог Эдуард Зюсс (1831—1914), обозначив так одну из «оболочек» Земли, а именно ту, в которой протекает жизнь. Помимо биосферы он выделял еще три «оболочки» — литосферу (твердую), гидросферу (жидкую) и атмосферу (га-

зообразную). Строго говоря, биосферу не совсем верно ставить в один ряд с литосферой, гидросферой и атмосферой. Выделенная совсем по другому признаку — связи с жизнью, она фактически включает в себя всю гидросферу, значительную часть атмосферы и верхнюю часть литосферы.

**Гидросфера** целиком входит в биосферу, поскольку вся водная толща океанов — от поверхности до дна глубочайших впадин — населена живыми организмами. Кроме того, не следует забывать, что и на суше жизнь обязательно связана с водой. Животные и растения, обитающие в самых жарких и сухих пустынях мира, на самом деле могут существовать там только благодаря тому, что умеют добывать и сохранять некоторое минимальное, но необходимое для них количество воды.

То, что хотя бы частично **литосфера** может быть включена в биосферу, тоже понятно. В ее составе есть вещества, образованные за счет деятельности организмов. И это не только торф, каменный уголь, нефть и горючие сланцы, но также куда более распространенный известняк, образовавшийся из остатков раковин одноклеточных простейших (кокколитофорид, фораминифер), многоклеточных кораллов, плеченогих, моллюсков и других морских животных. На поверхности суши обитает множество самых разных живых существ. Кроме того, совершенно особую среду, густо заселенную бактериями, грибами и разнообразными животными, представляет собой **почва**, находящаяся на границе раздела литосферы и атмосферы.

Чрезвычайно важная роль почвы в биосфере определяется прежде всего тем, что именно в этом очень тонком (по масштабам планеты) слое располагаются корни растений и именно в нем происходит разрушение (деструкция) произведенных на суше сложных органических веществ. В результате этого процесса заключенные в органическом веществе дефицитные элементы минерального питания (прежде всего азот и фосфор) становятся доступными для потребления растениями. Сама почва в значительной мере есть продукт активности живых организмов, а точнее говоря — взаимодействия биологических, химических и физических процессов. Прирастает почва «сверху», из воздуха, поскольку содержащийся в ней углерод ранее находился в атмосфере, а потом был связан растениями в процессе фотосинтеза.

Помимо обитателей почвы, исследователей в последнее время очень привлекает и так называемая «глубинная биосфера» — совокупность бактерий, развивающихся в глубоко лежащих пористых породах за счет химических реакций с использованием водорода, соединений серы и углекислого газа. Условия жизни данного бактериального сообщества в наибольшей степени напоминают те, что были характерны для биосферы протерозоя и архея, т.е. 2,5–3 млрд лет тому назад (Заварзин, 2004).

Третья выделенная Зюссом оболочка — **атмосфера**, «одеяло биосферы» и одновременно — ее «зеркало». «Одеяло» — поскольку надежно



защищает все живое от разрушающего действия ультрафиолетовых лучей и удерживает тепло, которое нагретая Солнцем Земля переизлучает обратно в открытый космос. А «зеркало» — поскольку своим химическим составом отражает суммарные результаты жизнедеятельности множества живых существ, населяющих нашу планету, в первую очередь бактерий, грибов и зеленых растений. К примеру, весь свободный кислород атмосферы представляет собой результат деятельности фотосинтезирующих организмов — цианобактерий и растений.

Биосфера имеет определенные границы в пространстве и во времени. Она связана с одной планетой Солнечной системы — Землей и, очевидно, не может быть старше, чем сама планета, возраст которой оценивается в 4.5—5 млрд лет. Более того, биосфера не могла возникнуть ранее чем 3.8—3.9 млрд лет тому назад, поскольку до этого поверхность Земли подвергалась интенсивной бомбардировке метеоритами и разогревалась до температур, несовместимых с жизнью. Однако 3.5 млрд лет назад жизнь на нашей планете уже была и, видимо, начинала влиять на ее облик. **Необратимая последовательность событий, порожденных геохимической активностью организмов. — это и есть эволюция биосферы.** Так, когда-то способные к фотосинтезу живые существа связали в своих телах огромное количество диоксида углерода (углекислого газа), выделив при этом в окружающую среду строго пропорциональное ему количество кислорода. Сначала этот кислород почти целиком расходовался на окисление восстановленных соединений (железа, серы и других), но потом стал постепенно накапливаться в атмосфере. Заметным это накопление оказывалось тогда, когда органическое вещество изымалось из круговорота, становилось недоступным микроорганизмам и попадало в осадочные породы в виде керогена (рассеянного органического углерода).

Еще позже организмы завоевали сушу и радикальным образом преобразили ее ландшафты. Увы, земная биосфера (а другой мы не знаем!) конечна. Светимость ближайшей звезды, Солнца, за время существования планеты возросла на 25% и продолжает возрастать. Хотя способность биосферы к саморегуляции довольно велика, она отнюдь не безгранична. Поверхность Земли постепенно будет разогреваться, а через 700 млн лет животные уже вряд ли смогут на ней выжить, хотя микробная жизнь еще будет какое-то время существовать. На других планетах Солнечной системы жизнь, по всей вероятности, отсутствует. Следовательно, у этих планет нет и биосферы. Есть ли биосферы в других звездных системах нашей галактики, нам не известно.

Идея о том, что существование организмов следует рассматривать не изолированно, а в тесном контакте с окружающей неживой природой, высказывалась уже достаточно давно. Еще в 1756 г. Иммануил Кант (1724—1804) в своем курсе лекций по физической географии, прочитанном в Кёнигсберге, подчеркивал, что все отдельные явления, наблюдаемые на земной поверхно-

сти, между собой функционально взаимосвязаны. Кант призывал не ограничиваться внешним «описанием видимого», что было так характерно для классической естественной истории, а идти вглубь — к выявлению скрытых связей между вещами и явлениями. Эти призывы были услышаны и подхвачены многими деятелями европейского естествознания. Так, один из создателей исторической геологии — Абраам Готлоб Вернер (1749—1817) предлагал даже специальное название — «геогнозия» — для синтетической науки, объединяющей изучение живой и неживой природы. А ученик Вернера по Фрайбургской горной школе Александр фон Гумбольдт (1769—1859), будучи чрезвычайно разносторонним исследователем, в частности первым, кто стал изучать «растительный покров», а не просто отдельные растения, считал, что созданием целостной картины всей природы должна заниматься «общая физика» (*la physique générale* — фр.). Целью этой научной дисциплины должно было стать «объединенное знание о всех явлениях и существах, которые предлагает поверхность Земли», поскольку «в этой грандиозной последовательности причин и эффектов ничего не может быть рассмотрено в изоляции» (Humboldt, Bonpland, 1807). Примерно в это же время Жан Батист Ламарк (1744—1829) публикует свою «Гидрогеологию». В этой небольшой книге он развивает чисто умозрительные, порой наивные, но в чем-то обгоняющие свое время представления о том, что жизнедеятельность организмов («сила жизни», как он выражался) есть постоянно действующий мощный фактор, создающий сложные вещества и тем самым противостоящий действию «естественных сил разрушения» (см. подробнее: Гиляров, 1999).

На протяжении XIX в. усилиями многих специалистов постепенно достигалось понимание того, каким образом живые организмы включены в круговорот веществ в природе. Химия и биология развивались параллельно, но работы, находящиеся на стыке данных наук, появлялись регулярно. Так, Жану Батисту Дюма (1800—1884), Жану Батисту Буссенго (1802—1887) и Юстусу Либиху (1803—1873) удалось получить четкие эмпирические данные о потреблении и выделении зелеными растениями определенных газов. Тогда же было обосновано предположение о том, что весь кислород атмосферы есть продукт фотосинтеза растений. Огромное значение для оценки роли организмов в глобальном круговороте химических элементов имели достижения микробиологии, в частности, открытие в 1887 г. хемосинтеза — способа получения энергии организмами за счет окисления простых неорганических веществ. Автор этого открытия, Сергей Николаевич Виноградский (1856—1953), был, по сути, первым, кто сформулировал представление «**о жизни на Земле как системе взаимосвязанных биогеохимических циклов, катализируемых живыми существами**» (Заварзин, 1996).

К концу XIX в. Василий Васильевич Докучаев (1846—1903) заложил основы почвоведения, причем почву он определял как «биокосное тело», т.е.

совместный продукт процессов геологических и биологических. Учеником же Докучаева был Владимир Иванович Вернадский (1863–1945), начавший свою научную карьеру как специалист в области кристаллографии и минералогии, но затем заинтересовавшийся геохимией. В своих «Очерках геохимии», опубликованных впервые в 1927 г. (в 1931 г. — в расширенном варианте на немецком языке), он уже уделил особое внимание тем аспектам трансформации вещества на поверхности Земли, которые связаны с деятельностью организмов. В значительной степени благодаря трудам Вернадского к началу 1930-х гг. XX в. возникла новая наука — биогеохимия, основным объектом которой стала биосфера. Сам термин «биосфера», предложенный ранее Зюссом, в трудах Вернадского получил второе рождение и начал широко использоваться во всем мире.

В течение XX столетия биосфера изучалась очень интенсивно, что позволило достичь понимания многих аспектов ее устройства. Это был суммарный результат трудов множества ученых, которые в подавляющем большинстве своем вовсе не считали себя специалистами по биосфере или глобальной экологии, а занимались проблемами микробиологии, почвоведения, гидробиологии, физиологии растений, климатологии, палеонтологии, геологии, геохимии и других, казалось бы, более частных и конкретных наук. Однако полученные ими данные постепенно складывались в целостную картину, которая продолжает уточняться и детализироваться.

Конечно, у геологов, климатологов, геохимиков, океанологов и других специалистов есть свой взгляд на биосферу, и внимание их сфокусировано на разных аспектах. Взгляд эколога-биолога, нашедший свое отражение в данном тексте, также имеет свои особенности. Задача экологии в самом широком смысле слова — это изучение живого облика биосферы. Обычно эколог имеет дело только с какими-то небольшими фрагментами биосферы — отдельными экосистемами, сообществами или популяциями тех или иных видов. Однако возможен и взгляд эколога-биолога на всю биосферу в целом, на выяснение того, как те или иные группы организмов вовлечены в круговороты вещества, имеющие глобальные (т.е. относящиеся ко всему земному шару) последствия. Такой взгляд имеет право на существование уже хотя бы потому, что любой организм — это небольшая фабрика по переработке вещества и трансформации энергии, а жизнедеятельность множества организмов и есть то, что превращает поверхность нашей планеты в биосферу.

# Глава 2

## ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ: ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИМИ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ

Суть жизни — это существование и непрерывное самовоспроизводство организмов, изготовление ими собственных копий из материала окружающей среды. Жизни вне организмов нет, и поэтому нельзя признать удачным выражение «живое вещество», которым порой пользуются геохимики. Живыми могут быть только организмы, но не вещество.

Для поддержания своей структуры, роста и размножения даже простейший организм должен проводить множество окислительно-восстановительных реакций. Он должен иметь источник энергии (жизнь — это вообще энергозатратный процесс) в виде квантов света или, что гораздо чаще, в виде восстановленных веществ — доноров электронов. В процессе окисления электроны передаются от одного вещества (восстановителя) другому, выступающему в качестве их акцептора (окислителя), а организм получает при этом необходимую энергию. Конечно, все эти реакции возможны только в рамках, накладываемых законами термодинамики. Уже само получение энергии организмом оказывается связанным с необходимостью осуществлять некую трансформацию веществ в окружающей среде. Но вещества нужны организму не только как энергетический материал, но и как строительный.

По своему **молекулярному составу** вещество организмов существенно отличается от вещества, находящегося в окружающей среде. Очевидно, что любое живое существо должно проводить достаточно сложные химические реакции, перерабатывая одни молекулы в другие. При этом какие-то вещества потребляются из среды, а какие-то, являющиеся «отходами производства», в неё выбрасываются. **Постоянный обмен веществом между организмом и средой** — не только одно из условий жизни, но и характернейшая ее особенность. Некоторые проникательные натуралисты, например Жорж Кювье (1769—1832), поняли это очень давно, задолго до того, как стали известны основные механизмы самого обмена и вовлеченные в него вещества.

Все организмы размножаются, производят на свет своих потомков. Если условия среды по отношению к каждой особи остаются неизменными, то рост численности популяции данных организмов будет описываться экспоненциальным законом.

К примеру, если бактерия делится при благоприятных условиях раз в полчаса, то потомство одной клетки через интервалы по 30 минут будет составлять: 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256... клеток. Таким образом, численность популяции растет пропорционально уже имеющейся численности (рис. 1). В общем виде экспоненциальный рост записывают формулой

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

где  $N_t$  — численность популяции в момент времени  $t$ ,  $N_0$  — численность в начальный момент,  $e$  — основание натуральных логарифмов, 2.718...,  $r$  — удельная (т.е. в расчете на одну особь) скорость увеличения численности популяции. Размерность величины  $r$  — особи/(особи×время), т.е. 1/время, или время<sup>-1</sup>.

Необходимое и достаточное условие экспоненциального роста — постоянство во времени величины  $r$ . В принципе, среда не обязательно должна быть самой благоприятной. Если в нашем примере при более низкой температуре бактерии будут делиться не раз в полчаса, а раз в сутки, рост также будет описываться экспоненциальной кривой, хотя она окажется более пологой. Если удельная скорость роста будет равна нулю ( $r = 0$ ), то численность популяции останется неизменной. А если  $r < 0$ , то численность популяции будет снижаться по экспоненциальному закону.

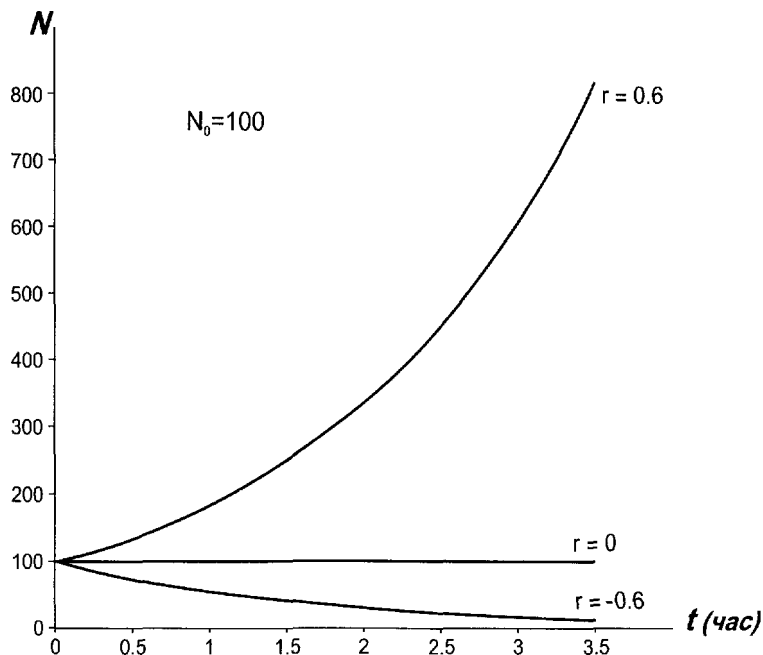


Рис. 1. Экспоненциальный рост одноклеточных организмов

Закон экспоненциального роста настолько универсален, что иногда его сравнивают с первым законом Ньютона. Если мы видим, что рост популяции становится не экспоненциальным, значит, не соблюдается основное его условие — меняется удельная скорость популяционного роста (особи начинают размножаться и (или) умирать быстрее или медленнее). Экспоненциальный рост создает то «давление жизни», которое и является движущим механизмом большинства разворачивающихся в биосфере процессов. Кроме того, экспоненциальный рост создает предпосылки для возникновения естественного отбора, основного механизма эволюции видов.

По мере того, как организмы размножаются и их численность возрастает, в окружающей среде уменьшается количество веществ, используемых ими в качестве ресурсов, и увеличивается количество веществ, являющихся отходами жизнедеятельности. Очевидно, что рано или поздно исчерпание ресурсов и (или) накопление отходов сделают дальнейшее существование организмов в данном месте невозможным. Иногда так и происходит. Но во многих случаях жизнь продолжается благодаря тому, что рядом существуют другие организмы, изымающие из среды «отходы» первых, поскольку для них они, в свою очередь, являются ресурсами, необходимыми для жизнедеятельности.

Иными словами, вещество движется по кругу, многократно используется все новыми и новыми поколениями организмов, являющихся звеньями этого круговорота. Жизнь в современной биосфере существует как **круговорот химических элементов, осуществляемый совокупностью разных групп организмов**. Различаются эти группы своими биогеохимическими функциями, то есть по тому, что именно они потребляют из среды и что в нее выделяют. Возможна ли жизнь, основанная не на круговороте вещества, а на одностороннем потоке? В принципе, в течение некоторого времени возможна. Микробиологи и биогеохимики сейчас проявляют особый интерес к бактериям, живущим глубоко под землей, на суше или под морским дном, в расщелинах горных пород. Эти организмы получают энергию за счет окисления восстановленных веществ, например водорода, поступающего из глубин в результате чисто физико-химических процессов. Кроме того, им, конечно, нужен постоянный источник углерода, например  $\text{CO}_2$ , и какое-то количество воды.

Настоящей научной сенсацией стало открытие в Южной Африке, в шахте на глубине 2,8 км, бактерии, обитающей в горячей (температура около  $60^\circ\text{C}$ ), насыщенной сульфатами воде (Chivian et al., 2008). Происхождение самой этой воды является в значительной степени загадкой (просочилась ли она вся постепенно с поверхности или же хотя бы отчасти представляет собой остаток древней геотермальной воды), но в любом случае возраст ее исчисляется миллионами лет. Свое видовое название, *Desulfurudis audaxviator*, найденная бактерия получила от латинского словосочетания «audax viator» («отважный странник») из таинственного послания, которое фигурирует в фантастическом романе Жюль Верна «Путешествие к центру Земли». Необходимую для жиз-

недеятельности энергию *D. audaxviator* получает за счет окислительно-восстановительной реакции, в которой донором электронов является водород, а акцептором — сульфат. Вообще говоря, реакция восстановления сульфата, протекающая в строго анаэробных условиях, давно известна микробиологам. Ее проводят многие сульфатовосстанавливающие бактерии (сульфатредукторы). Поразительно в данном случае другое, а именно то, что *D. audaxviator* является единственным обитателем обнаруженной под землей горячей воды. Ученые впервые столкнулись с экосистемой, представленной, по сути, одним видом организмов. Детальное изучение генома *D. audaxviator* (а для выделения ДНК бактерии профильтровали 2 м<sup>3</sup> подземной воды) показало, что в нем есть множество наборов разных генов, ответственных за выполнение тех или иных жизненно важных функций. Ясно, что этот удивительный организм способен использовать в качестве источника углерода не только СО<sub>2</sub> и СО, но и органические вещества, которые, по-видимому, представляют собой остатки отмерших клеток таких же бактерий. Кроме того, есть гены, ответственные за фиксацию свободного азота, за синтез всех аминокислот, за образование спор (если вдруг условия станут совсем непригодными для поддержания активной жизнедеятельности), за защиту от вирусов и т.д. По-видимому, бактерия эта имеет очень низкую интенсивность метаболизма (это связано с тем, что необходимых для жизни ресурсов в среде обитания очень мало) и, несмотря на высокую температуру, размножается крайне медленно. Не исключено, что между двумя делениями проходит 100 или даже 1000 лет. Подробнее см.: Chivian et al., 2008; Марков, 2010, а также статью А. Маркова «В недрах земли найден микроб, живущий сам по себе» (<http://elementy.ru/news/430872>).

## 2.1. ПРОКАРИОТЫ И ЭУКАРИОТЫ

Несмотря на колоссальное разнообразие форм и размеров живых существ, основные принципы их устройства и функционирования сходны. Простейший организм — это клетка, отделенная от внешней среды мембраной. Внутри нее содержится набор способных к репликации наследственных элементов (то, что в совокупности называется геномом), аппарат синтеза белка и цитоплазма, где протекают все метаболические процессы, поддерживающие существование клетки, ее рост и развитие. Геном (молекула ДНК) содержит инструкции как по собственному удвоению, так и по построению белков организма.

У древнейших наиболее просто организованных одноклеточных организмов — **прокариот** — нет оформленного ядра, а геном представляет из себя одну кольцевую хромосому, располагающуюся непосредственно в цитоплазме. У **эукариот** есть настоящее ядро с хромосомами, а кроме того — митохондрии, пластиды и другие довольно сложно устроенные органеллы. Все прокариоты — очень мелкие существа: их типичные размеры колеблются от 0.5 до 4 мкм. Одноклеточные эукариоты крупнее — от 5 мкм и вплоть до десятков и даже сотен микронов. Кроме того, к эукариотам относятся и все многоклеточные существа, а среди них есть настоящие гиганты.

По типу своего питания все прокариоты — исключительно **осмотрофы**, т.е. необходимые вещества они поглощают всей поверхностью клетки. Эука-

риоты, помимо осмотрофного питания, могут также захватывать целые твердые частицы (в том числе другие организмы, по отношению к которым они выступают как хищники), образуя пищевые вакуоли. Организмы, способные к такому питанию, называют **фаготрофами** (или зоотрофами).

В современной системе микроорганизмов прокариот рассматривают как довольно искусственное объединение двух больших групп (доменов): архебактерий (*Archaeobacteria*), или, как их часто называют, «архей», и эубактерий (*Eubacteria*), т.е. собственно бактерий.<sup>1</sup> Различия между ними касаются прежде всего аппарата синтеза белка, а также химического состава мембраны и клеточной стенки.

К археям относят метанобразующие бактерии («метаногены»), играющие важную роль в биосферном круговороте углерода, а также еще несколько групп микробов с разным типом обмена, способных существовать в очень необычных условиях. Таковы, например, экстремальные галофилы, обитающие в гипергалинных водоемах, фактически в насыщенном растворе соли, или экстремальные термофилы, живущие в горячих источниках при температуре около 100 °С.

Эубактерии включают множество разных групп микроорганизмов, повсеместно распространенных и в своей совокупности выполняющих в биосфере почти все «биогеохимические функции». Именно поэтому чрезвычайно важна роль эубактерий в глобальном круговороте всех элементов, связанных с жизнью.

Эукариоты образуют третий домен. В его состав входят царства протистов,<sup>2</sup> растений, грибов и животных, которые, на первый взгляд, могут показаться чрезвычайно разнообразной группой. Однако разнообразие это проявляется только в размерах тела и в строении организмов. Что касается «биогеохимических функций», т.е. реакций, которые могут проводить организмы для обеспечения себя энергией и необходимыми для построения своих тел веществами, то эукариоты осуществляют лишь очень немногие из тех, что способны проводить археи и эубактерии. Неудивительно, что в течение большей части всего времени существования биосферы жизнь была представлена исключительно прокариотами и только около 1 млрд лет назад эукариоты стали играть заметную роль в различных биосферных процессах.

Согласно гипотезе, предложенной в начале 1970-х гг. Линн Маргулис,<sup>3</sup> эукариотная клетка возникла путем симбиогенеза — слияния или, точнее, за-

<sup>1</sup> Археи первоначально, после того, как их выделили, считались особой группой бактерий. В настоящее время их считают таксоном того же ранга, как собственно бактерии и эукариоты. Поэтому теперь название «архебактерии» считается устаревшим (*прим. ред.*).

<sup>2</sup> Одноклеточные организмы, ранее рассматривавшиеся в качестве типов в составе царств растений (водоросли) или животных (простейшие).

<sup>3</sup> Линн Маргулис (1938—2011) в свое время с трудом удалось опубликовать свою гипотезу. Перевод ее обобщающей книги был издан и по-русски, но по непонятным (в том числе и самой Л. Маргулис) причинам фамилия ее в русской транскрипции была написана как Маргелис (см.: Маргелис, 1983).



хвата одной прокариотной клеткой других, превратившихся в конце концов в ее органеллы. Так, содержащие хлорофилл пластиды эукариот — не что иное, как цианобактерии, а митохондрии — измененные альфа-протеобактерии. Сейчас гипотеза Маргулис стала фактически общепринятой теорией, хотя и продолжаются споры относительно деталей этого объединения и того, какой, к примеру, вклад в происхождение эукариот внесли архебактерии и эубактерии (Doolittle, 1998). По-видимому, произошли эукариоты все же от архей, но потом путем горизонтального переноса (т.е. передачи части генома от других организмов, не являющихся их прямыми предками) получили некоторые наборы генов от эубактерий (Doolittle, 1999).

## 2.2. ВЕЩЕСТВО ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Из более чем 90 химических элементов, встречающихся в земной коре, организмы используют лишь около двадцати. Шесть присутствуют всегда. Это — водород (H), углерод (C), азот (N), кислород (O), фосфор (P) и сера (S). Данный универсальный набор легко запомнить, если латинские буквы, соответствующие их химическим символам, расположить так, чтобы они читались как одно слово, например CHNOPS («чнопс») или CNOPSH («цнопш»). Сразу заметим, что все эти элементы, кроме фосфора, могут образовывать летучие соединения и, соответственно, в процессе круговорота выходить в атмосферу.<sup>4</sup> Все, кроме фосфора, представлены в природе разными стабильными изотопами. А поскольку во многих осуществляемых ими процессах организмы часто потребляют в первую очередь более легкие изотопы (например, в процессе фотосинтеза <sup>12</sup>C, а не <sup>13</sup>C), то изотопный состав тех или иных веществ в окружающей среде позволяет судить о том, принимали ли участие в их создании живые организмы. Самые древние следы наличия жизни на Земле — это как раз сдвиги в изотопном составе содержащих углерод осадочных пород.

**Более 99% вещества организмов (как по числу атомов, так и по массе) приходится только на четыре элемента: водород, углерод, азот и кислород.** На базе углерода построены все молекулы органических веществ, в том числе макромолекулы полисахаридов, белков и нуклеиновых кислот. Наличие большого количества водорода и кислорода также неудивительно. Эти элементы не только входят в органические вещества, но и образуют воду, на которую приходится от 60 до 95% массы организмов. В воде же обычно присутствуют ионы натрия, магния, хлора, калия и кальция, участвующие во многих физико-химических процессах, происходящих в живой клетке. Кроме того, во всех организмах в очень небольших коли-

---

<sup>4</sup> Точнее, фосфор образует летучие соединения (фосфин и др.), но они содержатся в атмосфере в ничтожных количествах и не могут замыкать биосферный цикл фосфора (прим. ред.).

чествах содержатся так называемые **микроэлементы**: марганец, железо, кобальт и цинк. Наконец, существует ряд элементов, характерных не для всех, а только для некоторых групп организмов (например, бор, алюминий, кремний, ванадий, молибден, селен и йод). Содержание их обычно очень невелико, однако встречаются исключения. Диатомовым водорослям, к примеру, в довольно большом количестве необходим кремний, т.к. из его оксида (кремнезема) состоят створки их панцирей.

Все химические элементы, входящие в состав тех или иных веществ, которые образуют тела организмов и вовлечены в различные метаболические процессы, являются **незаменимыми** (по-английски их именуют «essential» — т.е. неотъемлемыми, особо важными). Если, к примеру, растению не хватает фосфора, то оно не может вместо него использовать азот или другой элемент. А нехватка азота не может компенсироваться обилием во внешней среде фосфора. Отсутствие или недостаточное количество нужного элемента в природе нередко ограничивает рост и размножение организмов. Последствия такого ограничения могут проявляться в глобальном масштабе в буквальном смысле этого слова.

Примером может служить крайне неравномерное распределение фитопланктона (микроскопических планктонных водорослей и цианобактерий) по акватории всего Мирового океана. Огромные по площади центральные области океана в тропических и субтропических областях, несмотря на благоприятные температурные условия и хорошую освещенность, представляют собой по сути «биологическую пустыню»: там очень мало фитопланктона, а соответственно, зоопланктона и рыб. Причина в том, что воды этих областей крайне бедны азотом и фосфором — элементами минерального питания, абсолютно необходимыми водорослям и цианобактериям. Высокая биомасса и продукция фитопланктона наблюдается только в прибрежных районах и тех немногих местах в открытом океане, где происходит подъем к поверхности глубинных вод, т.е. там, где есть приток азота и фосфора, причем в минеральной форме, доступной для использования этими организмами.

Выяснение стехиометрических соотношений, т.е. пропорций, в которых разные химические элементы содержатся в самих организмах, и сопоставление их с соотношением в окружающей среде (или в пище) позволяет понять, какие из них являются **лимитирующими**, т.е. находятся в дефиците и ограничивают рост численности и распространение данных существ. Так, например, известно, что в составе морского фитопланктона соотношение числа атомов углерода, азота и фосфора (C:N:P) составляет в среднем 106:16:1. Иными словами, на один атом фосфора планктонным водорослям и цианобактериям требуется шестнадцать атомов азота и сто шесть атомов углерода. Эти пропорции называют **соотношением Редфильда** — по имени американского исследователя Альфреда Редфильда, описавшего их в середине 1930-х гг.

Хотя углерода фитопланктону требуется довольно много, его в воде практически всегда хватает. Азота и фосфора в растворенной минеральной (т.е. пригодной для усвоения фитопланктоном) форме в поверхностных водах океана существенно меньше, но чтобы выяснить, какой именно из этих элементов является в конкретном случае лимитирующим, необходимо сопоставить их пропорции в среде и в организмах. В поверхностных водах океана среднее соотношение азота и фосфора часто оказывается равным 14.7:1 (Falkowski, 1997). Очевидно, что с «точки зрения» планктонных водорослей и цианобактерий азота в окружающей среде относительно фосфора несколько не хватает, поскольку соотношение этих элементов в самих организмах должно составлять 16:1. Однако между содержанием в океанической воде азота и фосфора наблюдается тесная положительная корреляция. В геологическом масштабе времени изменения содержания фосфора определяются поступлением его с континентов, и организмы на этот процесс повлиять не могут, а вот азот в случае его острого дефицита связывается азотфиксирующими организмами, и таким образом осуществляется некоторая «подстройка», хотя она и не всегда бывает полной.

### 2.3. ИСТОЧНИКИ УГЛЕРОДА И ЭНЕРГИИ

Все организмы в зависимости от того, откуда они черпают углерод для построения своих тел, делятся на две большие группы. **Автотрофы** используют для этого  $\text{CO}_2$ , реже  $\text{CO}$  и другие простые соединения. **Гетеротрофы** в качестве источника углерода используют экзогенные (т.е. синтезированные вне организма) органические вещества. К автотрофам относятся все растения (за исключением паразитических, лишенных хлорофилла), часть протистов (те, что обладают хлорофиллом и способны к фотосинтезу) и несколько групп бактерий, в том числе цианобактерии, пурпурные серные, тионовые, нитрифицирующие, водородные и метанобразующие. Гетеротрофы включают всех животных, все грибы, часть протистов (тех, которые не способны к фотосинтезу) и множество разных бактерий. Деление на автотрофов и гетеротрофов до некоторой степени условно. Есть организмы, которые используют углерод  $\text{CO}_2$  в качестве основного строительного материала, но тем не менее нуждаются в определенных готовых органических веществах, например витаминах. Некоторые микроскопические водоросли, например эвгленовые, способны переключаться с автотрофного питания на гетеротрофное и, наоборот, в зависимости от освещенности и наличия в среде органических веществ. Такие организмы называют еще миксотрофными.

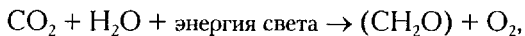
Помимо вещества любому организму для поддержания его жизнедеятельности требуется энергия. В соответствии с первым законом термодинамики, энергия не создается и не исчезает, а только преобразуется, превращаясь из

одной формы в другую. Согласно же второму закону термодинамики, преобразования эти происходят так, что в любой замкнутой системе потенциальная энергия (т.е. та, за счет которой может быть выполнена работа) уменьшается, поскольку часть ее переходит в рассеянную, непригодную для дальнейшего использования форму. Чтобы поддержать свой энергетический баланс, надо этому противостоять. Система должна быть открытой и получать энергию извне. Такой открытой по энергии, хотя и замкнутой (или, строго говоря, почти замкнутой) по веществу системой является биосфера. Организм же — система открытая как по энергии, так и по веществу.

В зависимости от источника используемой энергии все организмы также делятся на две большие группы. **Хемотробы** получают энергию, окисляя восстановленные химические соединения. Хотя сам термин «окисление» означал когда-то присоединение кислорода, в современной науке под ним понимается отнятие электронов и переход их на более низкий энергетический уровень. В качестве окисляемых субстратов (или, иначе говоря, доноров электронов) могут фигурировать как неорганические вещества, например  $H_2$ ,  $S^{2-}$ ,  $NH_3$ ,  $Fe^{2+}$ ,  $CO$ , так и многочисленные органические. Окислять неорганические вещества могут только бактерии: водородные (гидрогенотрофы), нитрифицирующие, метанообразующие и некоторые другие. Органические вещества могут окислять очень многие бактерии, а также все грибы и все животные.

**Фототрофы**, в отличие от хемотробов, способны использовать световую энергию, превращая ее в энергию восстановленных химических соединений. Под восстановлением понимается переход электрона на более высокий энергетический уровень. Затем связанная таким образом энергия расходуется в ходе окислительных реакций. Донорами электронов могут быть как простые неорганические вещества, например вода для цианобактерий и растений или сероводород для пурпурных серных бактерий, так и органические. Последнее в современной биосфере наблюдается гораздо реже, и соответствующие реакции могут осуществлять только немногие бактерии, например так называемые несерные пурпурные.

Использование световой энергии для образования высокоэнергетических соединений — это и есть процесс фотосинтеза. При **оксигенном** фотосинтезе, который сопровождается выделением кислорода, источником электронов служит водород воды. Протоны используются при этом для построения органического вещества, а кислород, являющийся побочным продуктом, выделяется во внешнюю среду. Суммарное уравнение такого фотосинтеза, свойственного цианобактериям и всем зеленым растениям, записывается как

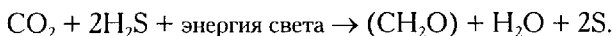


где  $(CH_2O)$  — обобщенная формула углеводов, показывающая соотношение числа атомов углерода, водорода и кислорода. Существенно, что весь выделя-

мый кислород происходит не из  $\text{CO}_2$ , а из воды. Строго доказано это было уже в 1940-х гг. опытами, в которых использовали воду, содержащую тяжелый изотоп кислорода  $^{18}\text{O}$  вместо обычного  $^{16}\text{O}$ . Уравнение фотосинтеза при более детальном исследовании самого процесса оказалось несколько сложнее, поскольку вода не только поглощается, но и выделяется:



Помимо кислородного фотосинтеза, в котором донором электронов является вода, а в качестве побочного продукта выделяется кислород, существует фотосинтез **аноксигенный**, в котором используются другие доноры электронов (к примеру, гидросульфид-анион  $\text{HS}^-$ , водород  $\text{H}_2$ , нитрит  $\text{NO}_2^-$  или двухвалентное железо  $\text{Fe}^{2+}$ ). Соответственно, конечный продукт реакции — это уже не кислород, а совсем другие вещества. Так, реакцию фотосинтеза, осуществляемую пурпурными серными бактериями, можно записать как:



Вместо воды использовался сероводород, а побочным продуктом реакции стала сера.

Аноксигенный фотосинтез возник раньше кислородного и, по-видимому, существовал уже 3.2–3.7 млрд лет назад. Комплекс реакций, вовлеченных в этот процесс, хотя и достаточно сложный, все же несколько проще, чем в случае кислородного фотосинтеза. Когда последний появился на Земле (и, соответственно, началось выделение в среду молекулярного кислорода), сказать пока сложно, но 2.5 млрд лет назад он уже точно был. По крайней мере, этим временем датируют самые древние остатки цианобактерий, организмов, осуществляющих кислородный фотосинтез. Вначале практически весь выделявшийся кислород расходовался на окисление восстановленных соединений железа и серы, но потом началось его накопление в атмосфере. К цианобактериям как к производителям свободного кислорода присоединились появившиеся позднее в ходе эволюции эукариоты — протисты, многоклеточные водоросли, а затем и высшие сосудистые растения. Впрочем, сходство метаболизма всех фотосинтезирующих эукариот и цианобактерий само по себе не удивительно: хлоропласты эукариот — это не что иное, как цианобактерии, когда-то захваченные другой прокариотной (или примитивной эукариотной) клеткой.

## 2.4. «ТИПЫ ПИТАНИЯ»

Два источника энергии (световая для фототрофов и окислительно-восстановительных реакций — для хемотрофов) и два источника углерода ( $\text{CO}_2$  для автотрофов и органическое вещество — для гетеротрофов) дают четыре

Таблица 1. Основные группы организмов, выделенные по характеру зависимости от источников углерода и энергии\*

		Источник энергии	
		Свет	Окислительно-восстановительные реакции
Источник углерода	CO <sub>2</sub>	<b>Фотоавтотрофы</b> (цианобактерии, пурпурные серные бактерии и некоторые другие группы бактерий, растения)	<b>Хемоавтотрофы</b> (водородные бактерии, метанобразующие архебактерии, нитрифицирующие бактерии и ряд других групп бактерий)
	Органическое вещество	<b>Фотогетеротрофы</b> (эритробактерии, гелиобактерии, несерные пурпурные бактерии)	<b>Хемогетеротрофы</b> (многие бактерии, в том числе бактерии-деструкторы; все грибы, все животные)

\* Обратите внимание, что во всех ячейках есть прокариоты, тогда как эукариоты — только среди фотоавтотрофов и хемогетеротрофов.

возможные комбинации, четыре «типа питания» в самом широком смысле этого слова (табл. 1). Все они реализовались в процессе эволюции — и все встречаются в природе, хотя и с разной частотой.

**Фотоавтотрофы** — организмы, использующие в качестве источника энергии свет, а в качестве источника углерода — CO<sub>2</sub>. Это цианобактерии, пурпурные серные бактерии (окисляющие на свету сероводород), а также все растения, за исключением тех немногих форм, которые перешли к паразитизму и утратили хлорофилл. К последним относится, например, петров крест (*Lathraea squamaria*), весьма обычный в средней полосе европейской части России.

**Фотогетеротрофы**, использующие энергию света, но берущие углерод из органического вещества, представлены только немногими бактериями: некоторыми несерными пурпурными, эритробактериями и гелиобактериями.

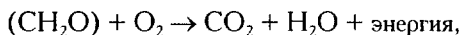
**Хемоавтотрофы**, получающие энергию за счет проводимых ими окислительно-восстановительных реакций и использующие CO<sub>2</sub> в качестве источника углерода, объединяют довольно много разных групп бактерий. В частности, к ним относятся: нитрифицирующие бактерии, окисляющие аммоний (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) в нитрит (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) или нитрит в нитрат (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>), часть тионовых бактерий, окисляющих восстановленные соединения серы до сульфата, и метанобразующие

бактерии (представители археобактерий), окисляющие водород, ацетат или метилированные соединения.

**Хемогетеротрофы** — группа организмов, существующих за счет энергии проводимых ими химических реакций и нуждающихся в органическом веществе как источнике углерода. К ним относятся многие бактерии (например, бактерии-деструкторы, перерабатывающие органическое вещество отмерших организмов), а также все грибы и животные.

Таким образом, все четыре варианта использования вещества и энергии встречаются среди прокариот, но только два из этих вариантов свойственны и эукариотам. Вклад, вносимый организмами с различными типами использования вещества и энергии в глобальные биогеохимические процессы, оказывается существенно разным. Так, основная масса органического вещества в современной биосфере создается фотоавтотрофами: на суше — сосудистыми растениями, в океане — цианобактериями и одноклеточными планктонными водорослями.

Разложение, или **деструкцию**, созданного фотоавтотрофами вещества осуществляют, прежде всего, хемогетеротрофы: повсеместно — бактерии, на суше также — грибы, в незначительной степени и в воде и на суше — животные. Необходимую энергию они получают, окисляя органическое вещество, причем особенно эффективно это происходит в аэробных условиях, где окислителем выступает кислород. Соответствующий процесс называют **дыханием**. Его итоговое уравнение имеет вид, обратный уравнению фотосинтеза:



где  $(\text{CH}_2\text{O})$  — общая формула для углеводов.

В широком смысле дыхание — это извлечение организмом энергии за счет окисления тех или иных веществ и запасание ее в виде АТФ. В качестве окислителя (акцептора электронов) может использоваться не только кислород, но и другие вещества. Кислород, конечно, самый выгодный окислитель, но если его нет (анаэробные условия), то окислителем могут быть, к примеру, сульфаты  $\text{SO}_4^{2-}$ , железо  $\text{Fe}^{3+}$ , марганец  $\text{Mn}^+$  или нитраты  $\text{NO}_3^-$ . В таком случае говорят о «сульфатном», «железном», «марганцевом» или «нитратном» дыхании. К такому необычному, с нашей точки зрения, «дыханию» способны только определенные группы бактерий, хотя есть и редкие исключения. Нитратное «дыхание» было обнаружено, в частности, у фораминифер (представителей протистов), живущих в донных осадках в среде, лишенной кислорода, но богатой нитратами.

В зависимости от специфики проводимых энергетических процессов все организмы можно разделить на две большие группы. **Литотрофы** (или, как их раньше называли, хемосинтетики)<sup>5</sup> в качестве доноров электронов исполь-

<sup>5</sup> Строго говоря, хемосинтетики — это только хемолитоавтотрофы (см. табл. 2) (прим. ред.).

зуют неорганические вещества, например молекулярный водород, соединения серы, воду, а **органотрофы** — органические вещества. Разделение всех организмов на литотрофы и органотрофы можно сочетать с рассмотренным выше делением их на фотоавтотрофы, фотогетеротрофы, хемоавтотрофы и хемогетеротрофы. Тогда получается система из восьми вариантов (Заварзин, Колодилова, 2001; см. также табл. 2):

**Фотолитоавтотрофы** — цианобактерии, пурпурные серные бактерии, фотосинтезирующие протисты (одноклеточные водоросли), многоклеточные водоросли, все растения.

**Фотолитогетеротрофы** — некоторые бактерии с аноксигенным фотосинтезом, нуждающиеся в органическом веществе.

**Фотоорганавтотрофы** — некоторые пурпурные бактерии.

**Фотоорганогетеротрофы** — несерные пурпурные бактерии.

**Хемолитоавтотрофы** — водородные бактерии, тионовые бактерии, нитрифицирующие бактерии.

**Хемолитогетеротрофы** — сульфатвосстанавливающие бактерии, некоторые водородные бактерии.

**Хемоорганавтотрофы** — метанобразующие архебактерии.

**Хемоорганогетеротрофы** — множество бактерий-деструкторов, грибы, животные.

Все эти варианты встречаются в природе, и все они осуществляются прокариотами. Андрэ Львов<sup>6</sup> — французский микробиолог русского происхождения, построивший приведенную выше комбинаторную схему восьми типов питания бактерий, кажется, первым подчеркнул, что в ходе эволюции органического мира произошло существенное ограничение их разнообразия. Так, все эукариоты относятся только к двум типам из восьми возможных: растения (в том числе фотосинтезирующие протисты) — это фотолитоавтотрофы, а грибы и животные — хемоорганогетеротрофы.

Андрэ Львов выделил восемь типов питания, но систему классификации можно сделать еще более дробной, приняв во внимание не только специфику донора электронов (органическое или неорганическое вещество), но и его акцептора, в качестве которого для аэробов выступает кислород  $O_2$ , а для анаэробов — какое-либо иное вещество. Тогда получится таблица из 16 ячеек. Все ячейки заполнятся теми или иными бактериями или археями, а вот эукариоты есть только в двух группах — среди фотолитоавтотрофов и хемоорганогетеротрофов, причем только в аэробном варианте.

Некоторые процессы свойственны строго определенным организмам. Так,

<sup>6</sup> Наверное, все знают портрет матери А. Львова — Марии Симонович. Это двоюродная сестра художника Валентина Серова, героиня его хорошо известной картины «Девушка, освещенная солнцем» (Третьяковская галерея, Москва).



Таблица 2. Функциональные группы организмов, выделенные в зависимости от источника углерода (автотрофы и гетеротрофы), источника энергии (фототрофы и хемотрофы) и характера окисляемого субстрата (литотрофы и органотрофы)

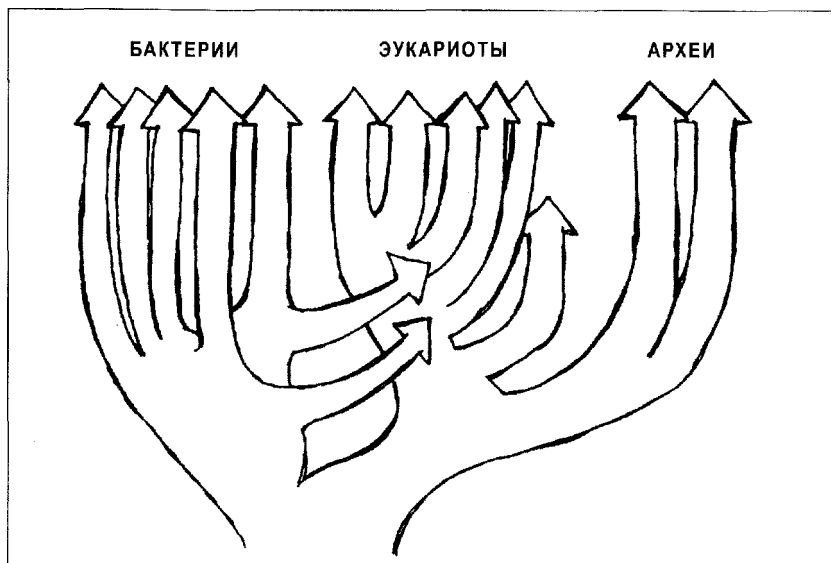
		Источник энергии			
		Свет (Фототрофы)		Окислительно-восстановительные реакции (Хемотрофы)	
		Окисляемые субстраты (доноры электронов)		Окисляемые субстраты (доноры электронов)	
		Неорганические вещества (Литотрофы)	Органические вещества (Органотрофы)	Неорганические вещества (Литотрофы)	Органические вещества (Органотрофы)
Источник углерода	CO <sub>2</sub> (Автотрофы)	<b>Фотолитоавтотрофы</b> (цианобактерии, пурпурные серные бактерии, растения)	<b>Фотоорганавтотрофы</b> (некоторые пурпурные бактерии)	<b>Хемолитоавтотрофы</b> (водородные бактерии, тионовые бактерии, нитрифицирующие бактерии)	<b>Хемоорганавтотрофы</b> (метанобразующие архебактерии)
	Органические соединения (Гетеротрофы)	<b>Фотолитогетеротрофы</b> (некоторые бактерии с анакисогенным фотосинтезом, нуждающиеся в органическом веществе)	<b>Фотоорганогетеротрофы</b> (несерные пурпурные бактерии)	<b>Хемолитогетеротрофы</b> (сульфатвосстанавливающие бактерии, некоторые водородные бактерии)	<b>Хемоорганогетеротрофы</b> (большинство бактерий-деструкторов, грибы, животные)

окислительно-восстановительную реакцию, в ходе которой образуется метан, осуществляют только микробы из группы архей и только в анаэробных условиях. Но некоторые организмы могут переключаться с аэробного обмена на анаэробный, а источником углерода для них может быть как  $\text{CO}_2$ , так и органическое вещество. Известно также, что самые разные прокариоты способны использовать водород в качестве донора электронов. Таким образом, положение определенной группы микроорганизмов в определенной ячейке таблицы типов питания далеко не всегда является строго фиксированным.

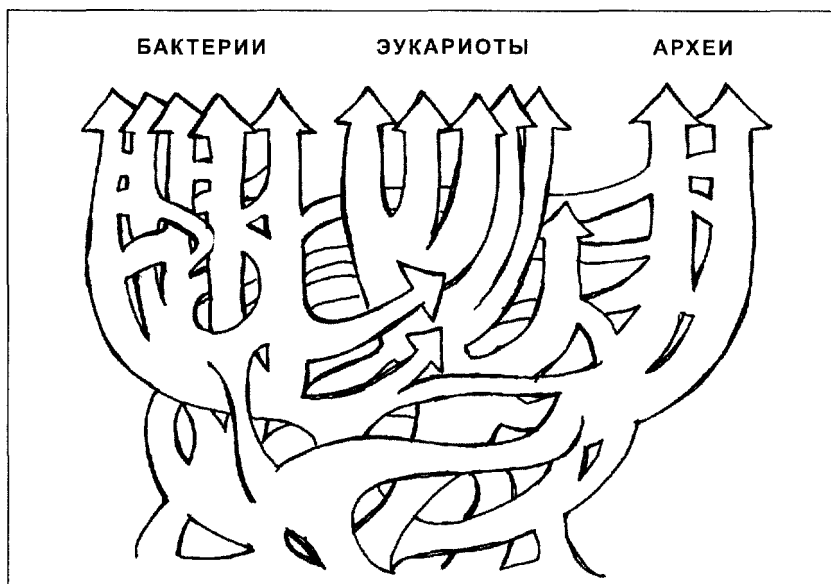
Разнообразие способов получения энергии и необходимых для жизни веществ, которое обнаруживается в пределах всей совокупности прокариот, не идет ни в какое сравнение с весьма ограниченными возможностями эукариот. Кроме того, не может не удивлять то, что некоторые наборы генов, отвечающие за формирование конкретного биохимического аппарата (порой весьма сложного), встречаются в совершенно разных группах бактерий. Очевидно, что сам процесс эволюции прокариот имел какие-то свои особенности, отличающие его от эволюции эукариот. Главная из них — это так называемый **горизонтальный** (или латеральный) **перенос генов** — приобретение одним организмом целого набора генов от другого организма, не являющегося его предком. Механизм переноса может быть разным — с помощью вирусов, посредством конъюгации (полового процесса, при котором бактерии, вступив в непосредственный контакт, обмениваются генетическим материалом) или трансформации — захвата бактерией фрагментов ДНК, находящейся в окружающей среде (например, оставшейся в результате гибели других клеток). Горизонтальный перенос у эукариот встречается гораздо реже, и его роль в эволюции этих организмов весьма скромная.

Конечно, при размножении бактерий их гены передаются от предков потомкам путем обычного (вертикального) переноса — процесса, хорошо известного нам по эукариотам. Так же как и все другие живые организмы, бактерии подвержены классическому (дарвиновскому) естественному отбору. Те сочетания генов (вне зависимости от того, получены ли они вертикальным или горизонтальным переносом), которые обеспечивают успешное выживание, а главное — размножение их обладателей, поддерживаются отбором и передаются из поколения в поколение.

Открытие явления горизонтального переноса позволило переосмыслить представления о филогении, системе родственных связей прокариот. Стало ясно, что фигурирующий в учебниках биологии классический образ ветвящегося дерева, отражающий происхождение одних групп организмов от других (рис. 2), для мира прокариот не подходит. В случае прокариот отдельные ветви не только расходятся, но порой и сливаются (частично или полностью). Организмы приобретают генетический материал не только от своих предков, но и от «соседей» в широком смысле этого слова (рис. 3). Займствование го-



**Рис. 2.** Классический образ ветвящегося дерева, отражающий происхождение одних групп организмов от других (по Doolittle, 1999, р. 2125)



**Рис. 3.** Открытие явления горизонтального переноса, при котором отдельные ветви не только расходятся, но порой и сливаются, изменило представления о филогении прокариот (по Doolittle, 1999, р. 2127)

товых «блоков» для построения своего организма (а точнее — инструкций для его построения) позволило эволюции прокариот «сэкономить» время и продвигаться вперед очень быстрыми темпами.

Благодаря столь быстрой эволюции биосфера Земли уже на ранних этапах своей истории получила набор организмов, осуществляющих практически все известные на сегодняшний день биогеохимические процессы. Сформировались и основные круговороты веществ, в которых потом стали принимать участие и все позднее возникшие группы организмов — от первых многоклеточных эукариот до млекопитающих (включая, конечно, и человека).

# Глава 3

## БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ УГЛЕРОДА

При изучении биосферы круговороту углерода по вполне понятным причинам уделяется особое внимание. Ведь помимо того, что на соединениях углерода основана вся жизнь, углеродсодержащие вещества в форме ископаемого топлива (угля, нефти, газа) определяют энергетический потенциал почти всей промышленности и транспорта. Кроме того, ученые обеспокоены тем, что в результате сжигания все большего количества топлива, а также крупномасштабного сведения тропических лесов в атмосфере быстро возрастает концентрация диоксида углерода ( $\text{CO}_2$ ) — важнейшего парникового газа. Газы эти (а помимо  $\text{CO}_2$  к ним относятся также пары воды, метан, окислы азота и некоторые другие соединения) имеют громадное значение для биосферы, поскольку удерживают тепло, которое излучает нагретая Солнцем Земля. Именно благодаря парниковому эффекту средняя для всего земного шара температура у поверхности — около  $+15^\circ\text{C}$ , тогда как в его отсутствие она была бы отрицательной и составляла  $-23^\circ\text{C}$ . Однако дальнейшее увеличение содержания парниковых газов и развивающееся в силу этого глобальное потепление чревато аридизацией климата (т.е. превращением его в более засушливый) и, соответственно, катастрофическими последствиями для сельского хозяйства на весьма обширных территориях.

### 3.1. «МЕДЛЕННЫЕ» И «БЫСТРЫЕ» КРУГОВОРОТЫ

Под расхожим штампом «круговорот углерода» вовсе не следует понимать миграцию всех атомов данного элемента строго по одному пути, подобно движению городского трамвая по кольцевому маршруту. Если уж использовать «трамвайную» аналогию, то лучше представить целый набор связанных между собою маршрутов: среди них есть короткие — их трамваи проходят быстро, есть длинные, требующие большего времени, а есть и такие, что ведут в депо, где трамваи могут застрять надолго. Атомы углерода — это, конечно, не трамваи, но они также могут быстро совершить круг по короткому пути, могут за более продолжительное время — по длинному, а иногда могут вообще надолго выпасть из круговорота. Соответственно, и содержание углерода в определенной форме в конкретной среде, например в виде  $\text{CO}_2$  в атмосфере, меняется во времени, но динамика эта будет разной, если изучать ее в течение года, столетия, сотен тысяч лет или десятков миллионов лет.

Говоря о глобальном круговороте углерода, да и любого другого химического элемента, используемого организмами, необходимо подчеркнуть, что каждый такой круговорот представляет собой некую комбинацию (или наложение) двух основных круговоротов, протекающих в разных масштабах пространства и времени: медленного **геохимического** и гораздо более быстрого **биогеохимического**. Геохимический, который иногда называют геологическим, происходит (или, точнее сказать, может происходить) без участия организмов. В основе его — химические реакции кислот и оснований, «кислотно-основные взаимодействия». Так, геохимический цикл углерода в самом первом приближении можно представить как выброс в атмосферу углекислого газа  $\text{CO}_2$  при извержении вулканов, последующее связывание  $\text{CO}_2$  с водой и образование угольной кислоты, химическое выветривание горных пород (карбонатов и силикатов) под воздействием этой кислоты, сток в океан образовавшихся в результате выветривания ионов кальция, магния и бикарбонатов, последующее образование в океане карбонатов и силикатов, трансформацию этих пород в результате геологических процессов (в частности, субдукции, когда одна тектоническая плита опускается и подвигается под другую) и, в конечном счете, образование  $\text{CO}_2$ , который снова выделяется при извержении вулканов. Временной масштаб подобного геохимического круговорота — сотни миллионов лет.

Жизнь, однако, базируется не на кислотно-основных взаимодействиях, а на окислительно-восстановительных реакциях, на переносе электронов, а иногда и протонов (Falkowski et al., 2008; Katz et al., 2007). Именно такие реакции лежат в основе биогеохимического (или просто биологического) круговорота углерода. При этом  $\text{CO}_2$  выступает как потенциальный «сток», или акцептор электронов. Сами собой подобные реакции на поверхности Земли происходить не могут, но их способны осуществлять организмы, являющиеся своего рода катализаторами всех преобразований. Биогеохимические круговороты, основанные на окислительно-восстановительных реакциях, могут занимать очень разное время в зависимости от того, какое пространство они охватывают: от нескольких часов (как, например, в случае фосфора в верхнем слое озера) до нескольких лет (как в случае круговорота углерода в экосистеме леса в умеренных широтах), но в любом случае — они гораздо быстрее, чем геохимические.

### 3.2. ГЕОХИМИЧЕСКИЙ ЦИКЛ УГЛЕРОДА

Большая часть углерода биосферы выведена из активного круговорота и находится в осадочных породах в виде карбонатов и керогена (табл. 3). Формирование этих пород происходило при самом активном участии организмов.

Таблица 3. Количество углерода на Земле в различных средах и формах  
(по Falkowski et al., 2000)

Среда и форма	Масса углерода (в гигатоннах)
<b>Вся литосфера</b>	> 75 000 000
Карбонаты кальция и магния (осадочные породы)	> 60 000 000
Кероген (осадочное органическое вещество)	15 000 000
Ископаемое топливо (уголь, торф, нефть, газ)	4130
<b>Вся гидросфера (океаны)</b>	38 400
Растворенные бикарбонаты и карбонаты (в целом)	37 400
Растворенные бикарбонаты и карбонаты (поверх- ностные воды)	670
Растворенные бикарбонаты и карбонаты (глубин- ные воды)	36 730
Органическое вещество (растворенное и взвешен- ное)	1000
<b>Водная биота (масса живых организмов)</b>	1–2
<b>Атмосфера (CO<sub>2</sub>)</b>	720
<b>Наземная биота (в целом)</b>	1800 – 2200
Масса живых организмов	600 – 1000
Масса отмерших организмов	1200

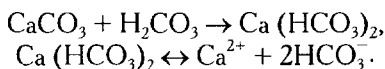
**Карбонаты**, представленные известняками (CaCO<sub>3</sub>) и доломитами (CaCO<sub>3</sub>·MgCO<sub>3</sub>), образовались в результате перекристаллизации остатков скелетов обитателей морей. В открытом океане это прежде всего микроскопические планктонные кокколитофориды (представители золотистых водорослей, покрытые мелкими известковыми пластинками) и фораминиферы, а в прибрежной зоне — также кораллы, моллюски и плеченогие.

**Кероген** — это органическое вещество, содержащееся в осадочных породах в рассеянной форме. Образовывались эти породы как на суше, так

мелководных морях из захороненных остатков растений, водорослей и цианобактерий. Кероген составляет значительную часть углеродсодержащих сланцев, а также материнских пород, предшественников нефти и газа. Видимо, скопления керогена — это и есть то органическое вещество, от которого из круговорота обеспечил сохранение в атмосфере большого количества свободного кислорода. Если бы это вещество было доступно низмам-деструкторам, то, разлагая его, они бы истратили весь кислород атмосферы. Почему деструкторы, или, как их еще называют, **редуценты** (бактерии, грибы и животные), не всегда полностью справлялись со своими обязанностями» — отдельный вопрос, но чаще всего это происходило из-за того, что остатки отмерших организмов тем или иным образом оказывались изолированными от тех, для кого они могли служить пищей. По меткому выражению Г. А. Заварзина (1984, 2004), органическое вещество могло попасть в анаэробную, холодную или седиментационную «ловушку», т. е. такую среду, где редуцентам или не хватало кислорода, или было слишком холодно, или же само органическое вещество оказалось покрытым слоем осадков (что нередко бывает на дне водоемов).

Важно еще и то, что для бактерий (как, впрочем, и для всех других организмов) всегда есть некий нижний предел концентрации питательных веществ, ниже которого организмы уже неспособны эффективно их поглощать и соответственно, поддерживать свой метаболизм. Чрезвычайная рассеянность органического вещества в форме керогена — условие, несомненно, способствующее его сохранению.

Вещество осадочных пород на самом деле также вовлечено в круговорот, но разрушается он очень медленно, за сотни тысяч или даже миллионы лет (Каннинг и др., 1988; Веттер, 1998). Первый важный этап геохимического круговорота углерода — происходящее на суше **химическое выветривание** карбонатов кальция и магния. Активным реагентом этого процесса является слабая угольная кислота  $\text{H}_2\text{CO}_3$ , образующаяся в почве при взаимодействии с водой углекислого газа  $\text{CO}_2$ . Последний берется из атмосферы, но прежде всего из воздушного пространства между частицами почвы, где в значительном количестве накапливается в результате разложения бактериями и грибами органического вещества отмерших растений. Угольная кислота растворяет карбонаты: кальций и магний оказываются в виде ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  в растворе, причем на каждый ион металла образуется по два иона бикарбоната ( $\text{HCO}_3^-$ ) — один за счет карбоната, другой за счет угольной кислоты; например, в случае известняка

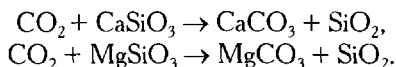


Речными водами все компоненты выветривания в конце концов выносятся в океан, где ионы кальция, магния и бикарбоната используются организмами.



ми, имеющими известковый скелет, в первую очередь — кокколитофоридами, фораминиферами и коралловыми полипами. Когда эти организмы отмирают, их скелеты опускаются на дно, постепенно формируя отложения карбонатных пород. Важно подчеркнуть, что из круговорота выводится при этом только половина ионов бикарбоната (для которых находятся катионы кальция и магния), а другая половина в конце концов превращается в диоксид углерода. Таким образом, **весь атмосферный  $\text{CO}_2$ , связанный в ходе химического выветривания карбонатов, при повторном их образовании возвращается во внешнюю среду** (в океан, а потом в атмосферу).

К более драматическим последствиям для динамики  $\text{CO}_2$  в атмосфере приводит выветривание силикатов, например  $\text{CaSiO}_3$  или  $\text{MgSiO}_3$ , также происходящее на материках. Дело в том, что в силикатах углерода нет, но процесс их выветривания связан с образованием карбонатов ( $\text{CaCO}_3$  и  $\text{MgCO}_3$ ), на что расходуются ионы бикарбоната, берущие свое начало из угольной кислоты. В самой общей форме эти процессы могут быть записаны в виде уравнений:



Соответственно, **выветривание силикатов (в отличие от карбонатов) приводит к изъятию  $\text{CO}_2$  из атмосферы**, в результате чего за полмиллиона лет, а по некоторым расчетам (Бернер, Ласага, 1989) даже за 300 000 лет, весь атмосферный углерод может оказаться связанным в осадочных породах. Не происходит этого потому, что диоксид углерода на самом деле возвращается и из осадочных пород. Процесс этот длительный, состоящий из целого ряда этапов. Сначала карбонаты и кремнезем должны погрузиться на большую глубину, при расширении дна океана сдвинуться под материк (процесс, называемый субдукцией), а там уже, в условиях огромного давления, испытать разогрев, перекристаллизацию, а иногда и расплавление. В ходе всех этих преобразований идут реакции, по направлению своему противоположные приведенным выше. Окись кремния взаимодействует с карбонатами кальция и магния, образуя силикаты и  $\text{CO}_2$ , который выбрасывается через жерла вулканов или сочится в многочисленных минеральных источниках.

Просачивание  $\text{CO}_2$  из земных глубин (а это наблюдается прежде всего в районах повышенной вулканической активности) иногда может иметь трагические последствия. Так, 21 августа 1986 г. в окрестностях вулканического озера Ниос в Камеруне сразу погибло более 1700 человек и 3,5 тысячи голов скота из-за того, что из озера вышло целое облако углекислого газа, который, будучи примерно в 1,5 раза тяжелее воздуха, быстро расплылся по близлежащим долинам. По всей вероятности,  $\text{CO}_2$  ранее уже длительное время выделялся из магмы, залегающей на относительно небольшой глубине в земной коре, и просачивался в озеро через трещины на дне. Более холодные (и потому более плотные) слои водной толщи постепенно насыщались  $\text{CO}_2$ ,

но верхние слои теплой (и менее плотной) воды содержали диоксид углерода в обычной концентрации, находящейся в равновесии с атмосферной. Затем произошли какие-то события, повлекшие перемешивание всей водной толщи и быстрый выход газа на поверхность. Непосредственным толчком могло быть опускание массы холодной воды, попавшей в озеро после сильных дождей, небольшое локальное землетрясение или просто пересыщение глубинных вод углекислым газом и образование пузырей («вскипание озера»). В настоящее время с целью предотвращения подобной трагической ситуации в озере работает принудительная аэрация (фонтан) для постоянного перемешивания и дегазации водной толщи.

На этот крупномасштабный геохимический цикл углерода, охватывающий сотни тысяч и даже миллионы лет, накладываются гораздо более быстрые процессы обмена  $\text{CO}_2$  между атмосферой и океаном, атмосферой и биотой суши, а также круговорот, совершаемый углеродом в самом океане вместе с движением водных масс. Кроме того, существуют многочисленные локальные (еще более быстрые) круговороты углерода в отдельных экосистемах — в конкретном озере, лесу или коралловом рифе. Это уже биогеохимические циклы, в которых важнейшая роль принадлежит организмам.

### 3.3. УГЛЕРОД АТМОСФЕРЫ

Самые распространенные газы земной атмосферы — это молекулярный азот и молекулярный кислород (табл. 4). Около 1% приходится на инертный газ аргон. Кроме того, в довольно большом и варьирующем (в зависимости от температуры) количестве присутствуют пары воды. Остальные компоненты воздуха являются по сути примесями — содержание их столь низкое, что оценивают его обычно не в процентах, а в частях на миллион (ppm — parts per million). Самая распространенная из примесей — диоксид углерода (углекислый газ) —  $\text{CO}_2$ , содержание которого в современной биосфере оценивается в 400 ppm (т.е. 0.04%). За ним в порядке убывания идут: неон, гелий, метан и некоторые другие.

Таблица 4. Современный состав воздуха.  
Примеси выражены в объемных частях на миллион (ppmv)

Молекулярный азот $\text{N}_2$	78%
Молекулярный кислород $\text{O}_2$	21%
Аргон Ar	~ 1%
Вода (пар) $\text{H}_2\text{O}$	от 0.5 до 4%
Диоксид углерода $\text{CO}_2$	400 ppm
Неон Ne	18.8 ppm
Гелий He	5.5 ppm
Метан $\text{CH}_4$	1.8 ppm

Атмосфера, особенно ее нижний слой, тропосфера, простирающийся до высоты 20 км, хорошо перемешивается и отличается гомогенным составом.

Процессы выделения или поглощения каких-либо газов в разных районах земного шара могут происходить с разной интенсивностью, но в атмосфере локальные эффекты выравниваются и усредняются. Особенно быстро выравнивание происходит в широтном направлении. А вот по долготе перемешивание идет медленнее: этому препятствуют конвекционные ячейки (подъем и опускание воздушных масс, происходящие на разных широтах из-за неравномерного нагрева земной поверхности). В любом случае, **долгосрочные наблюдения за составом атмосферы дают нам обобщенный образ меняющегося состояния всей биосферы, отражают ту биогеохимическую и климатическую ситуацию, которая складывается в ней в определенный период.**

Состав атмосферы сохраняется более или менее постоянным в течение сотен тысяч лет. Впрочем, если мы перейдем к масштабу времени, измеряемому сотнями миллионов лет, то изменения концентрации некоторых составляющих могут быть значительными. Довольно лабильным компонентом оказывается диоксид углерода (особенно в сравнении с молекулярным кислородом и азотом). Процессы потребления  $\text{CO}_2$  складываются из поглощения водными океана, химического выветривания горных пород, а также фотосинтеза автотрофных организмов. Процессы поступления (уравновешивающие изъятие) — извержения вулканов, просачивание сквозь трещины земной коры, диффузия из поверхностных вод океана, а также дыхание биоты (совокупности всех населяющих планету организмов). В последнем процессе наиболее важная роль принадлежит бактериям, грибам, а также самим растениям (в первую очередь за счет дыхания корней).

В последние два столетия к этим естественным процессам прибавилась хозяйственная деятельность человека. За счет сжигания ископаемого топлива и сведения тропических лесов в атмосферу выбрасывается возрастающее год от года дополнительное количество диоксида углерода. При сведении лесов (а это делается в первую очередь для высвобождения земли для посевов или устройства пастбищ) много древесины сжигается, но еще больше остается на земле (и под землей в виде корней). Разложение микроорганизмами этого огромного количества органики приводит к тому, что процессы выделения диоксида углерода в значительной степени преобладают над процессом его связывания в ходе фотосинтеза.

Если в середине XVIII столетия концентрация  $\text{CO}_2$  в воздухе была около 280 ppm, то сейчас, в начале XXI в., она составляет 400 ppm<sup>7</sup>: за 250 лет прирост составил более 40%. Если же перейти к суммарному количеству содержащегося в атмосфере углерода, то до начала индустриальной эпохи оно оценивалось примерно в 600 Гт ( $10^9$  тонн), а сейчас приближается к 750 Гт. В последние два десятилетия ежегодный прирост составлял около 3.4 Гт углерода. Периоды быстрого увеличения количества  $\text{CO}_2$  в атмосфере бывали

<sup>7</sup> На 13 мая 2013 г. (прим. ред.).

и раньше — за последние 800 тыс. лет по крайней мере восемь раз (подробнее см. ниже), но никогда еще скорость прироста не была столь высокой.

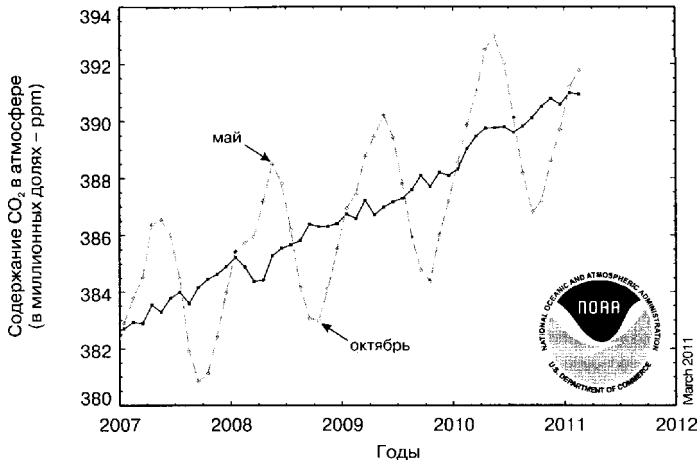
При этом надо учесть, что если бы весь  $\text{CO}_2$ , образуемый при сжигании ископаемого топлива (а это около 7 Гт углерода в год), оставался в атмосфере, то концентрация его была бы еще выше. Однако около четверти (по другим оценкам — даже трети) выбрасываемого в атмосферу углерода где-то в биосфере связывается, и последние лет двадцать ученые многих стран, стремясь свести глобальный баланс углерода, ищут этот так называемый «недостающий сток» (англ. — «missing sink»). Сначала предполагали, что основное место «стока» — это воды Мирового океана, но сейчас почти все склоняются к тому, что это органическое вещество, образующееся в результате фотосинтеза на суше — в лесах, степной зоне или тундре.<sup>8</sup>

**Многолетняя динамика  $\text{CO}_2$  атмосферы.** Регулярные и весьма точные определения содержания диоксида углерода в атмосфере начались в 1958 г. в лаборатории, расположенной на склонах потухшего вулкана Мауна-Лоа на острове Гавайи. Позднее аналогичные наблюдения стали проводиться и в других районах земного шара, в том числе на севере Аляски и в Антарктиде, но непрерывная серия данных, полученных на Мауна-Лоа, по-прежнему остается самой продолжительной. Ход выявленных там изменений содержания  $\text{CO}_2$  (рис. 4 и 5) отчетливо демонстрирует две тенденции: во-первых, **ежегодные сезонные колебания** с максимумом в мае и минимумом в сентябре—октябре и, во-вторых, **неуклонный подъем год от года среднего уровня**.

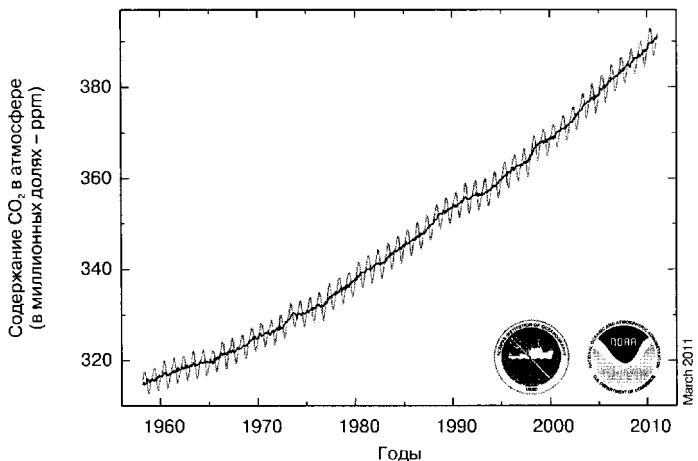
Сезонные колебания  $\text{CO}_2$  связаны прежде всего с меняющейся в течение года **интенсивностью фотосинтеза наземной растительности**. Данное обстоятельство может показаться странным, поскольку остров Гавайи, где получены эти результаты, расположен вдалеке от континентов. Но дело в том, что в широтном направлении воздушные массы перемещаются сравнительно легко, а Северное полушарие, в отличие от Южного, преимущественно континентальное. В конце весны и в течение большей части лета, когда фотосинтез (а соответственно, и рост растений) протекает особенно активно,  $\text{CO}_2$  в больших количествах изымается из атмосферы. Однако осенью фотосинтез резко ослабевает, а зимой в умеренных широтах вообще прекращается. Соответственно, до следующей весны приостанавливается и изъятие из атмосферы  $\text{CO}_2$ . Приток же  $\text{CO}_2$  за счет дыхания всех организмов (прежде всего бактерий и грибов) продолжается вплоть до наступления зимних морозов (а отчасти он происходит и зимой, например в почве под снегом, где сохраняется более высокая температура).<sup>9</sup> К тому же круглогодично продолжается выброс

<sup>8</sup> В 2013 г. техногенная эмиссия в результате сжигания ископаемого топлива составляла 8,3 Гт С (мрд тонн углерода) в год, а прирост в атмосфере — 4,3 Гт. Стоки дополнительно поступающего в атмосферу углерода в океан и наземные экосистемы в настоящее время считаются примерно равными (прим. ред.).

<sup>9</sup> Дыхание микроорганизмов в почве происходит и при отрицательных температурах (прим. ред.).



**Рис. 4.** Сезонные изменения в содержании диоксида углерода ( $\text{CO}_2$ ) в атмосфере по результатам наблюдений обсерватории на вулкане Мауна-Лоа (о. Гавайи) в период с 2007 по 2010 г. Пунктирная линия соединяет точки, показывающие средние оценки для месяца. Ежегодный пик содержания  $\text{CO}_2$  приходится на май, а минимум — на сентябрь—октябрь, что объясняется сезонными колебаниями интенсивности фотосинтеза. Более ровная сплошная линия — результат статистического выравнивания, показывающий общую тенденцию изменения  $\text{CO}_2$  за рассмотренные годы. Данные собраны National Oceanic and Atmospheric Administration, USA (по Dr. Pieter Tans, NOAA/ESRL, [www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/](http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/))



**Рис. 5.** Изменение содержания диоксида углерода ( $\text{CO}_2$ ) в атмосфере по данным наблюдений обсерватории на вулкане Мауна-Лоа (о. Гавайи) с 1958 по 2010 г. Хорошо видны ежегодные сезонные колебания концентрации  $\text{CO}_2$ , связаные с сезонностью развития растительности. Более ровная линия — результат статистического выравнивания, показывающий общую тенденцию. К концу периода (январь 2011 г.) концентрация  $\text{CO}_2$  достигла 391 ppm. С 1958 г. данные собирались Scripps Institution of Oceanography, а с 1974 г. также National Oceanic and Atmospheric Administration, USA (по Dr. Pieter Tans, NOAA/ESRL, [www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/](http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/); Dr. Ralph Keeling, Scripps Institution of Oceanography, [scrippsco2.ucsd.edu/](http://scrippsco2.ucsd.edu/))

в атмосферу  $\text{CO}_2$  за счет сжигания топлива. Неудивительно, что **несбалансированность процессов потребления и выделения диоксида углерода в разное время года приводит к сезонным колебаниям его содержания в атмосфере**. В Южном полушарии сезонный ход  $\text{CO}_2$  несколько другой (см. с. 53, рис. 10), но Мауна-Лоа находится на  $20^\circ$  северной широты.

После того, как были разработаны надежные методы определения содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере, исследователи стали искать емкости, в которых воздух прошлых эпох мог бы сохраниться до наших дней. Для этого пробовали использовать старинные запечатанные бутылки с макетами кораблей внутри (такие сувениры порой изготавливают и сейчас) и даже полые металлические пуговицы. Однако настоящая революция в установлении концентрации  $\text{CO}_2$  и других газов, содержащихся в земной атмосфере сотни и тысячи лет тому назад, произошла тогда, когда был надежно отработан метод определения газового состава пузырьков воздуха, сохранившихся в толще ледников — прежде всего в Антарктиде и Гренландии.

**Изменения содержания  $\text{CO}_2$  за десятки и сотни тысяч лет. Циклы Миланковича.** В 1999 г. в журнале *Nature* были опубликованы (Petit et al., 1999) материалы анализа колонки (керн) льда общей протяженностью 3623 м, полученной бурением на российской станции «Восток» (центральная часть Антарктиды, высота 3.5 тыс. м над уровнем моря). Время, в течение которого из выпадающих атмосферных осадков постепенно нарастал этот лед, охватило огромный промежуток времени — 420 000 лет. И для всего этого периода совместными трудами российских, французских и американских специалистов выявлена подробная картина изменения содержания в атмосфере двух важнейших парниковых газов — диоксида углерода  $\text{CO}_2$  и метана  $\text{CH}_4$ , а также многолетняя динамика температуры. Концентрацию газов оценивали непосредственно в пузырьках воздуха, а температуру определяли опосредованным образом — по содержанию во льду дейтерия (тяжелого изотопа водорода  $^2\text{H}$ ) и тяжелого изотопа кислорода  $^{18}\text{O}$ . Содержание дейтерия коррелирует с температурой того слоя атмосферы, где происходит конденсация паров воды, выпадающих затем в виде осадков (более тяжелые молекулы требуют меньшего охлаждения для конденсации), а содержание изотопа  $^{18}\text{O}$  отражает общее для Земли соотношение свободной воды и льда, отмечая таким образом чередование ледниковых и межледниковых периодов (подробнее см. ниже).

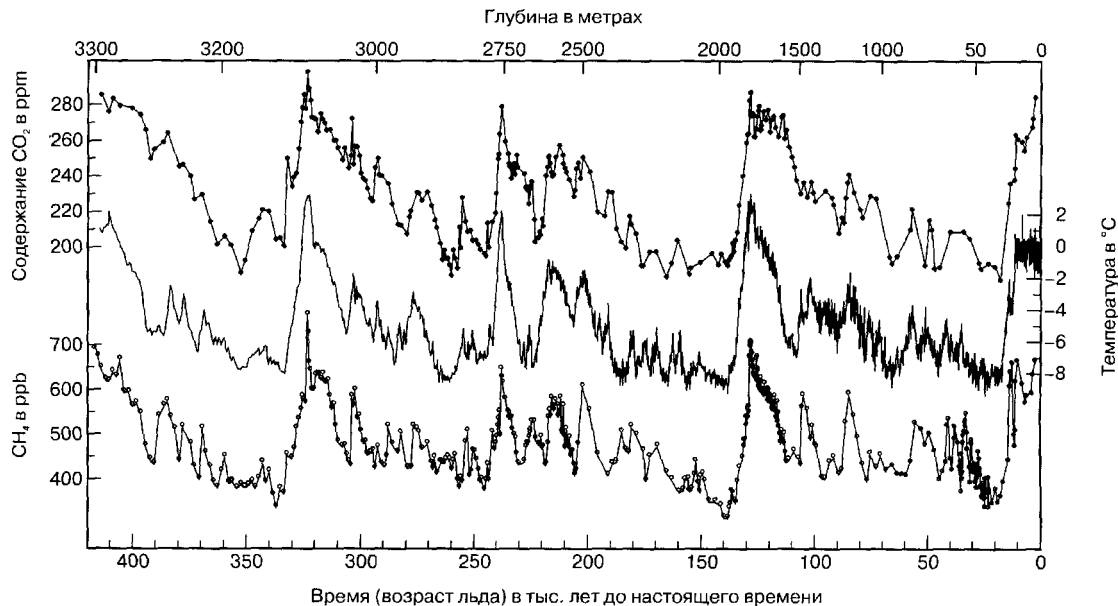
Результаты, полученные при анализе этого керна, — безусловно, одно из выдающихся достижений науки конца XX столетия, потребовавшее совместных усилий ученых разных стран. Технически очень непросто было осуществить как само бурение (достаточно сказать, что средняя годовая температура в этом месте  $-55^\circ\text{C}$ !), так и анализ газового состава пузырьков воздуха (и изотопного состава льда) с разной глубины. Кроме того, немалые сложности возникали при датировке тех или иных слоев: лед не только нарастал сверху с разной скоростью в разное время, но и сдвигался вбок,

сползая с ближайшего купола. К сожалению, в 1998 г. работу пришлось прекратить, поскольку под скважиной оказалось лежащее в толще льда крупное озеро, получившее затем название «Восток». Бур остановили в 120 м от верхней границы (ледяной «крыши») озера, боясь внести в него загрязнение. В настоящее время ученые разных стран думают, как проникнуть в озеро, не нарушая его стерильность: ведь в первую очередь всех интересует, есть ли там микробная жизнь.<sup>10</sup>

Если обратиться непосредственно к графикам, полученным на основе анализа ледового керна на станции «Восток» (рис. 6), то первое, что бросается в глаза, — это очень **сходная динамика содержания в атмосфере  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$  и относительных изменений температуры**. Все кривые имеют «пилообразный» вид, т.е. характеризуются многочисленными мелкими подъемами и спадами, но главное, что все кривые синхронно демонстрируют четыре крупных подъема с интервалами примерно в 100 тыс. лет. Если рассматривать приведенные графики слева направо, т.е. последовательно двигаясь от самых древних слоев льда к современности, то хорошо видно, что все крупные пики имеют асимметричную форму: быстрый подъем сменяется гораздо более продолжительным постепенным спадом. При этом все кривые за почти полмиллиона лет не выходят за определенные границы максимальных и минимальных значений: концентрация диоксида углерода колеблется от 180 до 280–300 ppm. Концентрация метана на три порядка меньше, но амплитуда изменений в процентном отношении примерно такая же — от 0.32–0.35 ppm на минимумах и до 0.65–0.77 ppm на пиках. Сразу заметим, что современные концентрации — 400 ppm для  $\text{CO}_2$  и 1.8 ppm для  $\text{CH}_4$  — выше, чем в любой из максимумов за прошедшие 420 тыс. лет.

Сходная динамика содержания парниковых газов и температуры сама по себе не должна удивлять: повышение концентрации молекул  $\text{CO}_2$  и  $\text{CH}_4$  способствует рассеиванию (а следовательно, и удержанию в атмосфере) тепла, которое нагретая Солнцем Земля излучает обратно в космос. Отсюда соблазн рассматривать крупномасштабные изменения содержания этих газов как причину изменений температуры. Однако следует учитывать и обратное влияние: более высокая температура способствует интенсификации процессов, при которых  $\text{CO}_2$  и  $\text{CH}_4$  выделяются в атмосферу (например, дыхания всех организмов, в первую очередь тех, что разлагают массу отмирающей органики). Положительная взаимосвязь между содержанием парниковых газов и температурой в принципе чревата необратимым разогреванием атмосферы, поскольку чем выше концентрация парниковых газов, тем выше температура, а чем выше температура, тем больше выделяется парниковых газов. Однако

<sup>10</sup> После длительного перерыва бурение было возобновлено в 2006–2007 гг. и доведено до конца 5 февраля 2012 г. В марте 2013 г. Арктический и Антарктический НИИ Росгидромета (ААНИИ) официально подтвердил находку в водах подледникового озера «Восток» ДНК неизвестного вида бактерий (*прим. ред.*).



**Рис. 6.** Динамика содержания в атмосфере диоксида углерода (верхний график) в частях на миллион (ppm) и метана (нижний график) в частях на миллиард (ppb) за 420 тыс. лет по данным анализа пузырьков воздуха из ледового ядра со станции «Восток». Средний график — это изменения температуры ( $^{\circ}\text{C}$ ), оцененной по содержанию дейтерия во льду того же ядра. Нижняя шкала — время (тыс. лет до настоящего времени). Верхняя шкала — глубина нахождения соответствующего слоя льда. Видно, что колонка льда длиной 3.3 км охватывает время 420 тыс. лет (по Petit et al., 1999, p. 431)



этому препятствует усиление химического выветривания карбонатов и силикатов, процесса, ведущего к связыванию  $\text{CO}_2$ .

Создается также впечатление, что сама система «парниковые газы — температура», в свою очередь, зависит от какого-то внешнего периодически действующего на нее фактора. В настоящее время можно считать доказанным, что таким фактором выступает регулярно повторяющееся изменение орбитальных характеристик Земли — так называемые **циклы Миланковича**.

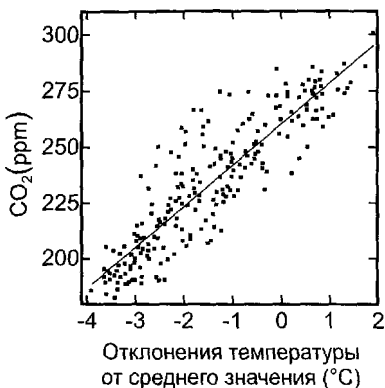
Дело в том, что, испытывая притяжение Солнца и других небесных тел, Земля регулярно меняет форму своей орбиты, которая с периодичностью около 93 тыс. лет становится то более эллипсоидной, то более круговой (меняется ее эксцентриситет). Кроме того, с периодичностью 26 тыс. лет меняется конус, описываемый земной осью (прецессия), а с периодичностью в 41 тыс. лет — угол наклона земной оси к плоскости ее орбиты. Идея о том, что чередование ледниковых и межледниковых периодов может быть связано с периодическими изменениями орбиты Земли, высказывалась еще в середине XIX в., но только в 20–30-х гг. XX в. сербский астроном Милутин Миланкович провел расчеты, показывающие, каким образом взаимодействуют изменения разных параметров и как это может сказываться на количестве получаемого Землей тепла и на характере распределения его по поверхности планеты. Документальные подтверждения гипотезы Миланковича стали накапливаться только во второй половине XX в., когда появились надежные методы определения палеотемператур, в частности, на основе изотопного анализа карбоната кальция  $\text{CaCO}_3$ , из которого состоят раковины фораминифер — чрезвычайно распространенных простейших, повсеместно попадающих в донные отложения. Суть метода основана на том, что в  $\text{CaCO}_3$  включаются два изотопа кислорода — обычный «легкий»  $^{16}\text{O}$  и более редкий «тяжелый»  $^{18}\text{O}$ , причем в том соотношении, в котором они находятся в окружающей морской воде. Когда вода с поверхности океана испаряется, а затем конденсируется и снова выпадает в виде осадков, молекулы ее, содержащие тяжелый изотоп  $^{18}\text{O}$ , возвращаются в океан быстрее, чем содержащие легкий  $^{16}\text{O}$ . Последние в значительно большем количестве уносятся на континенты, и в результате снег, выпадающий на ледники, всегда обеднен  $^{18}\text{O}$ . Чем больше наращивается масса ледников, тем сильнее обогащаются оставшиеся в океане воды более тяжелым изотопом  $^{18}\text{O}$ . Проследивая относительное содержание изотопов  $^{16}\text{O}$  и  $^{18}\text{O}$  в колонках (кернах) донных осадков из разных мест Мирового океана, исследователи могут судить о том, как изменялось на Земле соотношение массы свободной воды и связанной во льдах.

Полученные данные убедительно свидетельствуют, что все крупные оледенения хорошо согласуются с циклами Миланковича, которые «запускают» или, наоборот, «выключают» другие механизмы, ответственные за перераспределение тепла на нашей планете, в первую очередь глобальную систему океанической циркуляции (подробнее см. ниже). Данные анализа ледового керна со станции «Восток» — еще одно блестящее подтверждение гипотезы Миланковича.

Очевидно, что наиболее крупномасштабные колебания  $\text{CO}_2$  и температуры за 420 тыс. лет имеют период около 100 тыс. лет. Связаны они не

столько с изменениями эксцентриситета (общей формы орбиты), как может показаться первоначально из-за того, что периодичность в данном случае близка к 100 тыс. лет, сколько с комбинацией периодических изменений эксцентриситета и наклона земной оси (Jouzel et al., 2007). Если в прямоугольной системе координат отложить значения температуры и соответствующей концентрации  $\text{CO}_2$  по данным ледового ядра со станции «Восток» (рис. 7), положительная корреляция между ними становится особенно наглядной. Движение вдоль линии регрессии к началу координат отвечает глобальному похолоданию и наступлению условий ледникового периода, а движение в обратном направлении — глобальному потеплению в межледниковые периоды.

Точка, соответствующая современной ситуации, выпадает из этой области, но очевидно, что **наблюдаемый сейчас подъем концентрации  $\text{CO}_2$  и температуры есть как следствие прохождения определенной стадии природного цикла, зависящего от периодических изменений орбиты Земли, так и следствие интенсификации хозяйственной деятельности человека**, прежде всего дополнительных выбросов  $\text{CO}_2$  при сжигании ископаемого топлива. Иными словами, природа и человек в настоящее время действуют в одном направлении, что, однако, не обязательно хорошо для самого человека.

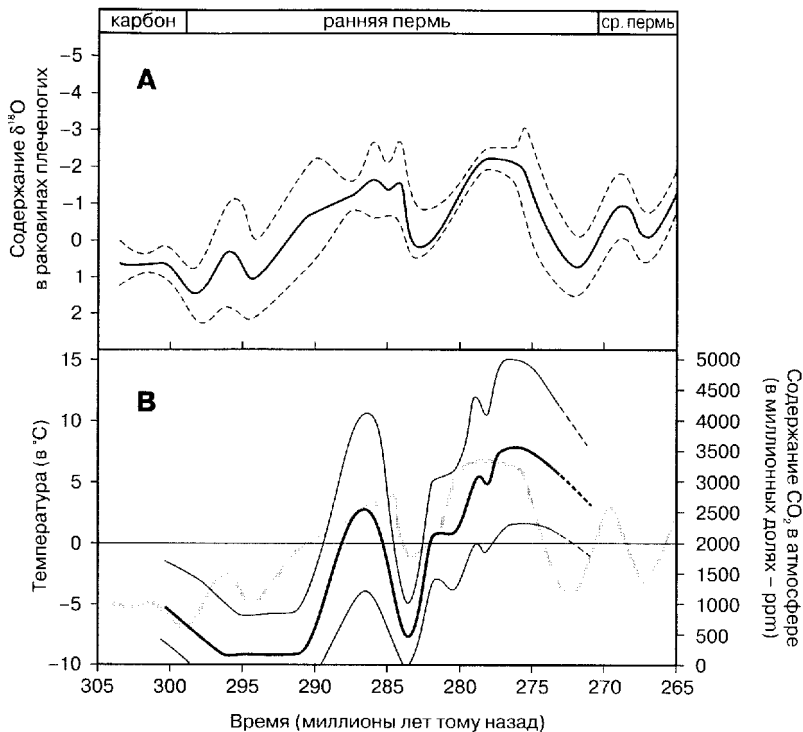


**Рис. 7.** Зависимость между содержанием углекислого газа по данным ледового ядра со станции «Восток» и отклонением текущего значения температуры от ее среднего значения (температурной аномалией) за весь рассматриваемый период (по Hansen, Sato, 2004, p. 16113)

### Изменения содержания $\text{CO}_2$ за десятки и сотни миллионов лет.

Если мы перейдем к иному масштабу времени, измеряемому не сотнями тысячелетий, а десятками и сотнями миллионов лет, то увидим совсем другую картину динамики содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере. Хотя оценки эти не столь точны, как относящиеся к более недавнему прошлому, и получены они расчетным методом на основании анализа скорости образования тех или иных пород, можно все же надеяться, что порядок величин они отражают достаточно хорошо.

Для периода, охватывающего последние 650 млн лет (это на самом деле не так много, если принять во внимание, что биосфера существует уже 3.5 млрд лет), концентрация диоксида углерода в атмосфере менялась в 15–20 раз,



**Рис. 8.** Изменения температуры и содержания в атмосфере  $\text{CO}_2$  в начале пермского периода (300 – 270 млн лет назад). Верхняя панель (А): сплошная линия – относительное содержание стабильного тяжелого изотопа кислорода  $^{18}\text{O}$  в раковинах морских плеченогих. Чем меньше содержание тяжелого изотопа (чем выше идет кривая), тем теплее. Пунктирные линии – доверительные интервалы. Нижняя панель (В): более толстая и светлая кривая – отклонения температуры поверхности океана от средней, равной  $17,5^{\circ}\text{C}$  (горизонтальная линия, обозначенная как 0). Толстая черная кривая – среднее содержание  $\text{CO}_2$  в атмосфере (тонкие линии – доверительные интервалы) (по Montanez et al., 2007, p. 89)

причем современные значения – одни из самых низких (рис. 8). Сходные величины наблюдались только в карбоне (каменноугольном периоде) – примерно 300 млн лет назад, когда необычайно бурное развитие растительности на континентах способствовало связыванию огромного количества углерода, значительная часть которого была выведена из круговорота и осталась в захороненном органическом веществе (неудивительно, что тогда же в атмосфере значительно возросло содержание свободного кислорода).

Точно так же в течение большей части мезозоя (230–66 млн лет назад) кон-

центрация  $\text{CO}_2$  в атмосфере была на уровне 1000–2000 ppm, т.е. в 2.5–5 раз выше наблюдаемой сейчас.

Неожиданно хорошим показателем для оценки долгосрочной динамики  $\text{CO}_2$  в атмосфере оказался так называемый «устычный индекс» — процент устьичных клеток от общего числа устьичных и эпидермальных клеток на поверхности листьев. Чем меньше в воздухе содержание  $\text{CO}_2$ , тем больше устьиц требуется растению для поддержания нормального фотосинтеза. Зная эту взаимосвязь, по величине устьичного индекса можно рассчитать концентрацию  $\text{CO}_2$  в воздухе. А это открывает неожиданные перспективы — ведь данный индекс может быть определен не только для ныне живущих растений, но также для экземпляров из гербарных коллекций (а некоторые гербарии хранятся уже несколько веков) и даже для окаменевших остатков растений, произраставших в прошлые геологические эпохи. Результаты проведенных недавно оценок устьичного индекса для вымерших растений, являющихся близкими родственниками современного живого ископаемого — гинкго (*Ginkgo*), показали (Retallack, 2001), что в течение последних 300 млн лет низкая концентрация  $\text{CO}_2$  (ниже 1000 ppm) наблюдалась только дважды — в позднем неогене — начале антропогена (8–1 млн лет назад) и в ранней перми (290–275 млн лет назад), причем оба эти периода действительно были отмечены сильными оледенениями.

Если обратиться к предшествующим периодам — девону, силуру, ордовика, т.е. ко времени, отстоящему от нас на 500–350 млн лет, то тогда уровень концентраций  $\text{CO}_2$  в атмосфере был очень высоким, в 15–20 раз превышающим современный (Graham et al., 1995; Vermer, 1998). В протерозое, т.е. 2500–540 млн лет назад, содержание диоксида углерода в атмосфере было, по-видимому, еще выше.<sup>11</sup> Ведь светимость Солнца тогда была существенно (примерно на 25%) ниже современной, а поддержание на поверхности Земли положительной температуры возможно было только благодаря более высокому содержанию в атмосфере парниковых газов, прежде всего  $\text{CO}_2$ .

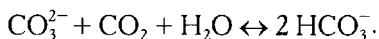
### 3.4. УГЛЕРОД ОКЕАНА

Воды Мирового океана — один из крупнейших резервуаров углерода на Земле. Хотя общее количество его здесь на три порядка меньше, чем в осадочных породах, все же это в 50 раз больше, чем в атмосфере, и в 20 раз больше, чем в наземной биоте (табл. 3). Поскольку большая часть планеты

<sup>11</sup>Предпринятый недавно анализ соотношения изотопов  $^{12}\text{C}$  и  $^{13}\text{C}$  в окаменевших микроскопических водорослях, обнаруженных в протерозойских отложениях на севере Китая, и в карбонатах из тех же слоев (Kauffman, Xiao, 2003) дает основания утверждать, что 1.4 млрд лет назад концентрация  $\text{CO}_2$  превышала современный уровень по крайней мере в 10 раз, а возможно, даже в 200 раз. Используемый метод основан на том, что при образовании карбоната какого-либо фракционирования изотопов углерода не происходит, тогда как фотосинтез водорослей связан с преимущественным потреблением изотопа  $^{12}\text{C}$ . Правда, следует учитывать и то, что превышение современной концентрации диоксида углерода в 100–200 раз — предельно возможное. В противном случае развивавшийся парниковый эффект привел бы к необратимому разогреву поверхности планеты и исключил бы возможность существования на ней жизни (что, видимо, и произошло на Венере).

покрыта водой, очевидно, сколь важную роль в круговороте углерода играет газообмен между атмосферой и океаном. Процесс этот более или менее сбалансирован: за год 90 Гт углерода в виде  $\text{CO}_2$  поступает из атмосферы в океан и примерно столько же возвращается обратно. Впрочем, некоторые исследователи (Siegenthaler, Sarmiento, 1993) полагают, что в последнее время, в условиях повышенной концентрации в атмосфере диоксида углерода, его связывается в океане несколько больше — 92 Гт, а возвращаются те же 90 Гт. «Излишки» же пока удерживаются в глубинных водах.

Углекислый газ хорошо поглощается природными водами, особенно морскими, причем речь идет не о простом растворении газа (как, например, в случае с кислородом), а о химическом взаимодействии с молекулами воды и образовании слабой угольной кислоты  $\text{H}_2\text{CO}_3$ , которая диссоциирует на  $\text{HCO}_3^-$  и  $\text{CO}_3^{2-}$ . Соотношение разных форм неорганического углерода в воде сдвигается в ту или иную сторону в зависимости от концентрации водородных ионов (величины pH), но в целом поддерживается в равновесии согласно уравнению:



Поскольку воды океана в силу своей огромной массы обладают большой буферной емкостью, можно подумать, что они способны легко поглотить избыток  $\text{CO}_2$ , создаваемый за счет деятельности человека, и, соответственно, предотвратить усиление парникового эффекта (конечно, до некоторого предела). Однако этому препятствуют два обстоятельства.

Во-первых, буферная емкость океана ограничена имеющимися в наличии катионами кальция  $\text{Ca}^{2+}$  и магния  $\text{Mg}^{2+}$ , которые необходимы для того, чтобы образующие известковые скелеты организмы (те же кокколитофориды и фораминиферы) связали излишки ионов бикарбоната ( $\text{HCO}_3^-$ ) и вывели их из оборота. Но поступление этих катионов с суши если и возрастает, то совсем незначительно в сравнении с постоянно увеличивающимися выбросами в атмосферу диоксида углерода.

Во-вторых, океан — это вовсе не однородная, равномерно перемешиваемая водная масса. Хорошо перемешивается только поверхностный его слой, толщиной не более 100–200 м, тогда как основная толща (а средняя глубина океана — 3.9 км) остается весьма стабильной. Ниже поверхностного слоя, отделенного зоной резкого падения температуры (термоклином), располагаются холодные глубинные воды, где и сосредоточено огромное количество неорганического углерода (примерно в 60 раз больше, чем в поверхностных слоях). Перемешивание всего океана на самом деле происходит (подробнее см. ниже), но очень медленно и занимает по крайней мере несколько столетий.

**Подъем водных масс.** Хотя на подавляющей части акватории Мирового океана стратификация водной толщи не нарушается, все же в нем есть немногие места, где глубинные воды поднимаются к самой поверхности. Чаще всего это бывает около западных берегов континентов, где сильные ветры, дующие с суши, сгоняют поверхностные воды, вызывая тем самым компенсирующий подъем вод с глубины — так называемый **апвеллинг**. Апвеллинги регулярно наблюдаются в некоторых местах около тихоокеанского побережья Южной и Северной Америки, в Атлантике около Канарских островов и побережья Намибии, а также в ряде других районов. Поскольку поднимающиеся к поверхности глубинные воды содержат большое количество биогенных элементов (прежде всего — азота и фосфора), области влияния апвеллинга всегда отличаются повышенной продуктивностью фитопланктона и по этому признаку легко обнаруживаются.

Безусловно, самый знаменитый апвеллинг — Перуанский. Наблюдаемые здесь скопления рыб (в том числе — анчоуса), громадные колонии морских птиц (птичьи базары) и связанные с ними залежи гуано (самого лучшего в мире удобрения) — его непосредственные следствия. Иногда данный апвеллинг перекрывается массами поверхностной теплой воды, которые постепенно сгоняются с акватории Тихого океана устойчивыми ветрами, дующими с запада. Это явление, носящее название *Эль-Ниньо* (что значит «младенец», поскольку нередко случается под Рождество), становится настоящим бедствием для рыбаков. Ведь если глубинные воды, богатые биогенами, не могут подняться к поверхности, то не может быть высокой продукции фитопланктона, а соответственно — зоопланктона и питающихся зоопланктоном рыб.

В районах апвеллинга, а также на прибрежных мелководьях, куда большое количество биогенов поступает с речным стоком или непосредственно со дна, интенсивно развивается фитопланктон, который связывает  $\text{CO}_2$  в органическом веществе. Большая часть этого вещества используется сообществом там же обитающих организмов. В процессе их дыхания углерод в форме  $\text{CO}_2$  снова возвращается в окружающую среду, оставаясь в поверхностных слоях океана. Однако некоторая часть синтезированного органического вещества переносится в глубинную зону, способствуя тем самым снижению концентрации диоксида углерода в атмосфере (по крайней мере до тех пор, пока эти глубинные воды не поднимутся снова к поверхности).

**Опускание водных масс.** Мест, где вода с поверхности опускалась бы вниз, в океане еще меньше, чем тех, где она поднимается. В глобальном масштабе особая роль принадлежит процессам, происходящим в северной части Атлантического океана, куда с юга поступают массы воды, характеризующиеся довольно высокой соленостью. Мощность этого потока, движущегося на промежуточной глубине (около 800 м), необычайно высока: достаточно сказать, что количество переносимой им за год воды в 100 раз больше годо-

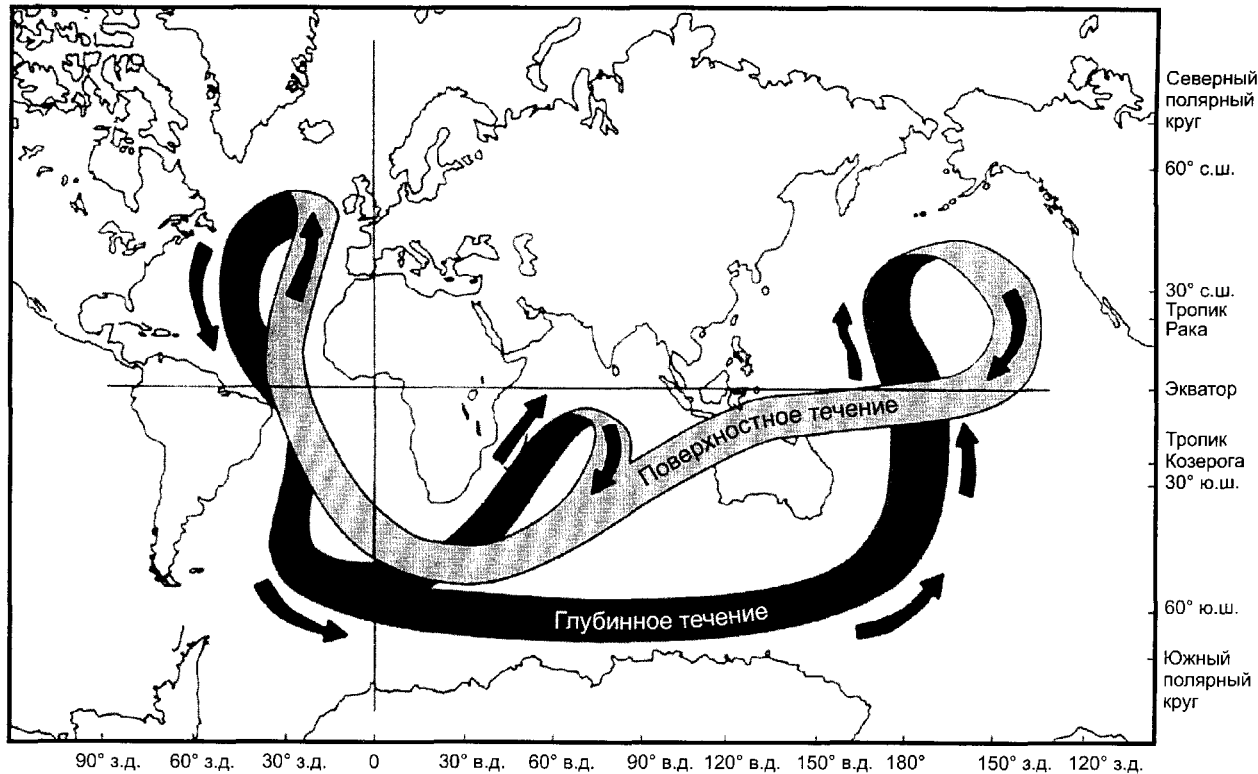


Рис. 9. Обмен поверхностных и глубинных вод в океане (Заварзин, 2004, с. 177)

вого стока Амазонки — самой полноводной реки мира. Примерно на широте Исландии этот поток поднимается к поверхности (дующие здесь ветры сгоняют поверхностную воду) и сильно охлаждается (в зимнее время — с  $10^{\circ}\text{C}$  до  $2^{\circ}\text{C}$ ), а отдаваемое им тепло определяет необычайную мягкость зим на севере Европы. Охлажденная и вследствие этого значительно «потяжелевшая» вода (которая и так характеризовалась повышенной плотностью из-за высокой солености) «тонет» — опускается вниз, на этот раз до самого дна. Формируется особая водная масса — «североатлантическая глубинная вода», которая начинает свой длинный путь по глубинам океана. Двигаясь на юг, она пересекает экватор и, достигнув в Южном полушарии широты  $30\text{--}40^{\circ}$ , поворачивает на восток, где сливается с глубинным течением, которое окружает Антарктиду. Дав небольшое ответвление на север в Индийском океане, эта вода продолжает свой путь в широтном направлении вплоть до Австралии, которую обгибает с юга, после чего уже в Тихом океане направляется на север, вплоть до Алеутской гряды, где остатки течения поднимаются на поверхность (рис. 9). Описанная система течений, известная также как «конвейер Брокера» — по имени американского исследователя Уоллеса Брокера (Broecker, 1997), описавшего ее сравнительно недавно, в 80-х гг. XX в., — фактически является **глобальной системой перераспределения тепла.**

Остановка этого «конвейера» чревата прежде всего сильным похолоданием в Европе. Такая возможность в принципе существует, причем связывают ее, как ни странно, с глобальным потеплением. Согласно одной из моделей изменения климата, дальнейшее потепление может привести к тому, что начнут таять ледники Гренландии,<sup>12</sup> а поступающие в Северную Атлантику талые воды вызовут сильное опреснение поверхностного слоя океана как раз в тех местах, где формируется североатлантическая глубинная вода. Это, в свою очередь, может быть причиной остановки основного «двигателя» конвейера. Ведь талая вода ледников будет смешиваться у поверхности с солеными водами, прибывающими с юга. Соответственно, понизится их плотность, и они просто перестанут «тонуть» и приводить тем самым в движение весь «конвейер».

«Конвейер Брокера» в прошлом иногда останавливался (Брокер, Дентон, 1990). Последний раз это произошло 11 тыс. лет назад, когда в результате таяния мощных ледников на севере Америки массы талой воды, переполнив существовавшее там очень крупное озеро Агассис, устремились через район Великих озер и реку Св. Лаврентия на восток, вызвав сильнейшее опреснение Северной Атлантики. «Конвейер Брокера» тогда остановился на тысячу лет, и это вызвало сильное похолодание в Европе. До этого талые воды также образовывались на севере Америки, но их было не так много, и из озера Агассис они попадали в бассейн Миссисипи, а оттуда в Мексиканский залив. Все эти изменения направления водных потоков довольно хорошо прослеживаются по соотношению изотопов кислорода  $^{16}\text{O}$  и  $^{18}\text{O}$  в карбонате кальция из донных отложений. В частности, когда талые воды озера Агассис стекали в Мексиканский залив,

<sup>12</sup> Лды Антарктики, на опасность таяния которых иногда указывается в популярной литературе, при дальнейшем потеплении будут только нарастать, поскольку увеличивается количество выпадающих там осадков.



это отражалось на изотопном составе найденных там раковин фораминифер: он был сильно обеднен  $^{18}\text{O}$ . А когда воды этого озера пошли по другому пути (на восток через район Великих озер и реку Св. Лаврентия), то в раковинах фораминифер Мексиканского залива сразу увеличилось содержание  $^{18}\text{O}$ .

**Перенос углерода вглубь океана.** Время оборота всей водной толщи океана — или, иначе говоря, время, необходимое для того, чтобы небольшой объем («парцелла») поверхностной воды совершил полный круг, побывав в глубинах океана, и вернулся на поверхность, — измеряется сотнями и тысячами лет. Если бы толща океана не перемешивалась, то довольно быстро, примерно за год, установилось бы полное **равновесие между содержанием  $\text{CO}_2$  в атмосфере и в поверхностных водах.** Однако в результате опускания водных масс часть углерода надолго выводится из зоны контакта с атмосферой. Происходит это за счет двух процессов, которые специалисты образно называют «насосами»: один из них физико-химический, другой — биологический.

**Физико-химический насос** тесно связан с уже описанной выше термохалинной циркуляцией (в первую очередь — с «конвейером Брокера»). При более низкой температуре и более высокой солености  $\text{CO}_2$  растворяется в воде особенно хорошо, а опускание холодных и характеризующихся повышенной соленостью водных масс в Северной Атлантике и в Южном океане (пространстве, окружающем Антарктиду) все время уносит от поверхности на глубину неорганический углерод в виде  $\text{CO}_2$ ,  $\text{HCO}_3^-$  и  $\text{CO}_3^{2-}$ . При этом непрерывно нарушается равновесие, которое установилось бы в потоках этого элемента между океаном и атмосферой в отсутствие перемешивания. Конечно, рано или поздно глубинные воды поднимутся к поверхности, а содержащийся в них углерод вернется в атмосферу (за исключением небольшой части, которая попадет в донные осадки), но произойдет это еще очень нескоро. Глобальное потепление, вызванное повышением содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере, неизбежно ведет к ослаблению физико-химического насоса: в теплой воде хуже растворяются газы, к тому же при более сильном прогреве поверхностных слоев усиливается стратификация водной толщи, что еще более затрудняет вертикальное перемешивание.

Не меньшая роль в снижении концентрации  $\text{CO}_2$  в поверхностных водах принадлежит **биологическому насосу**, т.е. связыванию неорганического углерода в процессе фотосинтеза фитопланктона. Почти вся первичная продукция океана — органическое вещество, образованное автотрофами, — создается в поверхностных водах (в слое толщиной не более 100–200 м), хорошо прогреваемых, а главное — получающих достаточное количество света.<sup>13</sup>

<sup>13</sup> Другим местом, где первичная продукция создается уже хемоавтотрофами, являются гидротермы — места выхода горячих подземных вод, богатых восстановленными соединениями серы, которые и окисляются бактериями. Эти специфические экосистемы располагаются на большой глубине, куда свет уже не проникает. Однако в масштабах океана доля первичной продукции, создаваемой в гидротермах, ничтожно мала.

Оценки суммарной за год первичной продукции Мирового океана варьируют очень широко, поскольку расчет этой величины всегда связан с введением ряда допущений. По некоторым данным (del Giorgio, Duarte, 2002), она составляет от 35 до 65 Гт углерода, а по другим (Виноградов и др., 1992) — приближается к 70–100 Гт углерода в год. Для дальнейшего анализа примем в первом приближении, что чистая первичная продукция океана равна 60 Гт углерода в год. Примерно четверть этого количества переносится из поверхностных слоев в глубины океана и служит основой пищевых сетей всех существующих здесь сообществ организмов, за исключением тех немногих, которые зависят от хемолитоавтотрофных бактерий и развиваются в местах выхода подземных горячих вод, богатых восстановленными соединениями.

Следует подчеркнуть, что при весьма высокой первичной продукции океана, т.е. том количестве органического вещества, которое образуется фитопланктоном за определенное время (например, за год), величина наличной биомассы всех организмов в тот или иной конкретный момент невелика. Оценивается эта биомасса примерно в 1–2 Гт углерода, причем сюда включены все организмы (не только фитопланктон). Это на три порядка (т.е. в тысячу раз) меньше суммарной массы наземных организмов (600–1000 Гт углерода), представленной прежде всего растениями. Однако суммарная первичная продукция для океана и суши оказывается примерно одинаковой — около 60 Гт углерода в год.

Низкая биомасса фитопланктона в сравнении с весьма высокой его продукцией объясняется тем, что продукция эта все время очень активно выедается организмами следующего трофического звена — различными планктонными животными — **фильтраторами** (прежде всего ракообразными). Те же водоросли и цианобактерии, которые не стали добычей фильтраторов, отмирают и превращаются в **детрит** — взвешенное мертвое органическое вещество. Частицы детрита (остатки отмерших планктонных организмов и их фекалии) быстро обрастают бактериями и в таком виде охотно потребляются фильтраторами наряду с живыми водорослями и цианобактериями.

Оценить количество мертвого взвешенного органического вещества отдельно от поселившихся на нем (и живущих в значительной степени за его счет) живых бактерий технически довольно трудно. В любом случае очевидно, что частицы детрита быстро потребляются зоопланктоном и включаются в пищевые цепи.

Один из возможных механизмов переноса углерода вглубь — это опускание пеллет — тяжелых, заключенных в мембрану фекальных комочков, образуемых самыми массовыми планктонными животными — копеподами (веслоногими ракообразными). Некоторые планктонные животные совершают регулярные вертикальные миграции: чтобы не стать жертвами хищ-

ников (рыб-планктонофагов), они поднимаются в верхние, богатые пищей слои только в темное время суток, а днем опускаются глубже, где низкая освещенность резко снижает эффективность охоты рыб-планктонофагов. В более нижних слоях происходит переваривание пищи и дефекация. К тому же наевшиеся в верхних слоях планктонные животные, опустившись глубже, могут стать жертвами беспозвоночных хищников, эффективно охотящихся и в темноте. Планктонные хищники, в свою очередь, мигрируют на еще бóльшую глубину. Органический углерод, передаваясь при этом как эстафета по трофической цепи, фактически оказывается все глубже и глубже. Однако основная масса углерода (как органического, так и неорганического) перемещается от поверхности океана в его глубины с самими водными массами.

Некоторая часть углерода, содержащегося в фитопланктоне, не съедается зоопланктоном и не превращается в детрит, а переходит в форму **растворенного органического вещества** (РОВ, по-английски – DOM, Dissolved Organic Matter). В некотором количестве это вещество выделяется во внешнюю среду за счет прижизненных выделений фитопланктона, но бóльшая его часть образуется уже после отмирания клеток. Растворенный органический углерод (нередко его обозначают английской аббревиатурой DOC – Dissolved Organic Carbon) в значительном количестве уносится от поверхности в глубинные слои водной толщи. Для разложения бактериями это вещество малодоступно, поскольку присутствует в крайне рассеянной форме. Из-за низкой скорости его разрушения суммарная масса содержащегося в нем углерода очень велика. По некоторым оценкам (Siegenthaler, Sarmiento, 1993), она приближается к 700 Гт, а по другим (Falkowski et al., 2000) – даже к 1000 Гт, что в тысячу раз больше того количества углерода, которое присутствует в океане в виде живых организмов.

Таким образом, в целом «биологический насос» играет очень важную роль в связывании океаном атмосферного  $\text{CO}_2$ . Согласно некоторым расчетам, в отсутствие фитопланктона (модель «мертвого океана») концентрация  $\text{CO}_2$  в атмосфере была бы на 150–200 ppm выше той, которая сейчас реально наблюдается.

### 3.5. УГЛЕРОД НАЗЕМНОЙ БИОТЫ

На суше, как и в океане, постоянно происходит связывание атмосферного  $\text{CO}_2$ , но в отличие от океана здесь нет физико-химического насоса, приводящего к накоплению больших количеств неорганического углерода. Целые горы, состоящие из известняка, доломита и мела, в данном случае не в счет, поскольку сформировались они в океане (причем биогенным путем), а на суше очутились позже в результате крупномасштабных геологических преобразований. Химическое же выветривание их, ведущее к потреблению  $\text{CO}_2$ , конечно,

происходит, но очень медленно в сравнении с биологической фиксацией углерода в процессе фотосинтеза.

Фактически вся суша, за исключением ледовых шапок Антарктиды, Гренландии и некоторых высокогорий, а также наиболее жарких и сухих пустынь, покрыта **растительностью**. Соответственно, имеется и **почвенный покров** — слой, в котором располагаются корни растений и где протекают важнейшие для функционирования любой наземной системы процессы накопления и трансформации органического вещества. Создается же это вещество прежде всего высшими растениями.

Впрочем, есть на поверхности суши места, где основную роль в образовании нового органического вещества, а следовательно, и в связывании атмосферного  $\text{CO}_2$  играют цианобактерии. Это участки пустынь, где растительный покров может быть очень редким или отсутствовать совсем, но где в самом поверхностном слое песчаной (или чаще — глинистой) почвы формируется сплошная пленка цианобактерий, к которым иногда добавляются лишайники (прежде всего те, которые содержат в качестве фотосинтезирующего компонента цианобактерии) и некоторые мхи. Такие пленки на поверхности пустыни способны очень быстро и эффективно использовать любую попадающую сюда воду, будь то короткий ливень, роса или туман. Концентрация хлорофилла в них может быть около 200–500 мг на  $1 \text{ м}^2$  поверхности (Lange et al., 1994), т.е. примерно столько же, сколько в листьях высших растений. Но, конечно, следует иметь в виду, что в силу кратковременности периодов, когда вода доступна и бактериальный фотосинтез возможен, значение пустынь как мест возможного «стока»  $\text{CO}_2$  в общем невелико.

Суммарные оценки количества углерода, связываемого на суше в процессе фотосинтеза (иначе говоря — чистой первичной продукции), варьируют довольно широко. Одна из последних называемых величин — 60 Гт углерода за год (Grace, Raupent, 2000) — примерно столько же, сколько в океане (согласно опять же некоторым средним оценкам).<sup>14</sup> Примерно  $\frac{2}{3}$  всей первичной продукции суши создается в лесах и саваннах. Особенно интенсивно продукционные процессы протекают в тропических лесах, которые в популярной литературе нередко называют «легкими планеты». Однако серьезные исследователи настороженно относятся к этому расхожему штампу. Дело в том, что действительно очень **высокая первичная продукция тропических лесов практически уравнивается интенсивной деструкцией** (разрушением) **созданного органического вещества. При этом  $\text{CO}_2$ , связанный растениями в процессе фотосинтеза, возвращается в атмосферу в процессе дыха-**

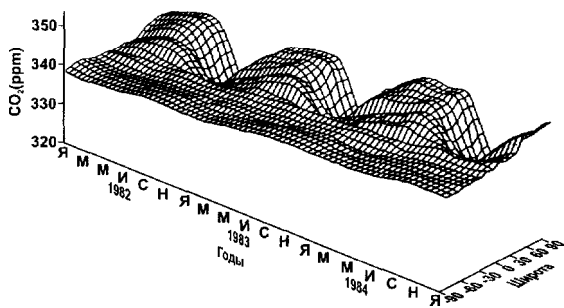
<sup>14</sup> В течение довольно долгого времени считалось, что на суше, занимающей, как известно, одну треть поверхности планеты, образуется две трети всей первичной продукции Земли, тогда как на огромные просторы океана приходится только одна треть. Но в последние 20 лет исследователи все чаще стали приходить к заключению, что первичная продукция океана недооценивается (по крайней мере та часть, которая образуется очень мелкими цианобактериями). Соответственно, стало преобладать мнение о том, что величины суммарной первичной продукции для океана и суши примерно равны.

**ния всех организмов, осуществляющих деструкцию.** А к таким организмам относятся, во-первых, сами растения, которые тоже дышат, расходуя часть связанного углерода (дыхание корней, например, — мощный источник поступления  $\text{CO}_2$  в почву), во-вторых, животные-фитофаги (например, жуки-листоеды или различные копытные), а в-третьих, и это самое главное, — грибы, бактерии и животные, потребляющие органическое вещество уже отмерших организмов или их частей (например, растительный опад). Деятельность последней группы организмов протекает чрезвычайно интенсивно. В этом мы убеждаемся каждый раз, когда понимаем, сколь велика масса ежегодно отмирающих растительных тканей — притом, что нигде это мертвое органическое вещество не образует сколь-либо значительных скоплений.

Величины первичной продукции (которую можно оценивать количеством связанного  $\text{CO}_2$ ) и общего дыхания экосистемы (которое можно оценить по количеству выделенного  $\text{CO}_2$ ) были рассчитаны недавно для бассейна Амазонки — самого большого сохранившегося массива тропических лесов (Tian et al., 1998). Выяснилось, что в период с 1980 по 1994 г. соотношение суммарной первичной продукции и дыхания менялось год от года в зависимости от количества осадков. В наиболее влажные годы продукция превышала дыхание, и леса связывали до 0.7 Гт углерода. Но в сухие годы суммарное дыхание было больше первичной продукции, и в результате в атмосферу выделялось до 0.2 Гт углерода. В итоге же за 15 лет баланс углерода для тропических лесов бассейна Амазонки оказался положительным: накопление углерода превысило потери на 3.3 Гт. Примерно половина этого количества оказалась связанной в почве, а половина — непосредственно в тканях растений.

Значительная часть массы наземных растений приходится на **целлюлозу** (клетчатку) и **лигнин**. Эти самые распространенные природные полимеры играют важнейшую роль в формировании опорных и проводящих тканей. Будучи очень прочными соединениями, они с трудом поддаются гидролизу специальными ферментами, которые вырабатываются бактериями или грибами (но не животными!). Кстати сказать, **только грибы могут справиться с лигнином и лигноцеллюлозой** (сложным комплексом нитей лигнина и целлюлозы). Отсюда и важность той роли, которую играют грибы в наземных экосистемах. В процессе своей жизнедеятельности они перерабатывают огромную массу углеродсодержащих соединений, а их дыхание — один из основных источников поступления  $\text{CO}_2$  в атмосферу.

Остатки лигнина и целлюлозы в конечном итоге образуют стойкое органическое вещество почвы — **гумус**, разложение которого идет очень медленно — сотни лет. Попадая в реки и озера, гуминовые вещества придают их водам коричневатый цвет. Из-за длительных сроков разложения гумус накапливается в почве в довольно большом количестве. В целом для всей суши его запасы составляют около 1400 Гт. Свой вклад лигноцеллюлоза вносит и в образование



**Рис. 10.** Изменение глобальной атмосферной концентрации  $\text{CO}_2$  в зависимости от широты (отрицательные значения относятся к Южному полушарию) и времени на основании измерений NOAA/GMCC за 1982–1984 гг. (по Tucker et al., 1986, p. 196)

керогена — ископаемого органического вещества, на которое приходится значительная часть общих запасов углерода на Земле.

**Наземная биота и сезонная динамика  $\text{CO}_2$  атмосферы.** В умеренных и высоких широтах, с их ярко выраженной сменой времен года, высокая интенсивность фотосинтеза, а следовательно, и скорость нарастания массы растений приурочены только к сравнительно короткому периоду, охватывающему конец весны и лето. В течение же остальной части года фотосинтез протекает слабо или же не происходит совсем (при отрицательных температурах). Сезонные колебания интенсивности фотосинтеза естественным образом отражаются в скорости связывания атмосферного  $\text{CO}_2$ . Особенно показательно сопоставление динамики содержания  $\text{CO}_2$  в воздухе в течение года на разных широтах — вдоль меридиана от Арктики до Антарктики. Временная развертка этого процесса за три года с месячными интервалами дана на рис. 10, где концентрация  $\text{CO}_2$  представлена как функция двух переменных — географической широты и времени. Первое, что бросается в глаза на этом трехмерном графике, — **различия между Северным и Южным полушариями**. Если в Северном полушарии, особенно в высоких широтах, содержание диоксида углерода меняется по сезону очень сильно (минимум приходится на начало осени, а максимум — на весну), то в Южном полушарии колебания его почти не выражены. На самом деле они есть, но довольно слабые и находящиеся, как и ожидалось, в противофазе по отношению к колебаниям, наблюдаемым в Северном полушарии.

Различия между Северным и Южным полушариями, определяющие столь разную динамику содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере, хорошо видны, если на обыкновенный школьный глобус взглянуть со стороны Северного и Южного полюсов. Северное полушарие — преимущественно **континентальное**, а Южное — **океаническое** (покрытая сплошным ледовым панцирем Антарктида не в счет — там нет биологического насоса связывания углерода). Рас-

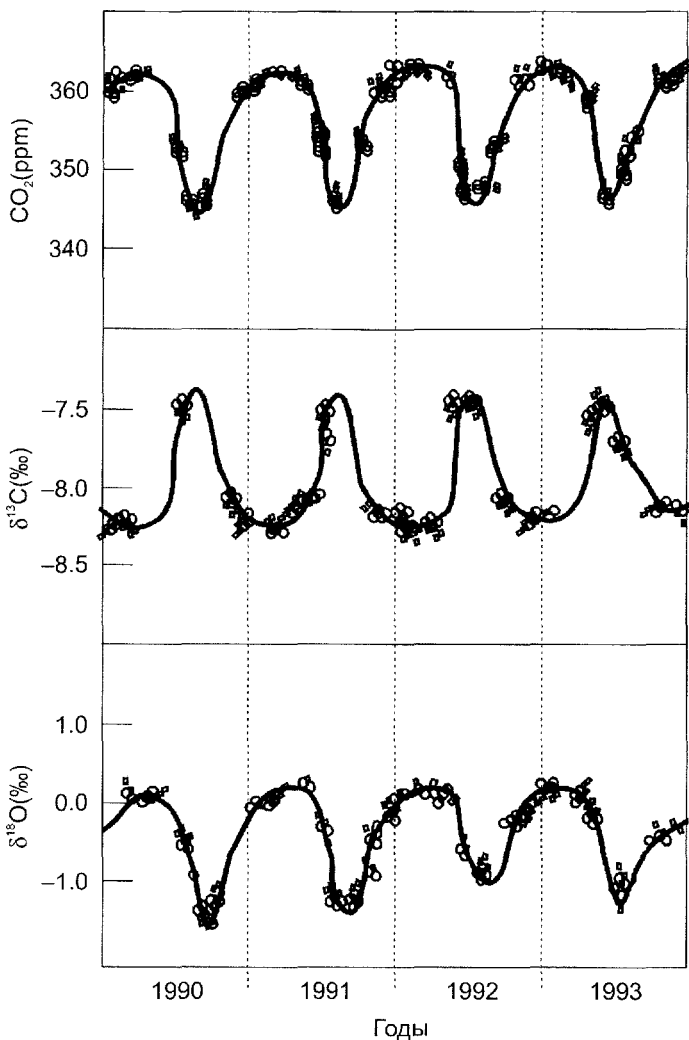
тительный покров суши и есть тот компонент биосферы, который определяет сезонные колебания  $\text{CO}_2$  в атмосфере Северного полушария.

В пользу того, что именно «биологический насос» ответственен за связывание  $\text{CO}_2$  в высоких и умеренных широтах Северного полушария, свидетельствуют и наблюдения за изотопным составом углерода атмосферы. Дело в том, что биохимические реакции фотосинтеза, особенно если он протекает по типу  $\text{C}_3$  (т.е. включает образование промежуточного продукта — сахара, содержащего три атома углерода), производят некоторую селекцию молекул  $\text{CO}_2$  в зависимости от того, какой стабильный изотоп углерода,  $^{13}\text{C}$  или  $^{12}\text{C}$ , они содержат. Непосредственно это происходит в процессе карбоксилирования, т.е. присоединения  $\text{CO}_2$  к рибулозо-1,5-бисфосфату, которое протекает при участии самого распространенного в биосфере белка — фермента рибулозобисфосфаткарбоксилазы (сокр. англ. — Rubisco). Поскольку связываются преимущественно молекулы  $\text{CO}_2$ , содержащие более легкий изотоп  $^{12}\text{C}$ , в составе диоксида углерода, остающегося в воздухе, повышается относительное содержание более тяжелого изотопа  $^{13}\text{C}$ . Подробные наблюдения за динамикой общего содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере и его изотопным составом, проведенные на севере Аляски (т.е. в высоких широтах, где сезонные изменения  $\text{CO}_2$  выражены очень четко), показали, что в периоды, когда концентрация  $\text{CO}_2$  в воздухе быстро снижается, всегда резко возрастает относительное содержание изотопа  $^{13}\text{C}$  (рис. 11). Отмеченные сезонные колебания в соотношении  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  — это к тому же дополнительное свидетельство того, что решающая роль в связывании атмосферного  $\text{CO}_2$  принадлежит именно наземным растениям. Фотосинтез планктонных водорослей и цианобактерий основан на несколько других биохимических реакциях, и селекция изотопов углерода при этом менее выражена.

Связывание  $\text{CO}_2$  наземной растительностью — по-видимому, основной механизм, работающий на снижение концентрации этого газа, который все в большем количестве поступает в атмосферу в результате сжигания ископаемого топлива и другой хозяйственной деятельности человека. Если бы этого механизма не было, содержание в атмосфере  $\text{CO}_2$  росло бы гораздо быстрее. В качестве экосистем, поглощающих «излишек» углерода, особенно важны северные таежные леса и болота, где некоторая часть синтезированного органического вещества нередко попадает в холодные или анаэробные «ловушки», т.е. места, где из-за низкой температуры или отсутствия кислорода резко заторможена деятельность грибов и бактерий.

В последнее время в научной литературе необычайно интенсивно обсуждается вопрос о том, в какой степени растительный покров Земли способен справляться в дальнейшем с фиксацией все большего количества диоксида углерода (никакого снижения антропогенной эмиссии  $\text{CO}_2$ , конечно, не ожидается!).<sup>15</sup> Поскольку и в теплицах, и на открытых участках леса, где искус-

<sup>15</sup> Современный прирост диоксида углерода в атмосфере определяется почти исключительно увеличением техногенной эмиссии на территории развивающихся стран, в первую очередь КНР, Индии и Бразилии (прим. ред.).



**Рис. 11.** Сезонные изменения концентрации  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{18}\text{O}$  из атмосферного  $\text{CO}_2$  в период 1990–1993 гг. на мысе Барроу, Аляска (по Flanagan, Ehleringer, 1998, p. 11)

ственно повышали содержание  $\text{CO}_2$ , отмечали более интенсивный рост растений, предполагается, что фотосинтез в условиях современной атмосферы еще не «насыщен»  $\text{CO}_2$ . При увеличении концентрации этого газа ожидается рост продуктивности растений, а соответственно, и связывание в органическом веществе дополнительного количества углерода.

Эксперименты и расчеты показывают, что по крайней мере для растений



с фотосинтезом типа  $C_3$  полное насыщение углеродом должно произойти при содержании  $CO_2$  в атмосфере на уровне 800–1000 ppm. При сохранении нынешних темпов эмиссии такая концентрация может ожидаться к началу следующего столетия. Однако многие исследователи полагают, что из-за нехватки элементов минерального питания (прежде всего азота и фосфора) насыщение фотосинтеза произойдет значительно раньше — при концентрации  $CO_2$  550–650 ppm, т.е. на уровне, примерно в два раза превосходящим тот, что был характерен для атмосферы доиндустриальной эпохи.

В прогнозах, касающихся возможной роли наземной растительности (и прежде всего лесов) в связывании дополнительного количества  $CO_2$ , необходимо учитывать и дыхание всей биоты — важнейший источник поступления этого газа в атмосферу. Поскольку увеличение концентрации диоксида углерода всегда сопровождается потеплением, а интенсивность дыхания очень тесно зависит от температуры, то очевидно, что параллельно ожидаемому усилению фотосинтеза будет усиливаться и дыхание. В результате положительный эффект от повышения интенсивности фотосинтеза (снятие ограничений по углероду) может в значительной степени компенсироваться отрицательным эффектом от повышения интенсивности дыхания (как самих растений, так и всех организмов, осуществляющих деструкцию отмирающего органического вещества).

### 3.6. ЦИКЛ МЕТАНА

Содержание метана в современной атмосфере составляет всего 1.8 ppm, т.е. примерно в 200 раз меньше, чем диоксида углерода, но тем не менее этот газ вносит заметный вклад в создание парникового эффекта, поскольку поглощает исходящее от Земли инфракрасное излучение в той области спектра, которая не улавливается парами воды и  $CO_2$ . Обеспокоенность ученых вызывает и то, что концентрация метана в атмосфере увеличилась более чем в два раза по сравнению с уровнем, характерным для доиндустриальной эпохи, причем в последние десятилетия она росла очень быстро, со скоростью около 1.2% в год. Сейчас эта скорость по не очень понятным причинам несколько снизилась (до 0.3–0.5% в год), но все равно остается очень высокой, примерно в два раза превышающей соответствующие показатели для  $CO_2$ .

Метан ( $CH_4$ ) — такой же «мобильный» газ биосферы, как и диоксид углерода. Среднее время пребывания его молекулы в атмосфере — около 2–4 лет. Из атмосферы метан все время удаляется за счет окисления гидроксильным радикалом  $OH\cdot$ . Этот радикал с точки зрения человека является очень ценным компонентом атмосферы — своего рода «чистильщиком», вступающим в реакции с такими вредными примесями, как оксиды азота и серы, а также хлорфторуглеводородами. Образуется гидроксильный радикал в ходе фотохимических

реакций из озона и паров воды и «живет» в свободном состоянии в атмосфере очень недолго — около 1 сек. Точную концентрацию его определить трудно, но известно, что она очень низка — около  $10^5$  молекул в  $1 \text{ см}^3$ .

Учитывая чрезвычайно высокую вероятность окисления метана (до  $\text{CO}$ , а потом и  $\text{CO}_2$ ) в современной кислородной атмосфере, его концентрация теоретически должна быть на много порядков меньше той, которая реально наблюдается. Нарушение физико-химического равновесия происходит за счет того, что метан все время поступает в атмосферу, причем производится он на Земле почти исключительно за счет деятельности особых метанобразующих (метаногенных) бактерий.

**Метаногенные** бактерии, или попросту **метаногены**, относятся к домену архебактерий. По своим экологическим особенностям, например характеру используемого субстрата или предпочитаемой температуре, разные метаногены могут сильно различаться, но все они — строгие анаэробы, т.е. живут в бескислородной среде, а на воздухе быстро погибают. Единственным источником энергии для них служит реакция производства метана. Окислителем выступает  $\text{CO}_2$ , а донорами электронов могут быть разные вещества — водород, ацетаты (производные уксусной кислоты) и различные метилированные соединения (подробнее см.: Заварзин, Колотилова, 2001).

Метаногены теснейшим образом зависят от тех микробов, которые поставляют им исходное сырье, и «работают» обычно в составе особых метаногенных сообществ, где разные группы организмов выполняют разные этапы преобразования вещества. При этом очень часто наблюдается ситуация, когда **продукты метаболизма** (т.е. по сути отходы жизнедеятельности) **одних организмов служат ресурсами** («субстратами», как говорят микробиологи) **для других**, причем **изъятие продукта чрезвычайно важно не только для потребителя, но и для производителя**.

Самый яркий пример подобного рода — культура бактерий, описанных в 1936 г. как *Methanobacterium omelianskii* и способных, как тогда казалось, образовывать метан непосредственно из этанола. Однако в 1970-е гг., когда была хорошо отработана методика работы с анаэробами, выяснилось, что на самом деле под названием *Methanobacterium omelianskii* фигурируют два совершенно разных организма, но живущих вместе и взаимодействующих самым тесным образом: один из них разлагает этанол с образованием ацетата и выделением свободного водорода, а второй, будучи настоящим метаногеном, использует водород, превращая его в метан. Реакция, осуществляемая первым организмом, термодинамически невыгодна и может протекать только в том случае, если образующийся водород не задерживается около клетки, а сразу же полностью удаляется, что весьма успешно и делает второй организм.

Места обитания метаногенов — это донные отложения водоемов и болота (там, где возникают анаэробные условия), заливаемые водой рисовые поля

Таблица 5. Соотношение источников поступления метана в атмосферу и процессов его потребления (по Lowe, 2006)<sup>\*</sup>

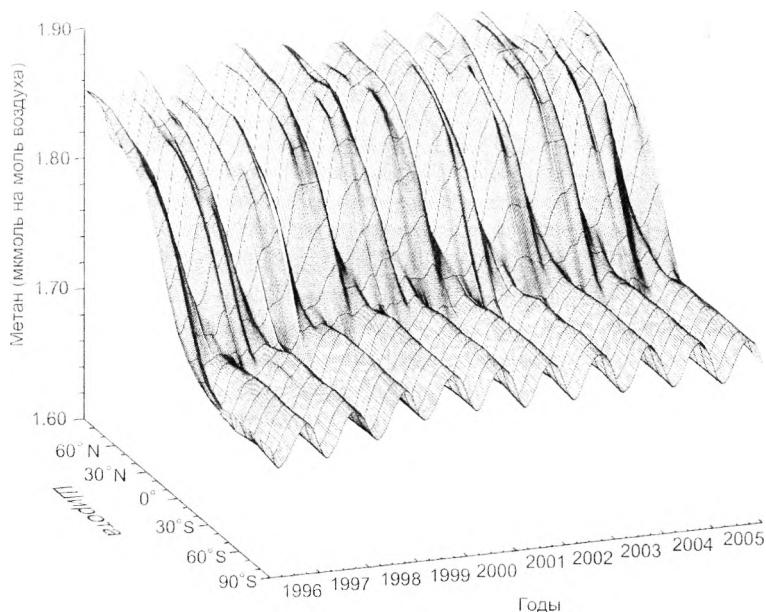
Источники поступления метана	Наиболее вероятная оценка	Разброс разных оценок
Болота и прочие увлажненные территории	145	92–237
Рисовые поля	60	40–100
Жвачные животные	93	80–115
Термиты	20	20–20
Сжигание биомассы (лесов в первую очередь)	52	23–55
Производство энергии человеком	95	75–110
Свалки	50	35–73
Океан	10	10–15
Гидраты (в море и на суше)	5	5–10
Суммарное выделение по всем источникам	530	500–600

Процессы и места «стока» метана	Наиболее вероятная оценка	Разброс разных оценок
Окисление в тропосфере	507	450–510
Потери в стратосфере	40	40–46
Связывание в почве	30	10–44
Суммарный «сток»	577	460–580

<sup>\*</sup> Цифры в таблице – миллионы тонн метана в год. Приведены как наиболее вероятные оценки, так и разброс оценок по разным литературным источникам.

(чеки) и различные свалки. В болотах метана образуется около  $145 \cdot 10^6$  т в год – на сегодня это, по-видимому, самый мощный природный источник метана, поступающего в атмосферу. Кроме того, метан производится и в пищеварительном тракте очень многих животных, как беспозвоночных, так и позвоночных.<sup>16</sup> Важная роль принадлежит, в частности, бактериям, обитающим в кишечниках термитов (за счет их деятельности в атмосферу поступает за год около  $20 \cdot 10^6$  т метана). Вообще образование метана (метаногенез) часто

<sup>16</sup> Метаногены есть и в кишечнике человека, что приводит к выделению у людей метана наряду с другими газами. Правда, у некоторых людей среди конечных газообразных продуктов деятельности кишечных бактерий преобладает водород.



**Рис. 12.** Изменение концентрации метана в морском пограничном слое атмосферы в зависимости от широты и времени (на основании измерений NOAA за 1996–2005 гг.; по Leibelvel, 2006, р. 406)

является конечным этапом в разложении органического вещества, если вещество это оказывается в анаэробных условиях.

Хозяйственная деятельность человека привела к возникновению многих дополнительных источников метана. Помимо мусорных свалок, рисовых чеков, домашнего скота и т.д., человек стал высвобождать метан, скопившийся под землей, значительная часть которого улечучивается в атмосферу. В сумме эмиссия метана из антропогенных источников составляет, по некоторым оценкам (Lowe, 2006), около  $260 \cdot 10^6$  т в год, т.е. примерно столько же, сколько выделяется из природных источников —  $273 \cdot 10^6$  т в год.<sup>17</sup> Основные современные стоки и источники метана приведены в табл. 5.

В последние годы все большее внимание исследователей привлекают так называемые метановые «высачивания», или «сипы» (калька с англ.: seep — «просачиваться»), — места на дне океана, где сквозь мелкие трещины в земной (в данном случае — океанической) коре метан поступает непосредственно в водную толщу.

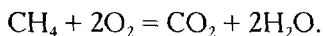
<sup>17</sup> По состоянию на 2013 г. антропогенные источники поступления метана в атмосферу в 2.7 раза превышают естественные (Замолдчиков, 2013) (прим. ред.).

Температура этих вод может колебаться от 4 до 45 °С, но в любом случае она всегда превышает (хотя бы на десятые доли градуса, но, как правило, гораздо сильнее) температуру окружающей океанской воды, составляющую обычно 2–4 °С. Когда такие метановые высачивания называют «холодными», то имеется в виду их противопоставление гидротермальным источникам (или попросту гидротермам), температура вод которых колеблется от нескольких десятков градусов до 400 °С (подробнее о гидротермах смотрите в разделе о цикле серы). В местах выхода метана на дне океана развиваются обильные сообщества метанотрофных бактерий, которые в свою очередь служат пищей другим организмам. Иногда они являются симбионтами животных, например двусторчатых моллюсков (Гебрук и др., 2002).

Если графически изобразить зависимость содержания метана в атмосфере от географической широты и сезона, то получится картина (рис. 12), очень напоминающая ту, что уже известна для диоксида углерода. Правда, еще заметнее различия между полушариями. В Северном полушарии всегда поддерживается более высокий средний уровень, чем в южном (примерно на 16%), а кроме того, очень сильно выражены сезонные колебания: максимум отмечается в конце зимы — в начале весны, а минимум — осенью. На самом деле это может показаться странным: ведь деятельность метаногенных бактерий более интенсивно протекает в теплое время года и, следовательно, за лето (особенно в высоких широтах, где очень много болот) метан должен накапливаться в атмосфере. Однако реакция окисления метана гидроксильным радикалом  $\text{OH}^\cdot$  также положительно зависит от температуры, и сезонные колебания интенсивности этого чисто физико-химического процесса перевешивают результаты деятельности метанобразующих бактерий.

Данный пример — еще одно свидетельство того, что на уровне биосферы (а забегая вперед, скажем, что и экосистемы) физические, химические и биологические процессы, участвующие в трансформации вещества и энергии, между собой могут быть очень тесно связаны, причем иногда они действуют в одном направлении, а иногда — в разных. Исследователю важно оценить этот баланс и вывести его конечный суммарный результат.

Метан, образованный метаногенами, может быть окислен и биологическим путем. Существует небольшая группа бактерий (представителей эубактерий), которых называют **метанооксиляющими** или **метанотрофами** (т.е. питающимися метаном). Организмы эти осуществляют простую, но требующую высокой энергии активации реакцию:



В водоемах они располагаются в аэробной зоне над тем горизонтом, где сосредоточены метаногены, и перехватывают поднимающийся вверх метан. Предполагается (Заварзин, Кларк, 1987), что метанотрофы особенно активны в южных районах и поэтому в атмосферу там попадает в конечном итоге несравненно меньше метана, чем в таежной или тундровой зоне.

Многолетняя динамика содержания  $\text{CH}_4$  в атмосфере за последние несколько сотен тысяч лет довольно хорошо прослеживается по материалам анализа пузырьков воздуха, содержащихся в ледовых кернах, в том числе — с антарктической станции «Восток». Ход этих изменений в общем хорошо совпадает с изменениями содержания  $\text{CO}_2$  и температуры (с. 39, рис. 6). В межледниковые периоды интенсивность метаногенеза заметно возрастала, причем, как и в случае с  $\text{CO}_2$ , здесь наблюдается положительная обратная связь — чем больше парниковых газов, тем теплее, а следовательно, интенсивнее протекают процессы дыхания и образования метана. Однако к необратимому разогреву атмосферы это все же не приводило.

Метаногенез — очень древний процесс, возникший в эволюции, по-видимому, даже раньше фотосинтеза. Некоторые ученые полагают, что в бескислородной древней атмосфере концентрация метана была на несколько порядков выше современной, однако пока нет данных для того, чтобы разработать гипотезу, непротиворечивым образом описывающую всю совокупность происходивших тогда процессов.

# Глава 4

## БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ КИСЛОРОДА

Кислород — самый распространенный элемент земной коры, составляющий 47% ее общей массы и входящий в состав множества разных соединений. Его довольно сложный цикл, включающий разнообразные маршруты, тесно сопряжен с циклом органического углерода, но также с циклами железа, серы и всех других биогенных элементов. В современной атмосфере содержится большое количество свободного кислорода  $O_2$  (на уровне 20–21%), причем оборот его происходит очень медленно — за миллионы лет. Трудно представить себе, что на протяжении первых 1.5 млрд лет существования биосферы свободного кислорода на Земле практически не было, а обитавшие тогда микроорганизмы в подавляющем своем большинстве были строгими анаэробами, для которых кислород — токсическое вещество.

### 4.1. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА И ФОРМИРОВАНИЕ КИСЛОРОДНОЙ АТМОСФЕРЫ

Оксигенный фотосинтез свойственен цианобактериям, и поэтому о времени его возникновения можно судить по датировке наиболее древних отложений, содержащих ископаемые остатки (так называемые микрофоссилии) цианобактерий. В настоящее время возраст достоверных находок микрофоссилий цианобактерий оценивается в 2–2.2 млрд лет (Сергеев и др., 1996). Но так называемые биомаркеры — остатки характерных веществ, входящих в состав клеточных стенок именно этой группы организмов, датируются еще более ранним временем — 2.5 млрд лет назад (Summons et al., 1999). Иными словами, 2.5 млрд лет назад на Земле уже происходил кислородный фотосинтез. Хотя появление кислородного фотосинтеза открыло путь для формирования кислородной атмосферы, на самом деле долгое время свободный кислород в ней не накапливался. Ведь на Земле тогда было очень много восстановленных соединений, прежде всего — железа и серы, и поэтому весь выделявшийся кислород сейчас же расходовался на их окисление. Только после того, как основная масса восстановленных соединений железа и серы была окислена, стало возможным накопление свободного кислорода в атмосфере — процесс, который начался 2.45 млрд лет назад и продолжался примерно 100 млн лет (Bekker et al., 2004).

Весьма вероятно, что локальное накопление кислорода происходило сначала в циано-бактериальных матах — своеобразных пленках, разраставшихся по поверхности субстрата и состоявших из фотосинтезирующих цианобактерий и гетеротрофных бактерий. В таких матах то там, то здесь могли появляться микрозоны с повышенным содержанием свободного кислорода, своего рода аэробные «карманы» в анаэробной среде. В ходе дальнейшей эволюции постепенно произошло то, что специалисты образно называют «выворачиванием биосферы наизнанку». Она почти вся стала аэробной, но кое-где в ней остались анаэробные «карманы» — чаще всего это места, где кислород когда-то присутствовал, а затем был весь израсходован при разложении органического вещества. Подавляющее большинство ныне обитающих на Земле живых существ — аэробы, нуждающиеся в кислороде для дыхания. По сравнению с гликолизом и разного типа брожением (когда акцептором электронов является органическое вещество, а не кислород) аэробное дыхание энергетически очень выгодно.

В принципе свободный кислород мог образоваться на Земле и без участия фотосинтезирующих организмов, за счет происходившего в верхних слоях атмосферы разложения воды под воздействием солнечного света. Для этого там должна быть достаточно высокая концентрация водяных паров, а кроме того, каким-то образом должен удаляться другой конечный продукт реакции — водород, причем так, чтобы не образовывалась снова вода. Такой чисто физический механизм удаления водорода существует: его легкие атомы не могут удержаться земным притяжением и улетучиваются в открытый космос. Однако паров воды, являющихся «сырьем» для данной реакции, в верхних слоях атмосферы очень мало, а интенсивность описанного процесса столь низка, что, по расчетам специалистов, он не может объяснить накопление того количества свободного кислорода, которое сейчас наблюдается.

Обычно считается, что кислородная атмосфера уже полностью сформировалась на Земле около 2 млрд лет назад, поскольку именно этим временем датируются так называемые красноцветные осадочные породы, содержащие окисные формы железа. Процесс окисления железа также проводился бактериями, причем не исключено, как полагают некоторые исследователи, что это была своего рода защитная реакция железобактерий от токсического воздействия на них кислорода. Так или иначе, на ранних стадиях развития кислородной атмосферы восстановленные соединения железа выступали как некая «ловушка» свободного кислорода. Некоторые авторы (Canfield, 1998) полагают, что значительное количество свободного кислорода в океане уходило также на окисление соединений серы. Более того, по-видимому, достаточно долго глубинные воды океана не содержали кислорода и были богаты сульфидами (восстановленными формами серы), тогда как поверхностные воды, обогащавшиеся кислородом, уже содержали сульфаты — окисленные формы серы. Во всяком случае, геохимические свидетельства такой двухслойной структуры древнего океана сейчас обнаружены (Shen et al., 2003). Только

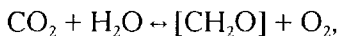


после того, как были окислены восстановленные соединения железа и серы, стало возможным дальнейшее накопление свободного кислорода в атмосфере, причем ведущую роль в этом процессе играло взаимодействие кислородного и углеродного циклов.

После появления кислородного фотосинтеза могла начаться эволюция аэробных организмов, для которых свободный кислород уже не яд, а необходимый участник окислительного фосфорилирования — сложного, происходящего внутри клетки процесса преобразования энергии. В ходе его синтезируется важнейший аккумулятор энергии — АТФ, а электроны от донора (например, от органического вещества) переносятся на акцептор — молекулы кислорода.

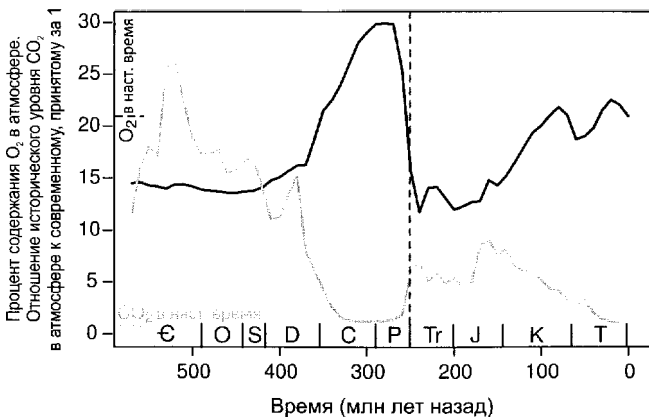
## 4.2. СВЯЗЬ С ЦИКЛОМ УГЛЕРОДА

Кислородный цикл на Земле теснейшим образом связан с циклом органического углерода, что отражается простым уравнением:



которое соответствует фотосинтезу, если читать его слева направо, и дыханию, если справа налево. Из этого уравнения, в частности, следует, что при фотосинтезе на каждую молекулу  $\text{CO}_2$ , связанную в органическом веществе ( $\text{CH}_2\text{O}$  — его обобщенная формула, показывающая соотношение элементов), приходится одна молекула выделяемого кислорода, а при дыхании, т.е. разложении органического вещества, на каждую молекулу выделившегося  $\text{CO}_2$  поглощается одна молекула кислорода. То, что кислород, выделяемый при фотосинтезе, на самом деле берется из воды, а не из диоксида углерода, не имеет значения для поддержания стехиометрического соотношения. А из этого соотношения автоматически следует, что **накопление свободного кислорода в атмосфере возможно только в том случае, если определенное количество органического вещества изымается из круговорота, становясь недоступным организмам-деструкторам** (например, попадает в холодную или анаэробную «ловушку»). Более того, зная количество органического вещества, захороненного в отложениях за определенный период, можно рассчитать количество кислорода, скопившегося за то же время в атмосфере.

По отношению к далекому прошлому подобные расчеты дают, конечно, менее точные результаты, но все же анализ осадочных пород позволяет сделать некоторые выводы о динамике содержания свободного кислорода в атмосфере. На протяжении значительной части палеозоя, по крайней мере в ордовике и силуре (500–400 млн лет тому назад), концентрация свободного кислорода в атмосфере была, по-видимому, близка к современной или несколько ниже — около 15%. Однако в конце девона (360 млн лет тому назад) она начала расти, достигнув максимума, 30%, в конце карбона, 286 млн



**Рис. 13.** Изменение содержания атмосферного кислорода и углекислого газа в фанерозое. Серая линия — концентрация  $\text{CO}_2$ , черная линия —  $\text{O}_2$  (по Huey, Ward, 2005, p. 399)

лет назад (рис. 13). Затем довольно «быстро», примерно за 60–70 млн лет, содержание  $\text{O}_2$  в воздухе упало в два раза, до 15%, а потом снова начало расти и вышло на современный уровень.

Скачкообразное увеличение содержания  $\text{O}_2$  в конце карбона совпало с резким снижением концентрации  $\text{CO}_2$  (рис. 13), что совершенно не случайно, поскольку оба события явились следствием мощного развития наземной растительности и вывода из круговорота большого количества углерода, связанного в процессе фотосинтеза. Выросшие леса превратились в своего рода депо органического вещества, прежде всего лигнина и целлюлозы — основных компонентов древесины. Конечно, по мере того, как общая масса растительности приближалась к своему максимуму, процессы создания органического вещества (т.е. фотосинтеза) и его деструкции (отражаемой дыханием всей экосистемы) уравнивались. Леса становились не только источником кислорода, но и его «стоком», подобно тому, как это имеет место в современных тропических лесах. Но значительная часть углерода по-прежнему оставалась связанной в органическом веществе, а в атмосфере, соответственно, оставалось эквивалентное количество кислорода. Кроме того, тогда же в болотах было захоронено довольно много растительных остатков, давших впоследствии начало углям (недаром по-русски карбон называют каменноугольным периодом).

Изобилие кислорода сказалось на эволюции многих животных и растений (Graham et al., 1995). Дело в том, что в атмосфере, столь богатой кислородом, значительно облегчается его диффузия к органам и клеткам, а соответственно, улучшаются условия газообмена глубоко расположенных тканей — задача, всегда бывшая непростой для многоклеточных организмов. Кстати, недаром исследователи обычно сходятся на том, что появление и дальнейшая эволюция многоклеточ-

ных организмов стали возможными только в условиях кислородной атмосферы.

Видимо, не случайно концом карбона датируются самые крупные обитавшие на Земле насекомые, например стрекозы (представители отряда *Protodonata*) с размахом крыльев до 71 см, поденки (*Ephemeroptera*) размером до 20 см и некоторые другие. Как известно, дыхательная система насекомых представлена трахеями и трахеолами — трубочками, начинающимися от наружных отверстий — дыхалец и ведущими внутрь тела, вплоть до отдельных клеток. Увеличение содержания кислорода для таких животных означает значительное улучшение газообмена всего организма.

Связь размеров тела членистоногих с содержанием кислорода прослеживается и сейчас. Так, на примере более 1800 видов бентосных ракообразных из отряда *Amphipoda* (бокоплавов) показано, что максимальный достигаемый ими размер тела теснейшим образом коррелирует с обеспеченностью воды кислородом (Charpelle, Реск, 1999), а не с температурой, как полагали раньше. Чем больше кислорода в зоне обитания этих ракообразных, тем они крупнее. Максимальные размеры тела отмечены у некоторых байкальских видов, живущих в среде, очень богатой кислородом. В случае глобального потепления содержание растворенного в воде кислорода уменьшится, и это чревато вымиранием ряда ракообразных или, по крайней мере, их измельчением.

# Глава 5

## БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ АЗОТА

Хотя слово «азот» означает «безжизненный»,<sup>18</sup> этот элемент абсолютно необходим всем организмам уже хотя бы потому, что входит в состав белков и нуклеиновых кислот. Для многих прокариот он еще чрезвычайно важен постольку, поскольку **вовлечен в основные окислительно-восстановительные реакции, используемые для получения энергии.** У азота большое число валентностей (степеней окисления), и он может фигурировать как в качестве донора электронов (восстановителя), так и в качестве их акцептора (окислителя). Даже открытие самого явления хемолитоавтотрофии (или, как его долгое время называли, хемосинтеза) было сделано в конце XIX в. С. Н. Виноградским при изучении нитрифицирующих бактерий, существующих за счет окисления ионов аммония ( $\text{NH}_4^+$ ) до нитрита ( $\text{NO}_2^-$ ), а нитрита до нитрата ( $\text{NO}_3^-$ ).

Воздушный океан, на дне которого мы живем, на 78% состоит из молекулярного азота  $\text{N}_2$ . Суммарное количество его здесь оценивается в 3 900 000 Гг, т.е. почти в десять тысяч раз больше, чем углерода. Несмотря на очевидное изобилие азота в окружающей среде, нехватка именно этого элемента очень часто ограничивает развитие основных продуцентов на нашей планете: в океане — фитопланктона, а на суше — высшей растительности. Дело в том, что молекулярный азот атмосферы очень устойчив и химически инертен. Прежде чем употребить его для своих нужд, организмам нужно разрушить прочную тройную связь  $\text{N} \equiv \text{N}$ , затратив на это немалое количество энергии. Достаточно сказать, что при промышленном связывании  $\text{N}_2$  воздух и водород приходится пропускать над катализатором (никелем) при температуре около  $500^\circ\text{C}$  и давлении в несколько сот атмосфер. Подавляющее большинство организмов, в том числе все эукариоты (т.е. протисты, растения, грибы и животные), использовать молекулярный азот воздуха не могут. Однако представители некоторых групп прокариот, способные к **азотфиксации**, успешно справляются с этой задачей, причем в условиях, самых обычных для поверхности Земли.

### 5.1. АЗОТ АТМОСФЕРЫ

Проблема происхождения содержащегося в воздухе азота — весьма сложная и обсуждается пока только на уровне гипотез. Очевидно, что после того, как

<sup>18</sup> Это название дал ему Лавуазье, когда впервые установил газовый состав воздуха. Латинское название «nitrogenium» означает «рождающий селитру».

в результате аккреции<sup>19</sup> из обломочного материала, пыли и газа сформировалась планета Земля, образовалась и ее первичная атмосфера. Важное значение имел также последующий сильный разогрев поверхности в результате метеоритной бомбардировки. Испарение нагретых до очень высокой температуры твердых пород и дегазация (выход газов из глубин Земли в результате вулканической активности) — основные источники веществ, образовавших атмосферу молодой Земли. По-видимому, в ней присутствовали тогда  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}$ ,  $\text{N}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  (Заварзин, 1984; Nisbet, Sleep, 2001). Некоторые авторы полагают, что к этим газам надо добавить аммиак и метан. Под действием ультрафиолетового излучения (озонового экрана еще не было) молекулы  $\text{NH}_3$  легко разрушались, а стабильный  $\text{N}_2$  постепенно накапливался в атмосфере.

Хотя многие детали формирования древней атмосферы Земли остаются неизвестными, практически все исследователи сходятся на том, что появлением в ней больших количеств  $\text{N}_2$  она обязана физико-химическим (а не биологическим!) процессам, причем высокая концентрация этого газа в атмосфере была достигнута задолго до того, как в ней начал накапливаться свободный кислород. Это обстоятельство важно подчеркнуть, потому что порой даже весьма серьезные популяризаторы науки (см., например, Lovelock, 1989; Volk, 1998) склонны считать, что весь азот атмосферы, подобно кислороду, — биогенного происхождения. Как мы увидим дальше, пополнение атмосферы молекулярным азотом действительно происходит за счет **денитрификации** — восстановления нитрата до молекулярного азота. Но этот процесс, осуществляемый некоторыми бактериями, мог появиться лишь на поздних этапах развития биосферы, когда в воздухе накопилось достаточное количество кислорода. Ведь только в кислородной атмосфере другие бактерии смогли образовать нитриты и нитраты — вещества, служащие «сырьем» для денитрификаторов.

## 5.2. АЗОТФИКСАЦИЯ

Способность связывать атмосферный азот и использовать его для собственных нужд очень важна для организмов, и поэтому неудивительно, что возникла она уже на ранних этапах эволюции.<sup>20</sup> Если не считать искусственно полученных человеком удобрений, то практически весь азот, содержащийся в настоящее время в телах живых существ, а также тот азот, который в доступной для растений форме присутствует в воде и в почве, когда-то был изъят из атмосферы бактериями. Эукариоты, как уже подчеркивалось, потреблять азот из воздуха не могут, а само появление их в ходе эволюции стало возмож-

<sup>19</sup> Аккреция (астрофизика: от лат. *accrētio* — «приращение, увеличение») — процесс приращения вещества космических тел из космоса за счет гравитации (*прим. ред.*).

<sup>20</sup> До этого организмы, видимо, обходились тем количеством азота, которое фиксировалось в древней атмосфере при разрядах молний. При этом сначала образовывался оксид азота  $\text{NO}$ , но этот процесс тормозился по мере того, как снижалась в атмосфере концентрация  $\text{CO}_2$ .

ным только после того, как азотфиксирующие прокариоты связали и ввели в оборот достаточное количество азота.

Способность к азотфиксации свойственна представителям нескольких групп бактерий и, по-видимому, унаследована ими от общих предков. Во всяком случае, последовательность нуклеотидов, кодирующих структуру **нитрогеназы** — основного фермента, контролирующего преобразование  $N_2$  в  $NH_3$ , одинакова для самых разных азотфиксаторов. Не исключено, что соответствующая часть генома перемещалась от одной группы бактерий к другой путем так называемого латерального переноса. Среди ныне существующих организмов связывать атмосферный азот могут как некоторые фототрофы (цианобактерии), так и хемотрофы: водородные бактерии (существующие за счет окисления молекулярного водорода), некоторые метанокисляющие бактерии, представители актиномицетов, а также ряд анаэробных бактерий, разлагающих сахара. **Азотфиксация связана с большими энергетическими затратами**, и поэтому хорошая обеспеченность энергией, неважно, будь то солнечный свет или восстановленные химические вещества, — обязательное условие существования азотфиксаторов.

**Происходит азотфиксация только в анаэробных условиях**, что также может трактоваться как косвенное свидетельство раннего возникновения этого процесса в эволюции, задолго до накопления в атмосфере свободного кислорода. У тех же азотфиксирующих организмов, которые сейчас обитают в аэробных условиях, существуют специальные барьеры, препятствующие проникновению кислорода вглубь клеток. Так, у многих колониальных цианобактерий азотфиксация протекает в особых клетках — гетероцистах, дополнительно защищенных слоем гликолипидов. Однако при высокой температуре такие оболочки оказываются неэффективными, и поэтому у доминирующих в тропических водах океана цианобактерий рода *Trichodesmium* существуют другие внутриклеточные механизмы, позволяющие избежать прямого контакта нитрогеназы с кислородом.

Часть азотфиксаторов — это свободноживущие организмы, например представители цианобактерий (в том числе из уже упомянутого рода *Trichodesmium*) или же обитающие в почве и в пресных водоемах бактерии из родов *Azotobacter*, *Azomonas* и *Beijerinckia*. Но многие азотфиксаторы существуют в тесном симбиозе с высшими растениями. Таковы, например, бактерии рода *Rhizobium*, живущие в почве в свободном состоянии, а затем вступающие в контакт с корневыми волосками бобового растения.

В результате этого взаимодействия на корнях растений образуются клубеньки, внутри которых находятся бактерии (точнее, их особые вздутые формы — бактериоды), и формируется специальная проводящая система, по которой к клубенькам доставляются продукты фотосинтеза, в первую очередь дикарбоновые кислоты, служащие для бактерий источником углерода

и энергии. Взамен же растения получают от бактерий азот в виде аммония. Недавно выяснилось (Lodwig et al., 2003), что клетки растения не могут связать поставляемый бактериями аммоний до тех пор, пока не получат от них же необходимую аминокислоту — аспарагин. Но бактерии, в свою очередь, могут снабдить растение аспарагином только в том случае, если сами получают от растения другую важную аминокислоту — глутамин. Таким образом, оба участника этого союза держат друг друга под контролем.

На создание и поддержание клубеньков растение должно расходовать немалое количество энергии. Поэтому при произрастании на богатых азотом почвах бобовые часто не выдерживают конкуренции со стороны других растений, не вступающих в альянс с азотфиксаторами. Из практики сельского хозяйства известно, что очень трудно в течение ряда лет на одном и том же месте выращивать чистую культуру бобовых: их забивают сорняки, которые в случае достаточной обеспеченности азотом имеют явное преимущество в скорости роста. Обычно клевер, люцерну, горох, сою и другие бобовые используют в севооборотах в течение одного года, максимум — двух лет. При этом растения или скашивают, оставляя в земле корни, содержащие особенно много азота, или запахивают в землю целиком. То, что бобовые повышают плодородие почвы, было известно уже во времена античности, за двадцать с лишним веков до того, как был открыт азот, а тем более — понята его роль в питании растений.

К азотфиксаторам, находящимся в симбиотических отношениях с растениями, относятся и некоторые цианобактерии. Такова, например, *Anabaena azollae*, которая обитает только в специальных кармашках на листьях небольшого папоротника *Azolla*, плавающего на поверхности водоемов. В последнее время в тропических широтах этот папоротник очень широко расселился и порой даже намеренно используется для обогащения азотом рисовых полей. К азотфиксаторам относятся и некоторые актиномицеты, в частности *Frankia*, живущая в симбиозе с ольхой и некоторыми другими деревьями.

Поскольку необходимая для связывания атмосферного азота нитрогеназа содержит железо и молибден, нехватка этих элементов иногда ограничивает распространение азотфиксаторов. Особенно часто лимитирующим оказывается железо, которого, к примеру, азотфиксирующим планктонным цианобактериям требуется в 10 раз больше, чем тем представителям фитопланктона, которые такой способностью не обладают. Сейчас можно считать доказанным (Martin et al., 1994), что развитие одного из основных азотфиксаторов в океане, цианобактерий *Trichodesmium*, ограничено нехваткой именно этого элемента. Ведь основной источник железа в океане — это транспортировка ветром (золотой перенос) с суши, и естественно, что в районы, удаленные от берегов, его попадает очень мало.

Молибдена по сравнению с железом азотфиксаторам надо существенно меньше, но иногда и этот элемент может оказаться лимитирующим. В свое

время в Австралии были обнаружены районы, где не удавалось культивировать бобовые, но добавление молибдена в количестве чуть больше, чем 1 г на гектар, решило проблему.

Связанный азот атмосферы переводится в аммонийную форму, и поэтому неудивительно, что высокая концентрация ионов аммония во внешней среде сильно тормозит весь процесс. Отсюда, кстати, и высказываемые иногда сомнения относительно того, что на ранних этапах эволюции биосферы, когда у бактерий появилась способность к азотфиксации, в атмосфере содержалось значительное количество аммиака.

После того, как физиологи и агрохимики поняли значение азота для минерального питания растений и начали употреблять в качестве удобрения гуано, цена последнего стремительно возросла, тем более что селитра (в большом количестве содержащаяся в гуано) была востребована в военных целях — для производства нитроглицерина. Задача разработки промышленных методов фиксации атмосферного азота была крайне насущной, и уже в 1914 г. такой метод был предложен немецкими химиками Ф. Габером и К. Бошем. Со временем этот метод совершенствовался и удешевлялся, хотя по-прежнему оставался энергоемким. Количество азота, вносимого в почву с минеральными удобрениями, росло во всем мире год от года и к началу 1990-х гг. достигло огромной величины — 140 млн т ( $140 \cdot 10^{12}$  г) в год (Jefferies, Maron, 1997). Фактически промышленное связывание атмосферного азота по своим масштабам уже превзошло естественную азотфиксацию (до начала массового применения минеральных удобрений), оценки которой для всей суши варьируют от 90 до 130 млн т в год. Для океана общее количество атмосферного азота, связываемого за год азотфиксирующими бактериями, остается неизвестным (Falkowski, 1997). Приводимые разными авторами величины варьируют очень широко — от 20 млн т для всей акватории Мирового океана до 50 млн т в год только для Атлантического океана. Считается, что по крайней мере половина той первичной продукции, которая выносится из верхних освещенных слоев океана вглубь, образована за счет атмосферного азота, связанного азотфиксаторами (Karl et al., 1997).

### 5.3. АЗОТ В ПИЩЕВЫХ ЦЕПЯХ

Растения потребляют азот из почвы или воды в основном в форме нитратного ( $\text{NO}_3^-$ ) и аммонийного ( $\text{NH}_4^+$ ) ионов. В ходе **ассимиляции** азот используется растениями для построения многих жизненно важных органических веществ, прежде всего аминокислот, белков и нуклеиновых кислот. Животные получают азот с пищей: растительоядные — из растений, а хищники и паразиты — от своих жертв и хозяев.

Полноценность растительной пищи в значительной мере определяет-



Таблица 6. Средние значения отношения числа атомов углерода к азоту и углерода к фосфору в веществе фитопланктона, высшей водной и наземной растительности, а также в телах водных и наземных животных-фитофагов (по Elser et al., 2000, с дополнениями)

	C : N	C : P
Морской фитопланктон	6.6 : 1	106 : 1
Пресноводная растительность	10.2 : 1	307 : 1
Наземная растительность	36 : 1	968 : 1
Пресноводные фитофаги	6.3 : 1	124 : 1
Наземные фитофаги	6.5 : 1	116 : 1

ся тем, насколько соотношения в ней разных химических элементов соответствует потребностям животного. Выше уже отмечалось, что в веществе морского фитопланктона пропорции углерода, азота и фосфора (в числе атомов) в среднем составляют 106:16:1 (так называемое соотношение Редфильда), что близко к пропорциям этих же элементов в телах потребляющих их планктонных животных. Однако вещество наземных растений, представленное главным образом целлюлозой, лигнином и их производными, сильно обеднено азотом и фосфором относительно углерода (табл. 6). Если среднее отношение числа атомов углерода к числу атомов азота (C:N) для морского фитопланктона равно 6.6:1, то для наземной растительности оно составляет 36:1, а для пресноводной растительности (представленной преимущественно фитопланктоном) — 10.2:1. В составе же тел животных относительное содержание азота и фосфора значительно больше. Отношение (в атомах) C:N для водных животных составляет 6.3:1, а для обитателей суши примерно столько же — 6.5:1. Из сопоставления этих величин, полученных обобщением большого числа конкретных измерений, следует, что растительные животные на суше в основном имеют дело с не очень качественной пищей и вынуждены поглощать излишнее количество углерода для того, чтобы набрать необходимый минимум азота и фосфора (Elser et al., 2000).

В процессе метаболизма животных происходит **диссимилиация** многих веществ, в том числе содержащих азот. Продукты выделения поступают во внешнюю среду, обогащая ее соединениями азота. Значительная часть этого азота находится в минеральной форме, пригодной для использования растениями. Данный процесс, в частности, может играть весьма важную роль в водоемах, где обитающий в верхних слоях фитопланктон при отсутствии перемешивания водной толщи (такая ситуация часто возникает в озерах летом)

испытывает острый дефицит азота и фосфора, а поддержание его продукции возможно только за счет рециклинга<sup>21</sup> этих биогенных элементов, которые возвращаются в среду с продуктами выделения планктонных животных. Важным этот механизм оказывается, конечно, только в тех случаях, когда зоопланктона много и он выедает существенную часть продукции фитопланктона. На суше биомасса животных относительно биомассы растений очень мала, выедают они только незначительную часть первичной продукции и, соответственно, играют второстепенную роль в возвращении азота в окружающую среду. Продуктами выделения водных животных, как правило, являются аммиак и мочевины  $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ , а у многих наземных животных — мочевиная кислота  $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$ .

На суше основная масса азота поступает в почву при отмирании растительных тканей. Разложение органического вещества как растений, так и животных сопровождается **аммонификацией** — переводом азота из органической формы в аммоний или аммиак. Осуществляют его многочисленные бактерии-аммонификаторы; некоторые из них — аэробы, другие — анаэробы. Разложение белков часто называют гниением, а разнообразных бактерий, осуществляющих этот процесс, — гнилостными бактериями (работающими как аэробно, так и анаэробно). В ходе гниения выделяются летучие метилированные (т.е. содержащие  $\text{CH}_3$ -группу) соединения — амины и меркаптаны. Именно они и создают характерный запах — столь неприятный для человека, но привлекающий многих насекомых, чьи личинки могут развиваться в гниющем субстрате, содержащем еще достаточное количество питательного органического вещества.

#### 5.4. ЗАМЫКАНИЕ ЦИКЛА: НИТРИФИКАЦИЯ, ДЕНИТРИФИКАЦИЯ И АНАЭРОБНОЕ ОКИСЛЕНИЕ АММОНИЯ

Аммоний ( $\text{NH}_4^+$ ) и аммиак ( $\text{NH}_3$ ), будучи восстановленными соединениями, представляют интерес как потенциальные доноры электронов (иными словами — энергии) для другой группы организмов — **нитрификаторов**, которые окисляют их до нитритов ( $\text{NO}_2^-$ ), а потом и до нитратов ( $\text{NO}_3^-$ ). Поскольку акцептором электронов (окислителем) выступает кислород, нитрификация возможна только в аэробных условиях, которые стали господствующими на Земле не ранее двух миллиардов лет назад.

Суть нитрификации была понята еще в конце XIX в. С. Н. Виноградским. Он же выяснил, что первую фазу, ведущую к образованию нитрита ( $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-$ ), проводят бактерии рода *Nitrosomonas*, а вторую, заканчивающуюся образованием нитрата ( $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$ ), — представители

<sup>21</sup> В экономике — возвращение отходов в круговорот «производство—потребление» (прим. ред.).

рода *Nitrobacter*. Затем, уже в 30-х гг. XX в., Виноградский описал еще несколько нитрификаторов, ответственных как за первую, так и вторую стадию нитрификации.

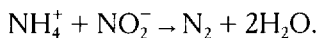
Азот в нитратной форме легко усваивается цианобактериями, водорослями и высшими растениями, что уже определяет ту важную роль, которую играют нитрифицирующие бактерии в современной биосфере. Кроме того, содержащийся в нитратах азот может использоваться многими микроорганизмами как весьма выгодный акцептор электронов, т.е. окислитель. Поэтому при наличии в среде веществ, способных служить донорами электронов (например, органических соединений или серы), и в почве, и в водной толще нередко развиваются бактерии-денитрификаторы, восстанавливающие азот нитратов до молекулярного азота  $N_2$ , выделяющегося в атмосферу. Процесс денитрификации, по-видимому, независимо возникал несколько раз в разных группах бактерий, но произойти это могло лишь на достаточно поздних этапах эволюции биосферы, после того, как в условиях кислородной атмосферы образовались нитриты и нитраты (Falkowski, 1997).

При этом надо подчеркнуть, что сама денитрификация происходит только в анаэробных условиях. Дело в том, что кислород — еще более выгодный акцептор электронов, чем нитратный азот, и в аэробных условиях денитрификаторам просто не достается электронов. Данное обстоятельство хотя бы отчасти ограничивает распространение денитрификации. В открытом океане, например, этот процесс почти невозможен, но он происходит там, где складываются анаэробные условия: в донных осадках в прибрежье, во фьордах, когда нет перемешивания, а иногда и в озерах с устойчивой стратификацией и наличием бескислородной зоны.

В почвах, особенно плохо аэрируемых, денитрификаторы (например, *Pseudomonas denitrificans*) довольно обычны. Когда в конце XIX в. были открыты эти организмы, возникла обеспокоенность, что их деятельность по возвращению азота в атмосферу будет сводить на нет положительный эффект от внесения азотных удобрений. Однако в середине XX в., когда стало ясно, что массовое употребление недорогих удобрений ведет к совершенно ненужному накоплению в почве нитратов, которые просачиваются в грунтовые воды, а попадая в водоемы, вызывают вспышки численности фитопланктона («цветение воды»), отношение к денитрификации изменилось. Она стала рассматриваться как явление скорее положительное, чем отрицательное.

В океанической среде, в тех местах, где по каким-то причинам отсутствует кислород, образование молекулярного азота возможно не только за счет денитрификации, но и путем так называемого **анаэробного окисления аммония**. В качестве акцептора электронов выступает при этом не кислород, а нитрит; образующийся же молекулярный азот получает один атом от аммония, а другой — от нитрита.

Соответствующая реакция записывается как



О возможности такой реакции писали еще в 1960-х гг., потом наличие ее подтвердили в лабораторных биореакторах, а совсем недавно обнаружили и в природе (Kuipers et al., 2003). Проводят реакцию бактерии из порядка Planctomycetales, а происходит она там, где нет кислорода, но есть аммоний и нитрит. Подобные условия, в частности, складываются в таком необычном водоеме, как Черное море, где кислород присутствует только в поверхностном слое (до глубины 100 м), а ниже, вплоть до максимальных глубин, превышающих 2000 м, располагается огромная масса воды, полностью лишенная свободного кислорода. Аммоний встречается в этой толще повсеместно, но нитрит в заметных количествах — только в верхней ее части, недалеко от границы с кислородной зоной. Именно там и происходит анаэробное окисление аммония. Насколько велико значение данной реакции в глобальном масштабе, пока сказать трудно, но не исключено, что от 30 до 50% всего  $\text{N}_2$ , образующегося в океане, возникает именно этим путем (Devol, 2003).

Таким образом, современный цикл азота в атмосфере — замкнутый. Элемент этот выводится из атмосферы в процессе биологической и промышленной азотфиксации и возвращается обратно за счет денитрификации и анаэробного окисления аммония. Однако, поскольку атмосферный пул азота очень велик, глобальный круговорот его совершается чрезвычайно медленно: среднее время пребывания молекулы азота в атмосфере измеряется десятками миллионов лет (напомним для сравнения, что для диоксида углерода это время составляет около 100 лет, а для метана — около 10 лет). Локальные же циклы азота (как правило, не полностью замкнутые из-за наличия азотфиксации и денитрификации), происходящие в верхних слоях водной толщи или в почве, протекают неизмеримо быстрее — в течение месяцев, а иногда недель и даже суток.

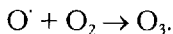
## 5.5. ВОЗДЕЙСТВИЕ ЧЕЛОВЕКА НА КРУГОВОРОТ АЗОТА. СВЯЗЬ С ДРУГИМИ ЭЛЕМЕНТАМИ

Своей хозяйственной деятельностью человек влияет на круговорот азота двояко: во-первых, целенаправленно — через промышленное связывание атмосферного азота для производства минеральных удобрений;<sup>22</sup> во-вторых, непреднамеренно — сжигая то или иное ископаемое топливо в воздухе, т.е. в смеси азота и кислорода. Последняя процедура имеет отрицательные последствия, поскольку способствует образованию загрязнителей атмосферы,

<sup>22</sup> Учитывая огромный запас азота в атмосфере, изъятие даже большого по человеческим меркам его количества практически не сказывается на балансе этого элемента (изымаемое за год количество азота на 7 порядков меньше того, что находится в атмосфере). Но оно имеет важное значение для обеспечения сельскохозяйственного производства и, следовательно, поддержания человечества.

обладающих высокой реакционной способностью. Процесс сам по себе достаточно сложный и многоступенчатый, но суть его в том, что при высокой температуре горения молекула азота  $N_2$  распадается на два атома, вступающих в реакцию с молекулярным кислородом  $O_2$ . Получается оксид азота  $NO$  и радикал кислорода  $O\cdot$ , который, будучи очень активным, вступает во взаимодействие с новой молекулой  $N_2$ , давая  $NO$  и  $N\cdot$ . Кроме того, в некоторых видах топлива присутствует азот, что дает в продуктах горения как  $NO$ , так и диоксид азота  $NO_2$  — бурый газ, под действием света разлагающийся на атомарный кислород  $O\cdot$  и оксид азота  $NO$ .

Атомарный кислород в свою очередь взаимодействует с молекулярным кислородом  $O_2$ , образуя озон  $O_3$ :



Но если, находясь в верхних слоях атмосферы, озон играет положительную роль, так как поглощает жесткое ультрафиолетовое излучение, то, оказавшись у поверхности Земли, он благодаря своей высокой реакционной способности превращается в опасный загрязнитель, характерный элемент так называемого фотохимического смога. Под воздействием света озон легко распадается, давая молекулярный и атомарный кислород, причем последний вступает во взаимодействие с водяными парами, образуя из каждой молекулы воды по два гидроксильных радикала  $OH\cdot$ . Гидроксильный радикал в свою очередь вступает в реакцию с диоксидом азота ( $NO_2$ ), в результате чего образуется азотная кислота ( $HNO_3$ ), входящая наряду с серной кислотой в состав так называемых кислотных дождей (подробнее см. в разделе о круговороте серы).

В районах высокой концентрации промышленности, как, например, в Западной Европе или в Северной Америке, в результате сжигания ископаемого топлива в атмосфере оказывается довольно много соединений азота, которые с осадками (главным образом в виде  $NO_3^-$  и  $NH_4^+$ ) попадают на почву и удобряют ее. А поскольку растительность на суше (так же, как и в океане) нередко испытывает нехватку азота, возникло предположение, что массовое удобрение лесов умеренной зоны азотом может способствовать более интенсивному их росту, а следовательно, и связыванию дополнительного количества атмосферного  $CO_2$ . Интерес исследователей к этому вопросу подогревался надеждой найти «недостающий сток», т.е. те места, где потребляется  $CO_2$ , выбрасываемый в атмосферу из антропогенных источников.

Масштабная проверка этой гипотезы, предпринятая большим коллективом специалистов (Nadelhoffer et al., 1999), которые специально удобряли азотом участки леса в Северной Америке и в Западной Европе, а также пытались, наоборот, перехватить большую часть азота, выпадающего с осадками, показала, однако, что если эффект и имеет место, то он очень слабый: большая часть добавляемого азота связывается в органическом веществе почвы, а не переходит в древесину. Таким образом, «недостающий сток» углерода вряд ли может быть объяснен предлагаемым механизмом.

# Глава 6

## БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ СЕРЫ

По сравнению с водородом, углеродом, кислородом и азотом — элементами, на которые в сумме приходится 99% вещества тел живых организмов, сера занимает гораздо более скромное место. Однако на самом деле она играет очень важную роль, поскольку входит в состав большинства белков, а у многих прокариот, кроме того, участвует в энергетических процессах в качестве донора или акцептора электронов. Для ряда бактерий, осуществляющих аноксигенный фотосинтез, сероводород играет ту же роль, что вода для растений и цианобактерий: в ходе фотолиза (разложения под действием света)  $H_2S$  дает необходимые электроны, а сера выделяется как побочный продукт, аналогичный кислороду при обычном оксигенном фотосинтезе. Некоторые прокариоты накапливают образующуюся серу в значительных количествах. В растениях серы мало, поскольку состоят они в основном из углеводов, но в тканях животных ее существенно больше. Получают животные необходимую им серу из растительной пищи; исключением являются лишь некоторые обитатели больших глубин, живущие за счет симбиоза с окисляющими сульфид бактериями.

**Замкнутый цикл серы, сопряженный с циклом органического углерода, целиком обеспечивается прокариотами.** Очень важную роль он играл в древней биосфере, но в некоторых экосистемах, появившихся уже после того, как стал доступен свободный кислород (выгодный окислитель), определяющее значение цикла серы сохраняется и сейчас. Таковы, например, сообщества гидротермальных систем, развивающиеся на дне океана в местах выхода горячих вод, содержащих восстановленные соединения серы.

Основная масса серы в биосфере, около  $24 \cdot 10^6$  Гт, надолго выведена из круговорота и сосредоточена в литосфере в виде пирита —  $FeS_2$  и сульфата кальция —  $CaSO_4$ . Немало серы, около  $25 \cdot 10^5$  Гт, находится в осадках на дне океана в виде  $CaSO_4$ ,  $FeS_2$  и  $FeS$ , а также непосредственно в морской воде (около  $13 \cdot 10^5$  Гт) в форме сульфатного иона  $SO_4^{2-}$ . Сульфаты образовались в результате окисления восстановленных соединений серы, которых на поверхности Земли было очень много в то время, когда отсутствовал в атмосфере, а соответственно и в океане, свободный кислород. Но даже когда кислород уже вырабатывался цианобактериями, он еще долгое время целиком связывался в окислах железа и серы. Поэтому в принципе сульфаты океана и донных отложений можно рассматривать как косвенный продукт оксигенного фотосинтеза.

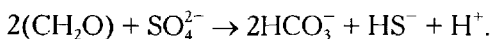
## 6.1. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ТРАНСФОРМАЦИИ СОЕДИНЕНИЙ СЕРЫ И ОТВЕЧАЮЩИЕ ЗА НИХ ГРУППЫ БАКТЕРИЙ

Многие бактерии (в том числе цианобактерии), фотосинтезирующие протисты и все растения потребляют серу в основном в виде сульфата, а в ходе своего метаболизма восстанавливают ее, образуя аминокислоты. Только в этом процессе, называемом **ассимиляторным восстановлением сульфатов**, наряду с прокариотами активно участвуют и эукариоты. Все другие превращения серы в биосфере осуществляются исключительно прокариотами.

Отмирающие ткани растений и животных, а также бактериальные клетки становятся пищей для множества бактерий. Если это происходит в аэробных условиях, то бактерии сразу могут использовать готовые содержащие серу аминокислоты. Однако в анаэробных условиях (а они нередко возникают, к примеру, в придонной зоне водоемов) гнилостные бактерии полностью разлагают все органическое вещество, а сера высвобождается в виде гидросульфид-аниона  $\text{HS}^-$ , который в зависимости от pH среды дает большее или меньшее количество сероводорода —  $\text{H}_2\text{S}$ . Вещество это — высокоагрессивное, являющееся ядом для подавляющего большинства эукариот, но в то же время богатое энергией и поэтому используемое рядом бактерий как донор электронов. Организмы, образующие сульфиды, в соответствии с этой своей ролью называются **сульфидогенами**.

Помимо анаэробного разложения органического вещества, другой возможный путь образования сероводорода в водоемах — восстановление некоторыми бактериями молекулярной серы, которая в свою очередь является продуктом жизнедеятельности бактерий, окисляющих сероводород. По крайней мере, такой процесс известен для соленых лагун Сиваша и залива Каспийского моря — Кара-Богаз-Гол.

Однако основная масса сероводорода в морях и озерах — это результат деятельности так называемых **сульфатредуцирующих**, т.е. восстанавливающих сульфаты, бактерий (Горленко и др., 1977). В качестве акцептора электронов ими используются ионы  $\text{SO}_4^{2-}$ , а соответствующий процесс называют **диссимиляторным восстановлением сульфатов**. Донором же электронов служит свободный водород  $\text{H}_2$  и некоторые органические вещества, например такие, как лактат, этанол, летучие жирные кислоты. Если обобщенно обозначить органическое вещество как  $(\text{CH}_2\text{O})$ , то процесс восстановления сульфатов можно записать уравнением:



Все сульфатредуцирующие бактерии относятся к так называемым вторичным анаэробам, поскольку, судя по ряду особенностей метаболизма, предки их были аэробами, сумевшими приспособиться к жизни в анаэробных условиях.

Используемые ими субстраты — это продукты жизнедеятельности первичных анаэробов — бактерий, осуществляющих в бескислородной среде разложение множества различных органических веществ. Проводимые первичными анаэробами реакции могут протекать только в том случае, если они не тормозятся скопившимися конечными продуктами, т.е. когда рядом есть другие организмы, которые изымают эти продукты из среды. Такими организмами часто оказываются бактерии-сульфидогены. Наряду с бактериями-метаногенами они завершают деструкцию органического вещества в водных экосистемах. Таким образом, **круговорот серы, как и всех других биогенных элементов, оказывается тесно связанным с биогеохимическим циклом углерода.**

Образование сероводорода в результате деятельности сульфатредуцирующих бактерий обычно происходит в тонком поверхностном слое донных осадков или в тех слоях водной толщи, где сохраняются анаэробные условия и имеются в достаточном количестве органическое вещество и ионы сульфата. При наличии кислорода сероводород легко окисляется как чисто химически, так и многими бактериями, использующими восстановленные соединения серы в качестве выгодного донора электронов. Благодаря этим окислительным процессам толщина слоя, «зараженного» сероводородом, обычно бывает незначительной.

Однако из этого правила есть исключения, и самое известное из них — Черное море: в нем около 80% всей водной массы полностью лишены свободного кислорода, но насыщены сероводородом. В этом уникальном водоеме только в верхнем стометровом слое, который освещается и прогревается, а главное — хорошо перемешивается ветром, содержится кислород, кипит жизнь, развивается фитопланктон и многочисленные зависящие от него животные. Глубже начинается «мертвая» сероводородная зона, охватывающая всю толщу вод вплоть до максимальных глубин, превышающих во многих местах 2000 м.

Биологические особенности Черного моря в значительной степени определяются его гидрологическим режимом. В его глубинную часть через пролив Босфор поступают очень соленые (и потому характеризующиеся высокой плотностью) воды Мраморного моря, а в поверхностную — пресные (с малой плотностью) воды речного стока. Соленость верхних слоев водной толщи невысока (17.5–18.3‰, что в два раза ниже океанической), но на глубине 150–200 м от поверхности она достигает 21.0–21.5‰ и остается почти неизменной вплоть до самого дна. Резкому увеличению солености на глубине 150–200 м соответствует скачок плотности, играющий немаловажную роль в функционировании всей экосистемы. Во-первых, он служит границей, разделяющей водную толщу на сравнительно тонкий поверхностный слой (перемешиваемый, содержащий свободный кислород) и лежащую ниже огромную водную массу (слабо перемешиваемую, лишенную кислорода, но содержащую сероводород). Во-вторых, здесь задерживается опускающееся из верхних слоев взвешенное органическое вещество — тела отмерших планктонных



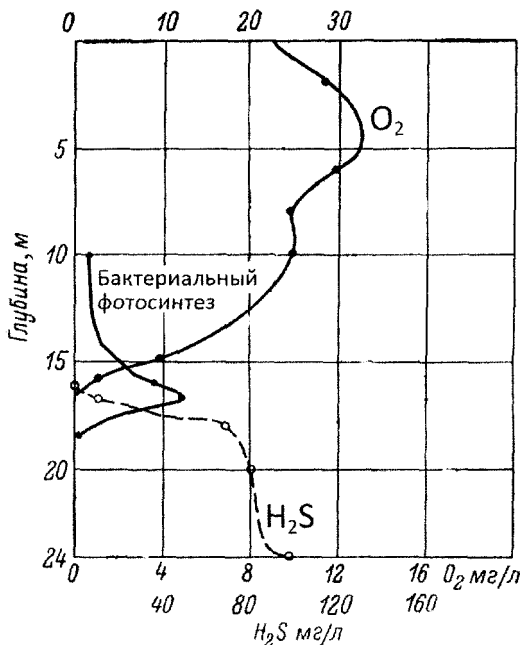
организмов, комочки фекалий ракообразных, частицы детрита. Разложение всего этого вещества осуществляют разные группы бактерий, но на последних этапах решающая роль принадлежит сульфатредуцирующим бактериям, образующим сероводород ( $H_2S$ ) и диоксид углерода ( $CO_2$ ). Суть этого процесса уже в 1898 г. была выявлена двумя российскими исследователями — химиком Н. Д. Зелинским и врачом Е. М. Брусиловским. Тогда же они обнаружили и описали бактерий, осуществляющих реакцию восстановления сульфатов: по новой номенклатуре это виды рода *Desulfovibrio*. Слой скачка плотности — не единственное место, откуда пополняются запасы сероводорода в Черном море. В еще больших количествах он образуется в поверхностном (толщиной 1–2 см) слое донных отложений. Там также скапливается органическое вещество, сохраняются анаэробные условия и, как и везде в море, имеется достаточное количество сульфат-иона.

Благоприятные условия для образования сероводорода складываются и в некоторых озерах, прежде всего **меромиктических**, т.е. «перемешивающихся частично». В отличие от обычных **голомиктических** озер, вся толща которых полностью перемешивается по крайней мере раз в год (в умеренной зоне дважды — весной и осенью), в меромиктических озерах перемешиваются только поверхностные слои, а глубже сохраняется водная масса, никогда не поднимающаяся к поверхности.

Пример подобного водоема, хорошо изученный микробиологами, — карстовое озеро Беловодь во Владимирской области. Это небольшое по площади (около 2 га), но довольно глубокое озеро (максимальная глубина 23 м) сформировалось, по-видимому, в результате растворения гипсоносных пород. В его глубинную часть поступают сильно минерализованные, богатые сульфатами подземные воды, а в поверхностную — почти не содержащие солей дождевые стоки. Летом в озере устанавливается четкая температурная стратификация, а весной и осенью толща озера перемешивается, но только до глубины 15 м. Ниже лежат воды, характеризующиеся высокой плотностью, лишенные кислорода, но обогащенные сероводородом, образующимся за счет деятельности сульфатредуцирующих бактерий (рис. 14).

**Сера, сероводород и другие содержащие серу восстановленные соединения могут служить удобными донорами электронов.** В среде, содержащей кислород, за счет энергии, высвобождаемой при окислении этих веществ, могут существовать хемолитотрофные микроорганизмы. К ним относятся, в частности, **тионовые** бактерии, окисляющие сероводород, серу и тиосульфат. Однако если в каких-то местах анаэробные условия сочетаются с хорошей освещенностью, то энергетически гораздо выгоднее использовать энергию света, т.е. быть фотолитотрофами, хотя сероводород при этом сохраняет свое значение как донор электронов. Фотосинтезирующими являются, в частности, **пурпурные серные** бактерии, описанные еще С. Н. Виноградским, а также **зеленые серные** бактерии. В водоемах они концентрируются обычно в очень узком диапазоне глубин — около верхней границы сероводо-

Бактериальный фотосинтез, С мкг/л/сутки



**Рис. 14.** Вертикальное распределение кислорода, сероводорода и бактериального фотосинтеза в воде оз. Беловодь Владимирской обл. в июле 1958 г. (Горленко и др., 1977, с. 178)

родной зоны, куда еще доходит свет (как правило, сильно ослабленный), где есть сероводород, но отсутствует кислород. Тионовые же бактерии держатся там, где сероводородная зона соприкасается с кислородной. Свет им не нужен, поэтому они могут обитать и на больших глубинах.

В Черном море тионовые бактерии достигают максимальной численности у границы раздела сероводородной и кислородной зон, где, окисляя сероводород, противостоят тем самым его образованию в результате редукции сульфатов (Сорокин, 1982). Процессы эти более или менее сбалансированы, но в последнее время исследователи отмечают, что верхняя граница сероводородной зоны стала располагаться ближе к поверхности. Скорее всего — это результат поступления дополнительного количества органического вещества, которое не успевает подвергаться полной деструкции в поверхностном перемешиваемом слое и опускается в зону скачка плотности. Увеличение же количества органического вещества вызвано интенсивной хозяйственной деятельностью человека в бассейнах впадающих в море рек. Определяющим оказывается применение минеральных удобрений (часть их всегда попадает в море и стимулирует дополнительное развитие фитопланктона), а также прямое загрязнение сточными водами. Надо сказать, что в очень многих водоемах, не только соленых,

но и пресных, при увеличении поступления в водоем органического вещества (как растворенного, так и взвешенного) наблюдается появление сероводорода в поверхностных слоях донных отложений.

## 6.2. СЕРА В ГИДРОТЕРМАЛЬНЫХ БИОТОПАХ

Сероводород и другие восстановленные соединения серы образуются в современной биосфере прежде всего бактериями, однако некоторая часть этих веществ имеет абиогенное происхождение. В окружающую среду они поступают из глубин земной коры при извержениях вулканов, а также с горячими водами, пробивающимися сквозь толщу донных осадков на дне океанов. В тех местах, где эти изливающиеся из трещин воды контактируют с океанической водой, складываются в высшей степени благоприятные условия для развития хемолитоавтотрофных (хемосинтезирующих) бактерий. Ведь здесь имеется буквально из-под земли (точнее — из дна) бьющий источник восстановленных, т.е. богатых энергией, неорганических веществ ( $H_2$ ,  $H_2S$ ,  $FeS$ ,  $S_2O_3^{2-}$ ,  $SO_2$ ,  $CH_4$  и др.), а вокруг есть кислород и  $CO_2$ . Продукция (т.е. количество образуемого за единицу времени органического вещества) хемолитоавтотрофных бактерий столь велика, что за ее счет могут жить не только другие бактерии, но и животные — моллюски, ракообразные, полихеты, вестиментиферы и другие. Эти животные порой достигают весьма крупных размеров в сравнении с теми, что свойственны обитателям больших глубин, а суммарная их биомасса в локальных сообществах может превышать 50 кг на  $1 м^2$ .

Обнаружение глубоководных экосистем, почти полностью основанных на хемолитоавтотрофии (хемосинтезе), безусловно, одно из крупнейших научных открытий последней четверти XX в.<sup>23</sup> Предшествовало ему признание концепции глобальной тектоники, согласно которой поверхность земной коры состоит из огромных литосферных плит, «плавающих» на астеносфере. Там, где плиты расходятся (зона спрединга), мантия устремляется вверх и, застывая, наращивает расходящиеся плиты. Здесь формируются настоящие хребты, к примеру Срединно-Атлантический хребет, тянущийся с севера на юг вдоль всего Атлантического океана. Там же, где плиты сталкиваются, одна поддвигается под другую (зона субдукции) и образуются глубокие впадины — желоба.

Специалисты, изучающие тепловой режим глубинной части океана, уже в конце 1950-х гг. стали понимать, что в районах спрединга происходит гораздо более интенсивный, чем в других местах, теплообмен между толщей океана и дном. Ожидалось, что здесь должны быть горячие ключи и наблюдаться температурные аномалии. Было очевидно, однако, и то, что поступающие горячие воды сейчас же смешиваются с огромной массой окружающей холодной воды и быстро остывают. Поэтому ожидаемое повышение температуры придонных вод должно было быть сугубо локальным. Ясно было, что найти его очень нелегко, но поиски температурных аномалий продолжались и в конце концов увенчались успехом.

<sup>23</sup> В описании истории открытия гидротерм автор опирается на прекрасно написанный обстоятельный очерк Л. И. Москалева (2002).

В мае 1976 г. в районе Галапагосских островов, а точнее, Галапагосского срединного центра, на глубине 2500 м американские исследователи с помощью буксируемого на тросе аппарата обнаружили над дном струи теплой воды. Аппарат был снабжен фотокамерой, и с ее помощью удалось заснять участки дна. На снимках были отчетливо видны пустые раковины двустворчатых моллюсков, достигавших в длину 15–18 см. Последнее обстоятельство всех удивило, поскольку всегда считалось, что размеры глубоководных моллюсков не превышают 3 см. На следующий год экспедиционные работы в том же районе были продолжены, причем с помощью автономного глубоководного обитаемого аппарата «Алвин». При первом же погружении «Алвина», 17 февраля 1977 г., после того как аппарат коснулся дна, исследователи увидели в иллюминаторы множество двустворчатых моллюсков, креветок и целый ряд других, порой загадочно выглядящих животных, таксономическую принадлежность которых установить не удалось, тем более что биологи в составе экипажа не было. Пробы забортной воды, поднятые на поверхность, оказались насыщены сероводородом. Еще через два года с того же «Алвина» были обнаружены удивительные геологические структуры, названные «черными курильщиками» и представляющие из себя вертикальные трубы (состоящие, как выяснилось, из сульфидов и ангидрита) высотой несколько метров, из которых валил черный «дым» — струи воды, окрашенной содержащимися в ней в большом количестве сульфидами (в первую очередь FeS). Гидротермальные биотопы стали объектом чрезвычайно интенсивных исследований, в которые свою лепту внесли и российские ученые. Успех всех этих работ в значительной мере определялся наличием глубоководных обитаемых аппаратов, позволяющих вплотную подойти к местам выхода горячих вод и в свете прожектора точно отобрать пробы с помощью специального манипулятора. Кроме того, для поиска гидротермальных систем нужны были хорошие геологические карты с точным указанием границ литосферных плит.

Гидротермальные системы — это, по сути, локальные круговороты океанической воды, которая просачивается внутрь коры, перемещается по имеющимся в ней пустотам, а испытыв значительный нагрев, расширяется и возвращается обратно в водную толщу. Возникают эти круговороты не в любом месте Мирового океана, а в промежутках между литосферными плитами, в зонах срединга. Поскольку в коре есть трещины, холодная (имеющая температуру 2–4°C) океаническая вода проникает по ним достаточно глубоко. Горизонтальное перемещение воды внутри коры вызвано неравномерностью нагрева снизу. В некоторых местах раскаленная магма (температура ее — около 1500°C) подходит особо близко к поверхности (на расстояние около 2 км), образуя так называемые магматические камеры. Находящаяся над такой камерой вода сильно нагревается — иногда до 400–450°C и, расширяясь, начинает прокладывать путь наверх и в конце концов изливается в толщу океана, а на ее место «подсасывается» вода с периферии, с мест, удаленных от магматической камеры. Согласно современным представлениям, объем воды, равный всему Мировому океану, проходит через гидротермальные системы за 3–8 млн лет — срок совсем небольшой в геологическом масштабе времени.

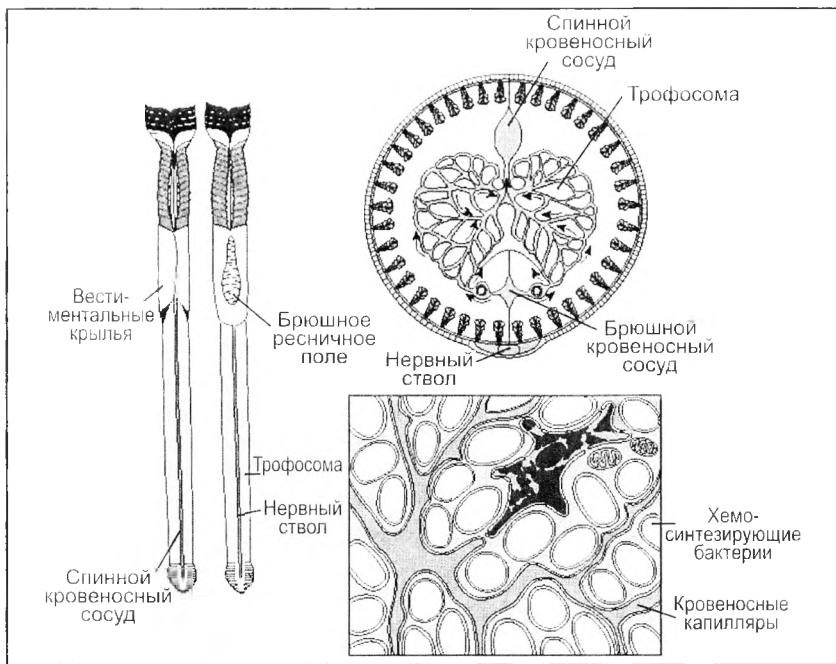
Поскольку гидротермальный раствор долго находится в тесном контакте с горячими базальтовыми породами, его химический состав к моменту выхода наружу сильно отличается от такового океанической воды. Прежде всего для него характерно очень высокое содержание свободного водорода, сероводорода и тяжелых металлов (меди, железа, цинка, марганца, никеля, кобальта и др.). Температура изливается в океан воды всегда выше окружающей среды. В случае так называемых **холодных высачиваний** (для которых характерно высокое содержание метана, а не сероводорода) превышение это может составлять всего несколько градусов. В случае **горячих источников**, связанных обычно с поступлением вод, богатых восстановленными формами серы, разница температур составляет десятки и даже сотни градусов («закипеть» эта вода не может из-за очень высокого давления, которое существует на больших глубинах).

Бактерии, окисляющие сероводород и другие сульфиды, развиваясь в районе гидротермального изливания, образуют пленки (маты) на поверхности дна, а также держатся в верхнем слое донных осадков или непосредственно в толще воды, около выходящей струи. Использовать эту массу бактерий в качестве пищи животным не так просто. Известно, что некоторые ракообразные могут «пасть» на бактериальной пленке, но, безусловно, самый эффективный способ — это содержать бактерий непосредственно в клетках своего тела в качестве постоянных **симбионтов**. Такой симбиоз характерен, в частности, для некоторых моллюсков и вестиментифер.

Двустворчатые моллюски *Calyptogena magnifica* держатся на дне около трещин, из которых высачивается гидротермальный раствор невысокой температуры — 10–20°C. Нога моллюска, проникающая в расщелину, непосредственно соприкасается с жидкостью, богатой сульфидами. Сероводород и диоксид углерода из высачивающегося раствора проникают через покровы ноги во внутренние ткани, диффундируют в кровь и доставляются ею в жабры. Именно в эпителии жабр располагаются специальные крупные клетки — бактериоциты, содержащие внутри многочисленные вакуоли, в которых и обитают окисляющие сероводород бактерии. Необходимый для них кислород (а частично, видимо, и CO<sub>2</sub>) поступает с током океанической воды, проникающей в мантийную полость через выставляемые наружу сифоны, т.е. обычным для всех двустворчатых моллюсков способом. Детали того, каким образом синтезированное бактериями органическое вещество усваивается моллюсками, пока известны плохо.

Крайнюю степень специализации к питанию за счет окисляющих сероводород бактерий демонстрируют вестиментиферы — крупные (достигающие в длину иногда более 1 м) червеобразные животные, живущие в трубках и относимые к самостоятельному типу (Малахов, Галкин, 1998).<sup>24</sup> Вестиментифе-

<sup>24</sup> В современной литературе на основании молекулярных данных принята точка зрения, что вестиментиферы представляют собой группу в составе многощетинковых червей (полихет). См., например, *Рильская-Корсакова, Малахов, Галкин, 2011*. Строение цунальдевого отдела вестиментиферы *Riftia pachytila* (Polychaeta, Vestimentifera) // Зоол. журн. Т. 90. № 3. С. 259–271 (прим. ред.).



**Рис. 15.** Строение вестиментифер. Хорошо видно, что значительная часть полости их тела занята специальным органом — трофосомой, в клетках которой живут окисляющие сероводород бактерии (Малахов, 1997, с. 21)

ры полностью лишены кишечника, а значительная часть полости их тела занята специальным органом — трофосомой, в клетках которой живут окисляющие сероводород бактерии (рис. 15). Трофосома пронизана сетью кровеносных сосудов, по которым с кровью доставляются необходимые для деятельности бактерий вещества —  $H_2S$ ,  $O_2$ ,  $CO_2$ . Газообмен происходит в щупальцах — ярко-красных придатках, увенчивающих животных и исполняющих роль жабр. Красный цвет объясняется высоким содержанием гемоглобина, растворенного непосредственно в крови. Хотя обычно сероводород для животных является ядом, блокирующим способность гемоглобина переносить кислород, у вестиментифер этого не происходит. Необычайно крупные молекулы свойственного им особого гемоглобина имеют отдельные места для связывания сероводорода и кислорода, и поэтому оба вещества одновременно могут переноситься током крови от жабр к трофосоме.

Вопрос о том, способны ли хемолитоавтотрофные (хемосинтезирующие) бактерии обеспечить полностью все энергетические запросы сообществ организмов, развивающихся в местах выхода горячих вод или холодных высачиваний метана, остается открытым. По-видимому, только для действительно глубоководных сообществ, приуроченных к активно работающим горячим

источникам, можно говорить об их полной или почти полной автономии. Те же сообщества, которые развиваются в гидротермальных биотопах на относительно небольших глубинах (а в местах вулканической активности это не редкость) или там, где высачивается метан, зависят не только от деятельности хемолитоавтотрофов, но и от того органического вещества, которое было создано в верхних слоях водной толщи в результате фотосинтеза Фитопланктона.

После открытия гидротермальных систем и связанных с ними сообществ появился соблазн рассматривать их как аналоги очень древних экосистем, существовавших на Земле до того, как основными продуцентами стали фотосинтетика. Однако такое сопоставление вряд ли оправданно. Ведь вся деятельность хемолитоавтотрофных бактерий, являющихся первичными продуцентами в гидротермальных экосистемах, базируется на окислении восстановленных соединений кислородом, но кислород отсутствовал в древнем океане. Его накопление в результате деятельности фотосинтезирующих организмов (цианобактерий) началось только 2.4 млрд лет назад.

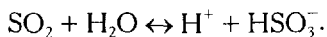
### 6.3. СОЕДИНЕНИЯ СЕРЫ В АТМОСФЕРЕ

Сера образует довольно много летучих соединений, всегда присутствующих в атмосфере. Хотя концентрация их незначительна — около  $10^{-4}$  ppm, т.е. на четыре порядка ниже, чем метана, или на шесть порядков ниже, чем диоксида углерода, они могут оказывать значимое влияние на климат, а локально и на химический состав выпадающих осадков. Наиболее распространенные вещества — это **диоксид серы** (сернистый газ)  $\text{SO}_2$ , выделяющийся при извержении вулканов и при сжигании ископаемого топлива, **сероводород**  $\text{H}_2\text{S}$ , часто образующийся при гниении органических остатков в анаэробных условиях, **сульфат-ион**  $\text{SO}_4^{2-}$ , попадающий в воздух из морской воды при высыхании капель, а также **диметилсульфид**  $(\text{CH}_3)_2\text{S}$ , продуцируемый морским фитопланктоном.

За счет вулканической активности в атмосферу каждый год поступает около  $10^6$  т серы (Андруз и др., 1999), но иногда случаются извержения, при которых за один день может быть выброшено количество серы, превышающее годовую норму. Так, к примеру, 15 июня 1991 г. при извержении вулкана Пинатубо (Филиппины) в атмосферу попало сразу не менее  $17 \cdot 10^6$  т сернистого газа, а последствия этого мощного выброса ощущались еще несколько лет. **За последнее столетие важнейшим источником  $\text{SO}_2$  стало сжигание низкокачественного угля и рудное производство.** В некоторых типах угля содержание серы (например, в форме пирита  $\text{FeS}_2$ ) может достигать 6%. Ежегодное поступление в атмосферу серы за счет сжигания ископаемого топлива почти в 10 раз превышает то, что выделяется природным путем.

Диоксид серы хорошо растворяется в воде, а поскольку частицы дыма

сами по себе служат ядрами конденсации водяного пара, то в мелких образовавшихся капельках воды устанавливается равновесие:



В присутствии катализаторов (а ими служат железо и марганец, также присутствующие в ископаемом топливе) растворенный в воде  $\text{SO}_2$  легко превращается в ион  $\text{SO}_4^{2-}$ , а при взаимодействии с парами воды образует сильную серную кислоту —  $\text{H}_2\text{SO}_4$ . Образовавшиеся капельки серной кислоты быстро поглощают влагу из окружающего воздуха и становятся крупнее. Печально знаменитый «смог», нередко нависавший над Лондоном на рубеже XIX и XX вв., в значительной степени состоял из мелких капелек серной кислоты.

Кислые дожди со средним значением рН менее 5 и нередко доходящим до 4 стали в последние десятилетия обычным явлением в северных районах Европы (в Германии, Скандинавских странах, Финляндии, Польше, странах Балтии), а также в восточных районах США, т.е. там, где сосредоточено большое количество промышленных предприятий, или, точнее, там, куда заносятся господствующими ветрами их выбросы. Кислыми эти осадки делает смесь двух кислот — азотной и серной.

В местах регулярного выпадения кислых дождей наблюдается резкое снижение рН воды в озерах, что нередко приводит к исчезновению в них рыб и последующим серьезным изменениям в зоопланктоне и фитопланктоне. Очень чувствительны к действию кислых дождей хвойные леса. Дело в том, что кислоты, находящиеся в каплях воды или тумана, оседающего на иглах хвойных, приводят к вымыванию из них минеральных веществ, в частности магния, кальция и калия. К тому же нарушается процесс «закаливания» хвойных, проявляющийся в удалении из игл лишней воды до наступления холодов. Сигналом к оттоку воды служит осеннее прекращение поступления снизу азотсодержащих веществ, но с кислыми дождями соединения азота попадают на иглы непосредственно из атмосферы, и сигнал от корней, соответственно, становится незаметным. Оставшаяся в иглах вода замерзает, а образующиеся кристаллы льда повреждают их внутреннюю ткань. Кроме того, кислые дожди способствуют вымыванию из почвы питательных веществ и губительно сказываются на образующих микоризу грибах.

Поступление серы в атмосферу происходит не только за счет вулканических извержений или сжигания ископаемого топлива, но и за счет нормальной жизнедеятельности морского фитопланктона. Дело в том, что многие морские планктонные водоросли синтезируют диметилсульфониопропионат — вещество, необходимое для поддержания в клетках определенного осмотического давления. В результате клеточного метаболизма из диметилсульфониопропионата образуется диметилсульфид  $(\text{CH}_3)_2\text{S}$  — летучее соединение, плохо растворимое в воде и поэтому быстро оказывающееся в воздухе. Чем больше в каких-то местах океана фитопланктона и чем выше его



продукция, тем интенсивнее поступает в атмосферу диметилсульфид.<sup>25</sup> Однако в атмосфере вещество это в свободном состоянии существует недолго (в среднем — около суток), поскольку окисляется свободными радикалами  $\text{OH}$  и  $\text{NO}_3$ . В результате образуется несколько веществ, в том числе диоксид серы  $\text{SO}_2$  и метансульфоная кислота  $\text{CH}_3\text{SO}_3\text{H}$ . Молекулы диоксида серы, взаимодействуя с парами воды, дают сульфат-ион  $\text{SO}_4^{2-}$ , а затем и серную кислоту, совершенно так же, как это происходит с сернистым газом, попадающим в атмосферу при сжигании ископаемого топлива.

Отличить  $\text{SO}_2$ , поступающий за счет окисления диметилсульфида, от того, который выбрасывается промышленными предприятиями, можно только по тому, что в первом случае в воздухе всегда присутствует и метансульфоная кислота, имеющая биогенное происхождение.

Диоксид серы, а главное — образующийся из него сульфат-ион в атмосфере над океаном играет еще одну очень важную роль, практически незаметную над континентами. Дело в том, что ионы сульфата служат ядрами, вокруг которых формируются мельчайшие взвешенные в воздухе аэрозольные частицы, в свою очередь играющие роль так называемых ядер конденсации облаков. В воздухе над сушей всегда присутствует в большом количестве пыль, частицы почвы, которые и служат ядрами конденсации облаков. А над океанами, особенно в Южном полушарии, где мало суши (или же она покрыта вечным льдом), пылевых частиц почти нет, и в конденсации влаги основная роль принадлежит ионам сульфата (Watson, Liss, 1998). Соответственно, существует прямая связь между производством диметилсульфида фитопланктоном и облачностью.

---

<sup>25</sup> Надо сказать, что далеко не все водоросли используют для осморегуляции диметилсульфониопропионат. К примеру, у диатомовых эту функцию выполняет, видимо, азотсодержащее вещество глицинбетаин, но азот во многих районах океана дефицитный элемент, а сера всегда присутствует в избытке.

# Глава 7

## БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ ФОСФОРА

Фосфор абсолютно необходим всем организмам, поскольку входит в состав нуклеиновых кислот, некоторых липидов, а также ряда веществ, служащих аккумуляторами и передатчиками энергии, таких как АТФ, АДФ и НАДФ. Фотосинтез, дыхание, брожение, синтез белка — все эти процессы происходят при участии фосфорсодержащих веществ. Для позвоночных животных фосфор важен также как компонент костной ткани. Относительное содержание его в организмах невелико. По числу атомов фосфора нужно в 15 раз меньше, чем азота, и в 100 раз меньше, чем углерода. Однако на огромных просторах океана, а также в озерах и водохранилищах нехватка именно этого биогенного элемента часто оказывается основным фактором, ограничивающим развитие фитопланктона, а следовательно, и всех последующих звеньев трофической цепи. В наземных экосистемах первичная продукция лимитирована фосфором реже, однако получать устойчивые высокие урожаи сельскохозяйственных культур без регулярного применения фосфорных удобрений невозможно.

### 7.1. ОСНОВНЫЕ ПУТИ МИГРАЦИИ ФОСФОРА

Среди набора обязательных для всех организмов элементов (обозначенного нами ранее аббревиатурой CHNOPS) фосфор — единственный не образующий летучих соединений.<sup>26</sup> По воздуху он может переноситься только с пылью или в виде солей, образовавшихся при высыхании морских брызг. **Основные перемещения фосфора по поверхности Земли происходят вместе с водой.** Это так называемый осадочный цикл, в ходе которого фосфор, находящийся в горных породах, при химическом их выветривании под действием слабых кислот переводится в растворимые формы и сносится речными водами в океан, где постепенно накапливается в донных отложениях. Возврат на сушу происходит только при подъеме дна в результате тектонических процессов, а также при снижении уровня океана во время оледенений. **Организмы встраиваются в это движение фосфора по поверхности планеты,** приспособливаются к экономному использованию этого дефицитного элемента, иногда образуют небольшие локальные петли повторной его утилизации (рециклинга), **но не определяют течение всего цикла в глобальных масштабах.**

<sup>26</sup> См. примечание 4 на с. 16 (прим. ред.).

В некоторых местах возврат фосфора из моря на сушу происходит за счет деятельности организмов. Речь идет о птичьих базарах — колониях птиц, гнездящихся на берегу (преимущественно на островах, где нет наземных хищников), но добывающих себе пищу (главным образом мелкую рыбу) в море. Залежи гуано (помета этих птиц) — ценнейшее удобрение, содержащее азот и фосфор в форме, пригодной для использования растениями. Однако в целом, в масштабах всей биосферы, вклад подобной биогенной составляющей в перемещение фосфора крайне мал.

В отложениях на дне океана содержатся основные запасы фосфора — в сумме порядка  $4 \cdot 10^6$  Гт. В водной толще фосфора сравнительно немного — около 90 Гт, причем почти весь он сосредоточен в глубинных водах. В поверхностных слоях этот элемент, находящийся в реактивной (доступной для использования планктоном) форме, сразу же потребляется фитопланктоном и передается дальше по цепям питания. Возврат его во внешнюю среду происходит при отмирании организмов, а также с продуктами выделения планктонных ракообразных и других животных в ходе их обычного метаболизма. На суше довольно много фосфора находится в почвах — в сумме около 200 Гт. Запасы фосфора в апатите,  $3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{Ca}(\text{F}, \text{Cl})_2$ , и других горных породах, которые в настоящее время рентабельно использовать в качестве источника минеральных удобрений, сравнительно невелики — около 10 Гт. К этим запасам, безусловно, следует относиться очень бережно, так как в масштабах времени существования человеческой цивилизации они фактически являются невозобновляемыми ресурсами.

При выветривании фосфорсодержащих пород высвобождаются ионы фосфата  $\text{HPO}_4^{2-}$ , которые в кислой среде связываются с железом или алюминием, а в щелочной — с кальцием. Соответственно, в почве фосфор наиболее доступен для использования растениями при значениях pH около 6–7. Попадая в пресные воды, ионы фосфата интенсивно поглощаются фитопланктоном, но, кроме того, существует и чисто химический механизм связывания фосфора с железом. В море этот механизм менее эффективен, поскольку там железо взаимодействует прежде всего с имеющимися в большом количестве ионами сульфата. При выпадении над континентами кислых дождей в озера попадает серная кислота, что также ведет к высвобождению дополнительного количества фосфора и повышению первичной продукции водоемов.

## 7.2. ФОСФОР В ОЗЕРАХ

Для подавляющего большинства пресноводных экосистем фосфор является основным фактором, лимитирующим первичную продукцию. Сама зависимость уровня развития фитопланктона от поступления в водоем фосфора (так называемой фосфорной нагрузки) стала очевидна не только для экологов, но и для широкой публики в 60–70-х гг. XX в., когда в развитых странах

Европы и Северной Америки стали в большом количестве применять минеральные удобрения и фосфорсодержащие моющие средства — детергенты. Именно тогда широко распространилось явление **антропогенного эвтрофирования** — превращения озер **олиготрофных** (буквально — «малопитательных», характеризующихся низкой первичной продукцией и поэтому чистой прозрачной водой) и **мезотрофных** (со средней величиной первичной продукции) в **эвтрофные** («высокопитательные») и даже **«гиперэвтрофные»** (получающие ненормально большое количество элементов минерального питания для водорослей и цианобактерий).

Для эвтрофных водоемов характерно явление необычайно бурного развития фитопланктона, называемое в обиходе **«цветением воды»**. Вода при этом становится зеленого цвета (иногда — с бурым или синеватым оттенком) и малопрозрачной. Многие дающие «цветение» водоросли и цианобактерии образуют крупные колонии и тем самым становятся крайне неудобными для поедания их ракообразными-фильтраторами. Кроме того, некоторые цианобактерии ядовиты для планктонных животных. В результате потребление фитопланктона зоопланктоном существенно снижается. Даже в тех случаях, когда в фитопланктоне доминируют мелкие съедобные водоросли, рост их численности и биомассы может быть столь быстрым, что планктонные животные не могут его сдерживать. Не потребленная планктонными животными масса фитопланктона начинает отмирать и опускается на дно, давая пищу огромному количеству гетеротрофных бактерий, которые, перерабатывая это вещество, нередко поглощают практически весь кислород в придонной зоне. В возникших анаэробных условиях деструкция органического вещества протекает значительно медленнее, а на дне начинают интенсивно накапливаться иловые отложения. Усилению процесса эвтрофирования способствует и то, что в отсутствие кислорода из соединений фосфора, находящихся в донных отложениях, начинают высвобождаться ионы фосфата (вследствие замещения фосфора железом) и, соответственно, фитопланктон получает дополнительную подпитку.

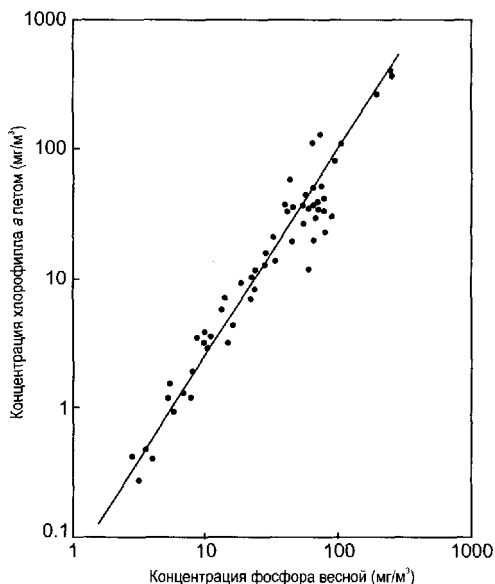
Эвтрофные, а тем более гиперэвтрофные водоемы нельзя использовать для водоснабжения. В них исчезают многие ценные промысловые виды рыб (например, лососевые), поскольку они обычно чувствительны к снижению концентрации кислорода, а недостаток его в эвтрофных водоемах наблюдается очень часто, причем не только в придонных слоях водной толщи, но иногда и близко к поверхности (например, ночью, когда фотосинтез не идет, а дыхание фитопланктона продолжается и на него расходуется очень много кислорода). Кроме того, эвтрофные озера непривлекательны для купальщиков и просто для отдыхающих на берегу.

Борьба с эвтрофированием, ставшая особенно актуальной в 70-х гг. XX в., оказалась необычайно трудной и дорогостоящей. Ведь фосфат сам по себе не

считается загрязнителем. Более того, он абсолютно необходимый компонент минеральных удобрений, которые повсюду применяются на полях и поэтому в большем или меньшем количестве всегда попадают в ручьи и реки, а из них в озера и водохранилища. Однако установить связь между поступлением в водоем фосфора извне и количеством развивающегося фитопланктона не так просто. Дело в том, что этот крайне дефицитный элемент сейчас же потребляется водорослями и бактериями, а в воде концентрация его в реактивной форме оказывается очень низкой, нередко на пределе возможностей аналитических методов.

Поэтому для озер средней полосы летом, в период бурного развития фитопланктона, значимой корреляции между его количеством и содержанием растворенного фосфора (везде очень низким) может и не выявиться. Но если для большой группы озер концентрацию фосфора в воде измерить весной, сразу после того, как сойдет снег, и пока еще не началось массовое развитие водорослей, а биомассу фитопланктона — летом, когда она близка к максимальной, то, скорее всего, между этими величинами будет обнаружена четкая положительная корреляция. Такие измерения не раз проводились (рис. 16). Смысл зависимости понятен: количество развивающегося фитопланктона пропорционально тому количеству фосфора, которое поступило в водоем с территории водосбора.

Поскольку фосфор, по-видимому, всегда был очень дефицитным элементом, у бактерий и водорослей уже на ранних этапах эволюции должна была сформироваться способность к потреблению его при крайне низком содержании в среде. Согласно, например, недавнему обследованию 56 озер умеренных широт Северной Америки показано (Hudson et al., 2000), что концентрация фосфата в них колебалась от 30 до 900 пикомолей ( $10^{-12}$  моль/л), со средним значением 174 пикомоля. Это на два и даже на три порядка меньше, чем предполагалось ранее, при использовании менее совершенной



**Рис. 16.** Зависимость средней концентрации фитопланктона летом (оцененной по содержанию хлорофилла *a*) от концентрации общего фосфора весной в озерах Северной Америки и Японии (по Dillon, Rigler, 1974, p. 768)

методики оценки. При потреблении элементов в столь низких концентрациях в более выигрышном положении оказываются самые мелкие формы, так как у них выше отношение поверхности к объему.

**Рециклинг фосфора в планктонном сообществе.** Зоопланктон получает необходимый ему фосфор из пищи — планктонных водорослей, цианобактерий, частиц детрита (и поселившихся на них гетеротрофных бактерий). В процессе своей жизнедеятельности планктонные животные выделяют фосфор во внешнюю среду, причем по крайней мере половина его поступает в форме, доступной для немедленного использования фитопланктоном. Кроме того, фосфор возвращается в круговорот при разложении отмирающих клеток водорослей и бактерий. Практически всегда сохраняющаяся острая потребность фитопланктона в минеральном фосфоре приводит к тому, что как только он поступает в среду, то сразу же снова потребляется цианобактериями и водорослями. Расчетное время рециклинга фосфора в планктонном сообществе составляет от нескольких минут (при низкой концентрации его в среде) до получаса и даже часа (при более высокой концентрации).

Отсюда очевидно, что для правильной оценки роли фосфора в ограничении продукции фитопланктона **важно знать не только содержание этого элемента в среде, но и скорость его обращения.** В принципе это справедливо по отношению к любому химическому элементу, потребляемому живыми организмами, но в случае фосфора в водной среде проявляется особенно наглядно. Когда летом в озере устанавливается температурная стратификация (а это значит, что водная толща не перемешивается и приток биогенных элементов из придонных слоев невозможен), то практически вся первичная продукция в верхних слоях поддерживается почти исключительно за счет фосфора, поступающего с продуктами экскреции зоопланктона. При этом чем интенсивнее питаются планктонные животные, тем интенсивнее происходит выделение ими фосфора. Скорость экскреции меняется в зависимости от температуры, а также от массы тела планктонных животных, примерно так же, как скорость дыхания. В расчете на единицу массы у более мелких форм она существенно выше, чем у крупных.

### 7.3. ФОСФОР В ОКЕАНИЧЕСКОЙ ЭКОСИСТЕМЕ. СООТНОШЕНИЕ ФОСФОРА И АЗОТА

В океан фосфор попадает со стоком рек как в растворенном состоянии, так и во взвешенном. Благодаря высокому содержанию  $\text{CO}_2$  и гуминовых кислот речные воды имеют слабокислую реакцию, что способствует образованию в них комплексных соединений фосфора с железом. Однако когда эти воды смешиваются с океаническими (обычно характеризующимися слабощелочной реакцией), то часть связанного фосфора высвобождается и становится до-

ступной фитопланктону, способствуя тем самым поддержанию высокой первичной продукции эстуарных экосистем.

В верхних слоях водной толщи растворенный минеральный фосфор (главным образом в виде ионов  $\text{PO}_4^{3-}$ ) сразу же потребляется цианобактериями и водорослями. Океанологи давно ведут спор о том, какой элемент минерального питания, азот или фосфор, чаще всего лимитирует развитие морского фитопланктона. Дело в том, что результаты огромного числа измерений содержания азота и фосфора (в форме, пригодной для использования фитопланктоном) по всей акватории Мирового океана показывают (Tutrell, 1999), что между ними существует очень четкая положительная корреляция (рис. 17). Нет таких мест в океане, где было бы много азота, но мало фосфора, и, наоборот, таких, где было бы мало азота, но много фосфора.

Столь тесная связь между концентрациями в среде этих двух важнейших биогенных элементов есть результат жизнедеятельности организмов, потребляющих и выделяющих азот и фосфор в строго определенных соотношениях. Надо также учитывать и то, что элементы эти попадают в океан разными путями: азот — с речным стоком, а также за счет азотфиксации из атмосферы; фосфор — только с речным стоком. Соответственно, в случае нехватки в поверхностных водах океана азота она может быть восполнена деятельно-

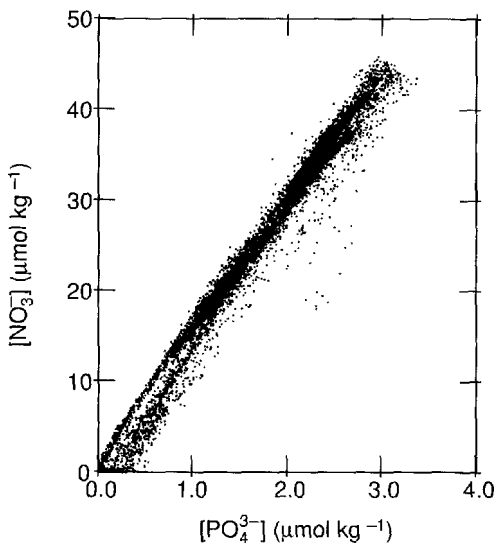


Рис. 17. Связь между концентрацией азота и фосфора в поверхностных водах Мирового океана (по Tutrell, 1999, с. 525).

стью азотфиксаторов (поглощающих нужный им азот из практически неограниченного запаса его в воздухе), но если не хватает фосфора, то его взять неоткуда. А из этого следует, что по крайней мере в масштабах геологического времени определяющая роль в ограничении первичной продукции принадлежит фосфору, а не азоту. Азотфиксация только «подстраивается» под изменения в притоке фосфора, зависящие от тектонических процессов и циклов оледенений (и связанных с ними изменений в уровне океана).

При этом невольно возникает вопрос, почему же тогда азот, а не фосфор часто рассматривается в качестве основного фактора, лимитирующего пер-

вичную продукцию. Основанием для этого служит усредненное по большому числу данных соотношение азота и фосфора в поверхностных слоях водной толщи океана. Оно оказывается равным 14.7:1, а не 16:1, как следует из соотношения Редфильда. Такой результат может быть следствием недостатка железа, которого азотфиксаторам требуется довольно много. Кроме того, следует учитывать, что в некоторых местах довольно интенсивно протекает деятельность бактерий-денитрификаторов, ведущая к обеднению вод азотом, находящимся в доступной для фитопланктона форме.

В любом случае важно то, что атмосферный азот, связанный азотфиксаторами для собственных нужд (что потребовало от них немалых энергетических затрат), достается в конце концов всему сообществу организмов, населяющих океан. Ведь когда азотфиксаторы отмирают и их вещество подвергается бактериальной деструкции, то азот и фосфор поступают в окружающую среду в тех соотношениях, в которых они присутствовали в составе живых организмов. Кроме того, многие цианобактерии потребляются животными, а в веществе их тел отношение N:P гораздо строже поддерживается как 16:1. Соответственно, в таком же соотношении поступают от них азот и фосфор при отмирании. Иначе говоря, получается, что все сообщество пелагических организмов как бы направленно работает на поддержание в воде концентраций N и P в пропорциях, близких к тем, что задаются соотношением Редфильда.



# Глава 8

## БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Под эволюцией биосферы обычно подразумевают последовательность необратимых перемен в глобальных биогеохимических циклах, катализируемых организмами. Разворачиваясь на огромных пространствах в течение времени, измеряемого сотнями миллионов лет, они приводят к тому, что среда становится благоприятной для одних групп организмов и неблагоприятной для других. Основная движущая сила эволюции биосферы — неполнота круговоротов, несбалансированность процессов образования и потребления некоторых веществ. Самый известный пример — создание кислородной атмосферы за счет того, что из круговорота надолго была выведена значительная масса органического вещества, а на его несостоявшуюся деструкцию не был израсходован кислород, когда-то выделившийся как побочный продукт фотосинтеза. Развитие биосферы чем-то напоминает сукцессию экосистем — процесс, в течение которого не просто одни организмы сменяют другие, а радикальным образом трансформируется сама среда обитания (например, небольшое озеро, зарастая, превращается в болото, а потом и во влажный луг).

Однако определенный вклад в эволюцию биосферы вносит эволюция самих организмов. Так, появление сосудистых растений, способных заселить сушу, сделало возможным формирование растительного покрова, который не только изменил облик поверхности континентов, но и стал мощнейшим агентом, связывающим атмосферный диоксид углерода.

### 8.1. ПРИНЦИПЫ РАЗВИТИЯ БИОСФЕРЫ

Прежде чем переходить к описанию основных этапов эволюции биосферы, необходимо указать на некоторые характерные условия ее протекания. Подчеркнем, что в изложении этого материала мы в значительной мере опираемся на работы Г. А. Заварзина (1997, 2004).

**1. Развитие биосферы происходит аддитивно, за счет добавления новых компонентов к уже существующей и работающей системе.** Совокупность прокариот полностью определяла функционирование всей системы биогеохимических циклов в течение очень длительного времени, охватывающего половину всего периода существования биосферы. После-

дующее эволюционное развитие не могло изменить эти циклы. Это понятно уже хотя бы потому, что возникновение эукариот не только не сопровождалось появлением новых типов обмена, а, наоборот, вело к сокращению того их разнообразия, которое было присуще прокариотным предкам. Таким образом, сужался диапазон возможных биогеохимических «функций». Однако важно и то, что в определенных условиях новые формы организмов оказывались более эффективными, чем старые. Соответственно, они не отбрасывались отбором, а продолжали оставаться на арене жизни и даже наращивали свое участие в той биогеохимической «работе», которая выполнялась их предшественниками. Так, если в первые 1,5–2 млрд лет существования биосферы единственными продуцентами-фотоавтотрофами были цианобактерии, то 2 млрд лет назад к ним присоединились одноклеточные протисты, а 400 млн лет назад — высшие сосудистые растения, заселившие сушу. Аддитивность проявляется и в развитии биогеохимических процессов, в создании условий для накопления или расходования тех или иных веществ. Так, поступающий в атмосферу кислород сначала уходил на окисление восстановленных соединений железа, но после того, как все было окислено, мог накапливаться дальше, превращая преимущественно анаэробную биосферу в преимущественно аэробную.

**2. Развитие и поддержание биогеохимических циклов возможно только за счет работы сообщества разных организмов.** Видимо, лишь на самых ранних этапах становления биосферы организмы могли существовать вне круговорота — за счет использования однонаправленного потока восстановленных соединений, поступающих из глубин Земли на поверхность. С появлением фотоавтотрофов (цианобактерий) формируется цикл органического углерода, что уже подразумевает наличие бактерий, осуществляющих деструкцию синтезированного органического вещества. А поскольку организмам нужны и другие элементы (кислород, азот, сера, железо), их циклы оказываются автоматически сопряженными с циклами углерода. Существенно, что разные этапы круговорота любого элемента всегда осуществляются разными организмами. Отсюда неизбежность развития сообществ организмов, тесно зависящих друг от друга. Некоторые биогеохимические реакции термодинамически возможны только в том случае, когда выделяемые во внешнюю среду продукты метаболизма одних организмов сразу же удаляются другими, для которых они служат не «отходами», а субстратом (пищей в широком смысле слова).<sup>27</sup>

<sup>27</sup> Г.А. Заварзин, развивая этот тезис, полагает, что здесь возникают серьезные трудности в попытках объяснения того, как столь радикально различающиеся организмы могли возникнуть путем дивергенции от общего предка. Отсюда — его критическое отношение к классическому дарвинизму. Пока на этот вопрос действительно трудно ответить, но нет сомнений в том, что любой появившийся в ходе эволюции вид должен быть достаточно хорошо приспособлен к среде, чтобы его не вытеснили конкуренты, а это положение — одно из краеугольных для дарвиновской теории происхождения видов.

3. Биосфера была и остается гетерогенной системой, включающей в себя биотопы, радикально различающиеся по своим физико-химическим параметрам и биогеохимическим характеристикам. При взгляде на современную биосферу этот тезис воспринимается как очевидный. На поверхности Земли сохраняется потрясающее разнообразие биотопов — от влажных тропических лесов до арктических пустынь, от гидротермальных источников, изливающих на дне океана, до коралловых рифов. Многих ныне существующих экосистем, конечно, не было миллиард, а тем более два миллиарда лет назад. Но из этого не следует, что в древней биосфере не было разнообразия условий жизни и разнообразия сообществ организмов, приуроченных к этим условиям. Так, мы можем уверенно предполагать, что в те времена, когда в атмосфере Земли еще отсутствовал свободный кислород, внутри цианобактериальных матов, в слое продуцентов он уже не только производился, но в некотором количестве и скапливался. Таким образом, в глобально анаэробной биосфере локально создавались аэробные условия, подобно тому, как в настоящее время в глобально аэробной биосфере локально существуют анаэробные биотопы (к примеру, в придонных слоях многих водоемов). Для функционирования отдельных экосистем и биосферы в целом чрезвычайно важны границы разделов разных сред, а также резко выраженные градиенты физико-химических условий, например солености, температуры, содержания кислорода, рН, окислительно-восстановительного потенциала, причем иногда на очень небольших расстояниях, измеряемых сантиметрами, миллиметрами и даже долями миллиметра. Гетерогенность биосферы заставляет настороженно относиться к попыткам установления некоторых «средних» величин, характеризующих ее состояние в целом. Во многих случаях такие величины не более информативны, чем «средняя температура по больнице».

## 8.2. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ БИОСФЕРЫ

Выделяя определенные этапы развития биосферы, мы также следуем схеме, предложенной Г.А. Заварзиным (2004). Заметим только, что границы между отдельными периодами достаточно условны и подразумевают более или менее длительные переходы. Что же касается их названий (используемых нами вслед за Заварзиным), то это не устоявшиеся научные термины, а скорее некие «маркеры», удобные для запоминания. Надо также подчеркнуть, что предлагаемая периодизация — это попытка биолога нащупать самые общие биосферные характеристики, и она ни в коей мере не заменяет традиционную геохронологическую шкалу, принятую в геологии и палеонтологии.

I этап, условно названный «добиосферным», относится к первому миллиарду лет существования планеты (4.5–3.5 млрд лет назад). «Добиосферный» он не потому, что в это время не было жизни на Земле, а потому, что жизне-

деятельность организмов почти не сказывалась на глобальных геохимических процессах и облике земной поверхности. Этот период соответствует переходу от космической истории нашей планеты к геологической. В это время формируются сами геологические механизмы, глобальная тектоника, вулканизм, происходит образование осадочных пород. Возникает протоконтинентальная суша и водоемы с неясным химическим составом. Остывающая Земля испытывает дегазацию. Образуется первичная атмосфера, пока еще полностью лишенная кислорода. Условия на Земле в это время столь радикально отличаются от современных, что для реконструкции этого далекого прошлого мы не вправе полностью полагаться на актуалистический метод, т.е. допущение того, что в природе действовали те же самые механизмы, что действуют сейчас.

О том, как возникли первые организмы, ничего не известно (вопрос плохо разработан даже на уровне гипотез), но весьма вероятно, что ранняя жизнь на Земле поддерживалась за счет однонаправленного потока вещества, скорее всего газов, просачивающихся на поверхность из сильно нагретых глубин Земли. Первые организмы могли быть термофильными хемолитоавтотрофами, использующими в качестве донора электронов водород (как современные гидрогенотрофные бактерии), а в качестве акцепторов — серу, диоксид углерода или воду. Не исключено, что сообщества бактерий, обитающих и сейчас в пористых горных породах (так называемая глубинная биосфера), можно рассматривать как реликтовые, напоминающие те, что существовали на самых ранних этапах развития биосферы. По-видимому, важную роль играли археобактерии, образующие метан. Светимость Солнца была на 25% ниже современной, и содержание парниковых газов (в том числе метана) должно было быть более высоким для поддержания плюсовой температуры.

**II этап — «прокариотий»** назван так потому, что все обитавшие тогда на Земле организмы были прокариотами. Он длился примерно 1.5 млрд лет (от 3.5 до 2 млрд лет назад). В это время жизнедеятельность организмов становится фактором, способным менять облик земной поверхности. Происходит становление всех основных биогеохимических циклов, существующих и поныне. Получают распространение цианобактериальные сообщества (совокупности фотоавтотрофных цианобактерий и целого комплекса гетеротрофных бактерий, живущих за счет разложения органического вещества). Кислород, выделяющийся в процессе фотосинтеза, начинает поступать в атмосферу, но заметного накопления его в атмосфере в течение длительного времени не происходит, так как он расходуется на окисление восстановленных форм железа. Только в конце этого периода, примерно 2.2 млрд лет назад, содержание кислорода начинает заметно возрастать. Формируется замкнутый цикл серы. За счет деятельности одних бактерий образуются сульфиды, а других — сульфаты.

**III этап — «протистий»**, начавшийся 2 млрд лет назад и длившийся 1 млрд лет, свое название получил от первых одноклеточных эукариот — протистов.

Поскольку в отличие от своих прокариотных предков протисты не способны к азотфиксации, широкое распространение их в океане стало возможным только после того, как в экосистеме в достаточном количестве был накоплен азот. В отсутствие острого дефицита азота одноклеточные водоросли (протисты) оказались весьма эффективными фотосинтетиками. Во многих местах океана они стали основными продуцентами. За счет вывода из круговорота значительной части органического вещества формируется кислородная атмосфера. В отличие от прокариот, питающихся только осмотрфно, эукариоты способны к фаготрофии — «заглатыванию» крупных объектов, формируя вокруг них пищеварительные вакуоли. Тем самым открывался путь к хищничеству, а эффективный способ защиты жертвы от хищника — это увеличение ее размеров, которое в полную силу становится возможным только после того, как организм становится многоклеточным.

**IV этап — «метазой»** (от лат. *Metazoa* — «многоклеточные животные»). Его начало (примерно 1 млрд лет назад) отмечено появлением крупных бесскелетных животных не очень понятного систематического ранга. Это так называемая фауна венда, известная по отложениям на севере Европы (термин, предложенный Б. С. Соколовым, произведен им от имени древнего балтийского племени вендов), и эдиакарская фауна, происходящая из отложений близ местечка Эдиакара на юге Австралии. Палеонтологи традиционно называют это время докембрием. Затем уже в кембрии, т.е. примерно 600 млн лет назад, появляются многочисленные кишечнополостные с внутренним скелетом и остальная так называемая скелетная фауна, включающая множество типов царства животных. Среди животных много хищников. Начинается гонка размеров — отбор способствует увеличению размеров как жертв, так и хищников. Уже на ранних этапах эволюции животных у них формируется кишечный тракт со специфическим набором бактерий и других микроорганизмов. В дальнейшем наличие специфической микрофлоры кишечника окажется решающим для тех животных, которые будут потреблять растительную пищу. В биогеохимическом плане важным было появление кишечнополостных-рифобразователей (сначала археоциат,<sup>28</sup> затем кораллов). Осаждение карбоната кальция становится почти исключительно биогенным процессом, хотя раньше оно в значительной мере было абиогенным. Поскольку на суше еще нет растительности, поверхность континентов подвергается в это время очень сильной эрозии. По-видимому, распространены обширные мелководья, где за счет цианобактерий (а отчасти и водорослей) поддерживается довольно высокая первичная продукция.

**V этап — «плантй»** (от англ. *plant* — «растение») начался примерно 400 млн лет назад с выходом на сушу растений и формированием растительного покрова. Событию этому предшествовало возникновение своеобразной группы

<sup>28</sup> Археоциаты считаются представителями губок, а не кишечнополостных (прим. ред.).

эукариот, очень важной для будущей истории биосферы, а именно — грибов. Грибы, вероятнее всего, раньше растений проникли на сушу и существовали там за счет органического вещества, произведенного цианобактериями. Благодаря своему строению и физиологии грибы легко вступали в очень тесные контакты с другими организмами. Так произошло образование микоризы, а, видимо, еще раньше в результате альянса с цианобактериями и водорослями появились «лихенизированные грибы» — лишайники.

Для того, чтобы выгодно расположить в воздушном пространстве фотосинтетическую поверхность («листья» в широком смысле этого слова), нужны были прочные стебли с проводящей системой внутри. Гениальным «изобретением» эволюции стала лигноцеллюлоза — вещество, не требующее дефицитных элементов и в этом отношении «дешевое», но вместе с тем необычайно устойчивое к внешним воздействиям. Последнее обстоятельство создало немалые трудности при разложении отмерших растительных тканей. Справиться с этим могли только грибы, обладающие необходимыми ферментами, причем в среде, достаточно богатой кислородом.

Параллельно с тем, как суша заселялась растениями, на ее поверхности шло образование «корнеобитаемого слоя» — почвы. С биосферной точки зрения очень важна также роль наземной растительности в создании органического вещества, поскольку в расчете на единицу площади первичная продукция наземных экосистем значительно выше, чем водных. В атмосферу при этом выделяется большое количество кислорода, хотя практически весь он расходуется на дыхание организмов (прежде всего грибов), осуществляющих деструкцию отмершей растительности.

### 8.3. ПОЯВЛЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

На первый взгляд может показаться странным, что среди выделенных этапов развития биосферы никак не отражено появление человека (*Homo sapiens*) и его, безусловно, усиливающееся влияние на живую природу. Конечно, во многих местах облик земной поверхности существенно изменился под воздействием хозяйственной деятельности человека. Пояс степей и прерий превратился в пояс полей, повсюду идет сведение лесов, причем особенно катастрофические последствия этого мы видим в тропиках. Многие виды животных и растений уже истреблены или поставлены на грань исчезновения (и, к сожалению, безвозвратно). В атмосферу выбрасывается огромное количество углекислого газа, метана, оксидов азота и других парниковых газов. Концентрация  $\text{CO}_2$  растет такими темпами, которые не были зафиксированы по крайней мере в течение полумиллиона последних лет. Происходит изменение климата, он становится более теплым, хотя нет окончательной ясности в том, какова антропогенная составляющая этого процесса.

Однако, оценивая влияние человека на биосферу как на систему глобальных биогеохимических циклов, необходимо договориться о том, что принимать за точку отсчета. Так, концентрация  $\text{CO}_2$  в атмосфере действительно высока, если исходить из данных за последние несколько сотен тысяч лет, но если перейти к десяткам, тем более — к сотням миллионов лет, то выясняется, что в истории Земли были периоды, когда содержание этого газа было в 5–10 раз выше наблюдаемого сейчас. Было бы в высшей степени правильно рассматривать состояние биосферы до появления человека как «константное», характеризующееся идеальной уравновешенностью всех протекающих в ней процессов. Понятие «природного равновесия» не более чем миф, очень удобный для человеческого сознания и поэтому легко поддерживаемый в обществе. Говоря о сбалансированности биосферы с позиций строго научных, мы всегда должны отдавать себе отчет о масштабах пространства и времени, в рамках которых подобная сбалансированность рассматривается.

В этом отношении заслуживает внимания публикация в журнале *Nature* от 21 октября 1993 г. статьи, авторы которой (Sagan et al., 1993) попытались взглянуть на нашу планету, опираясь на данные, полученные беспилотным космическим аппаратом «Галилео». Запущенный в 1990 г., этот аппарат должен был изучать спутники Юпитера, однако траектория полета была довольно сложной и включала получение дополнительного гравитационного ускорения от Земли и Венеры. При полете к Земле (минимальное расстояние 960 км) дистанционные датчики «Галилео», вообще-то не предназначенные для изучения поверхности Земли, были обращены к нашей планете и с них получена информация как бы «со стороны», исследователем, не знакомым с Землей. Заключение, отражающее позицию такого «внешнего наблюдателя», приведено в конце цитируемой статьи: «Планета покрыта большим количеством воды, присутствующей в виде пара, снега, льда и океанов. Если биота здесь существует, то она, скорее всего, тесно связана с водой. В атмосфере содержится так много  $\text{O}_2$ , что это заставляет усомниться в происхождении его путем фотодиссоциации паров воды под действием ультрафиолета и последующего удаления водорода. Альтернативным объяснением может быть биологически опосредованная фотодиссоциация воды видимым светом — первый шаг фотосинтеза. В этом процессе мог бы участвовать обнаруживаемый в большом количестве на суше необычный пигмент, который поглощает свет в красной области спектра. В атмосфере обнаруживается метан в концентрации около 1 ppm, что на 30–140 порядков больше того, что следовало бы ожидать в богатой кислородом атмосфере согласно термодинамическому равновесию. Объяснить подобное несоответствие можно только наличием биологических процессов. Однако открытым для внешнего наблюдателя остается вопрос о том, насколько возможен мир, покрытый организмами, которые фиксируют углерод в процессе фотосинтеза, используя  $\text{H}_2\text{O}$  как донор электронов и выделяя в атмосферу в большом количестве ядовитый кислород  $\text{O}_2$ » (Sagan et al., 1993, p. 120).

А далее авторы добавляют, что в принципе совершенно такая же картина открылась бы «внешнему наблюдателю», если бы полет «Галилео» состоялся 2 млрд лет назад, когда не то что человека не было, а вообще каких-либо многоклеточных существ — и когда единственными живыми существами были прокариоты и только появившиеся одноклеточные эукариоты. Признаков ци-



**Рис. 18.** Обобщенный образ Земли в ночное время. Получен на основе 312 орбитальных серий снимков и 2.5 терабайт данных со спутника Suomi National Polar-Orbiting Partnership (Suomi NPP) за девять дней в апреле и тринадцать дней в октябре 2012 г. Сканирующий радиометр VIIRS позволил выделить и объединить в общий образ антропогенные и природные объекты ночного свечения — такие как огни городов, газовые факелы, пожары и другие (по Visible Earth: A catalog of NASA images and animations of our home planet, <http://visibleearth.nasa.gov/view.php?id=79765>)

визуализации в виде каких-либо правильных геометрических образований не удалось обнаружить даже для тех участков поверхности Земли (в районе Лигарктиды и Австралии), для которых разрешение приборов составляло несколько километров. Единственный признак наличия человека — это радиосигналы в определенном узком диапазоне.

При оценке воздействия человека на биосферу необходимо учитывать крайнюю неравномерность в распределении населения и еще большую неравномерность в производстве, а соответственно, и в расходовании энергии (рис. 18). Степень трансформации природных ландшафтов также варьирует очень широко, хотя очевидно, что доля площадей, слабо затронутых хозяйственной деятельностью человека, стремительно сокращается.

И последнее обстоятельство, которое все же вселяет некоторый оптимизм. Не следует забывать, что люди — это все же не роботы из металла и пластика, а живые организмы, по своим физиологическим особенностям ничем не отличающиеся принципиально от других млекопитающих, тем более представителей отряда приматов. Как и другие животные, они пугаются в пище, а ее производство требует поддержания высокой первичной продукции сельскохозяйственных угодий. А это, в свою очередь, означает связывание дополнительного количества  $\text{CO}_2$  и выделение  $\text{O}_2$ , хотя, конечно, обратные процессы происходят при разложении органического вещества. Некоторый оптимизм внушает и то обстоятельство, что повышение уровня жизни (материального и культурного) сопровождается снижением рождаемости и, соответственно, скорости роста народонаселения.



# Глава 9

## ОРГАНИЗМЫ В БИОСФЕРЕ. ГЛОБАЛЬНОЕ БИОРАЗНООБРАЗИЕ

Из космоса наша планета видится голубой, что неудивительно, так как две трети ее поверхности занимает океан, треть же приходится на сушу, которая покрыта растительностью — за исключением ледовой шапки Антарктиды и высокогорий. Нет растительности и в некоторых местах в центральной части материков, куда облака, образовавшиеся над океаном, не доносят влагу. Это районы жарких пустынь. Все остальное пространство покрыто растительностью, то скудной, то необычайно пышной. Если мы спустимся из космоса на Землю, то обнаружим, что находимся в совершенно ином мире, мало похожем на тот, который мы видим с большой высоты. Мы попадаем в тот масштаб пространства и времени, в котором живем мы и жили наши далекие предки, добывавшие себе пропитание охотой и собирательством.

Первое, что бросается в глаза, это необычайное разнообразие окружающего мира, в том числе разнообразие растений и животных.

**Огромное биоразнообразие (прежде всего разнообразие видов животных и растений) — неотъемлемая черта современной биосферы.**

Наибольшее разнообразие видов мы наблюдаем в тропиках, особенно во влажных лесах. Именно в тропиках есть места, где на единицу площади приходится максимальное биоразнообразие: на 1 га дождевого леса может произрастать более сотни видов деревьев и обитать десятки тысяч видов насекомых. Рекордное число видов деревьев (1123) на площади 25 га описано в верховьях реки Амазонки на территории Эквадора. Удивительно высокое разнообразие в тропиках и наземных позвоночных. На территории, занимающей 7% от общей площади поверхности суши, обитает более 50% всех видов птиц, млекопитающих и земноводных (Jenkins et al., 2013).

В средних широтах разнообразие видов существенно меньше, в высоких же широтах оно может быть крайне скудным. Помимо ярко выраженного градиента падения разнообразия от экватора к полюсам, существует также градиент изменения уровня биоразнообразия при подъеме в горы: чем выше, тем ниже разнообразие. Причины, определяющие сложную картину пространственного распределения сообществ и отдельных видов организмов, столь многочисленны и взаимосвязаны, что с трудом поддаются анализу.

## 9.1. МАССОВЫЕ ВЫМИРАНИЯ

Рост биоразнообразия происходил на самом деле все время, особенно заметно — с кембрия, хотя нам сейчас трудно судить о том, было ли оно ниже в меловом периоде, когда по земле еще бродили последние динозавры. Надежные оценки биоразнообразия в разные эпохи получить сложно, но безусловным является то, что возникновение и вымирание видов имело место всегда. По оценкам палеонтологов (Wagner et al., 2011), за время существования жизни на Земле появилось около 4 млрд видов живых существ, и 99% из них вымерли. Специалисты насчитывают **пять массовых вымираний прошлого**. Первое происходило еще в ордовике и закончилось 443 млн лет назад. Затем последовали вымирания в девоне — 359 млн лет назад, пермском периоде — 251 млн лет назад, в триасе — 200 млн лет назад и последнее, уже в меловом периоде — 65 млн лет назад (во всех случаях указано время окончания вымирания). В каждом случае с лица Земли исчезало огромное число организмов: от 35 до 50% родов и до 96% видов. Последняя оценка относится к пермскому вымиранию, самому крупномасштабному, вызванному мощнейшими извержениями вулканов.

То, что происходит с биоразнообразием сейчас, называют иногда шестым массовым вымиранием, причем если все предыдущие вымирания были вызваны естественными причинами — подъемом тектонической активности, резким изменением климата, а возможно, и падением крупного метеорита, то **вымирание видов, наблюдаемое в настоящее время, объясняется исключительно деятельностью человека**. Палеонтологи, однако, не склонны приравнивать его к пяти массовым вымираниям прошлого, так как пока мы не наблюдаем исчезновения 50% родов и даже видов. Тем не менее все исследователи согласны с тем, что наблюдаемая сейчас скорость вымирания видов существенно превышает фоновую и происходит это прежде всего за счет сведения тропических лесов, представляющих собой настоящий кладень биоразнообразия. Уничтожение тропических лесов, проводимое, как правило, с целью расчистки участков земли под сельскохозяйственные культуры, а также для проведения дорог и строительства поселков, неизбежно приводит к гибели огромного числа видов, среди которых преобладают насекомые и другие членистоногие, многие из которых так и остаются не описанными учеными.

## 9.2. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОРГАНИЗМОВ РАЗНОГО РАЗМЕРА

Традиционно считалось, что чем мельче организмы какой-то группы, тем большим числом видов эта группа представлена. Однако оставалось неясным, как оценивать видовое разнообразие бактерий. Строгие правила научной номенклатуры предписывают, что бинарное латинское название (род, вид)

может присваиваться только тем микробам, которые могут быть выделены в лаборатории в чистую культуру. Но таких видов сравнительно немного. Микробиологи хорошо знают ряд видов бактерий, которых можно видеть в микроскоп, но которые не могут быть выделены в чистую культуру. Кроме того, относительно генетического разнообразия в пределах даже строго описанных видов бактерий в научном сообществе идут споры, считать ли это разнообразие внутривидовым или уже межвидовым. Поскольку среди ученых нет согласия относительно критериев вида у прокариот, мы ограничимся рассмотрением эукариот, тем более что они демонстрируют огромный диапазон размеров: если судить по длине тела, то от 10 мкм (некоторые инфузории) до десятков метров (китообразные), т.е. в миллион раз.<sup>29</sup>

Анализ связи между размерами тела и числом видов, проведенный для наземных организмов (May, 1986, 1988), показал, что с уменьшением размера тела число видов увеличивается, достигая максимума при размере тела около 1 см, а затем снижается (рис. 19). В тропических лесах большинство

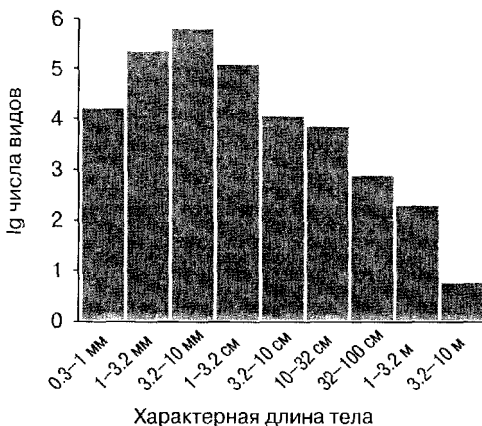


Рис. 19. Соотношение числа видов наземных животных разных размерных групп (по May, 1988, р. 1447)

(мелких круглых червей), обитающих в морях, оценивается в 4000 (это минимальная оценка), а более крупных полихет (многощетинковых червей) — в 7500.

А. И. Азовский (Azovsky, 2002), опираясь на большой массив данных по видовому разнообразию организмов, обитающих на песчаной литорали Белого моря и на дне северных морей, выявил очень четкую закономерность: «точечное» разнообразие (число видов, которое можно встретить на небольшом участке дна) для мелких организмов гораздо выше, чем для крупных. Однако с уве-

насекомых как раз имеют размер около 1 см. Р. Мэй считал, что такая связь является результатом недостаточно полного обследования самых мелких членистоногих, но дальнейшие исследования показали, что это не так.

Более определенные данные получены для водной среды. Самых мелких видов действительно оказывается достоверно меньше, чем более крупных. Так, общее число известных науке морских инфузорий около — 2500 видов. В то же время число видов нематод

<sup>29</sup> Наименьшие по размеру тела известные эукариоты — прازیнофитовые жгутиконосцы рода *Ostreococcus* — 0.8 мкм (прим. ред.).

личением площади исследования число мелких видов растет гораздо медленнее. В распоряжении исследователя были данные по следующим группам: диатомовые водоросли, средний эквивалентный размер которых, т.е. диаметр сферы такого же объема, как изучаемый организм, — 0.018 (0.006–0.120) мм (в скобках здесь и далее — крайние значения); инфузории — 0.049 (0.007–0.124) мм; нематоды — 0.16 (0.027–2.12) мм; полихеты — 3.4 (1.2–26.7) мм; макрофауна в целом — 8.3 (1.2–58.1) мм. Особенно ясно выглядят графики, показывающие, как с увеличением площади обследования растет число выявленных видов в процентах от общего числа известных видов данной группы (рис. 20).

Данная зависимость — результат разного пространственного распределения мелких и крупных организмов. **Мелкие виды характеризуются необычайно широким, порой космополитным распространением**, и поэтому уже на относительно небольшой площади может обитать ощутимая часть мировой фауны (флоры). А вот **крупные организмы нередко занимают относительно небольшие ареалы, совокупность которых удается охватить только при крупномасштабных обследованиях огромных акваторий.**

Исследователи не раз задавались вопросом, чем объяснить необычайно широкое, порой всесветное распространение мелких организмов, прежде всего одноклеточных. Первые натуралисты, изучавшие пресные воды Новой Зеландии, были поражены, обнаружив там те же самые виды инфузорий и других

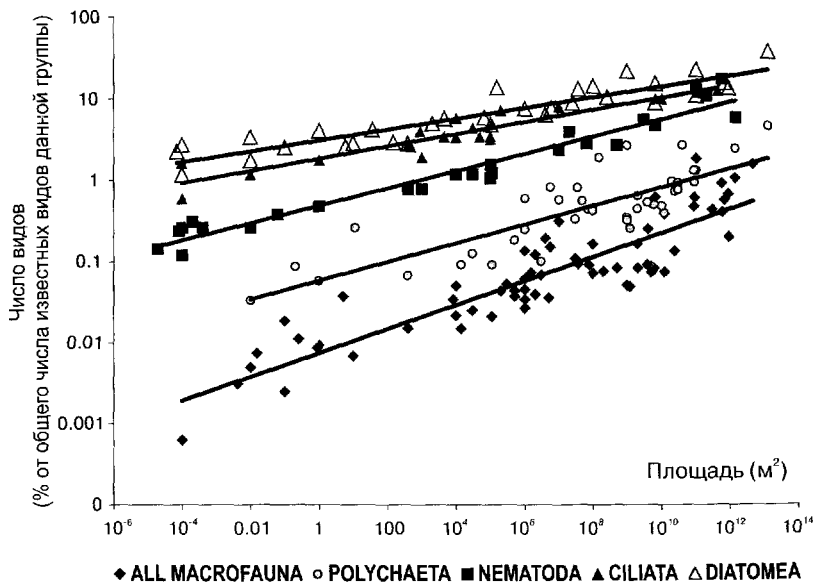


Рис. 20. Зависимость числа видов различных групп арктического бентоса от обследованной площади (по Azovsky, 2002, р. 278)

простейших, которые обычны для водоемов Англии (Finlay, 2002).<sup>30</sup> Объясняется это следующими особенностями мелких организмов (Fenchel, 1993; Fenchel et al., 1997): **небольшими размерами, очень высокой скоростью размножения, быстротой расселения, огромной численностью, малой вероятностью аллопатрического видообразования**, т.е. возникновения в разных местах разных видов, происходящих от общего предка. Если мы сравним общую численность какого-либо одного мелкого вида инфузорий (с массой тела около 1 нг), обитающих в пределах своего ареала, и общую численность какого-либо вида млекопитающих (с массой тела около 1 кг), то окажется, что инфузорий в  $10^{12}$  раз больше. Если мы сравним продолжительность жизни одного поколения организмов микроскопических и «макроскопических» размеров, то также обнаружим колоссальные различия: так, за время жизни одного слона сменяется  $10^5$  поколений инфузорий. Достаточно сказать, что за все время существования человека как вида *Homo sapiens* такое число поколений еще не сменилось.

Мир, в котором живут существа микроскопических размеров, радикально отличается от мира, в котором живут существа более крупные. Размер тела, по которому проходит граница между двумя этими группами, может быть условно определен в 1 мм. Организмы более мелкие, как правило, характеризуются необычайно широким, зачастую космополитным распространением, а более крупные имеют ограниченные ареалы.

### 9.3. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОРГАНИЗМОВ ОКЕАНА И СУШИ

Хотя океан и занимает  $\frac{2}{3}$  поверхности земного шара, число видов организмов, обитающих в океане, существенно меньше, чем живущих на суше. Из каждых десяти известных науке видов девять — сухопутные. Систематики постоянно описывают новые виды, однако это соотношение не меняется. Причины различий в уровне биоразнообразия суши и океана в общем понятны.

Во-первых, хотя величины суммарной годовой первичной продукции океана и суши примерно равны, значительная часть акватории Мирового океана характеризуется крайне низкой продуктивностью и представляет собой, по сути, биологическую пустыню. **Богатые видами сообщества животных могут сформироваться только при достаточно большом количестве пищи.** Сообщество обитателей коралловых рифов, одно из самых богатых видами морских сообществ (на 1 га рифов может обитать до 300 видов коралловых полипов, 600 видов рыб и 200 видов водорослей), поддерживается высокой первичной продукцией самих кораллов, фотосинтезом водорослей, живущих непосредственно в клетках коралловых полипов. Прибрежные зоны океана

<sup>30</sup> Среди простейших, населяющих Арктику и Антарктику, почти половина видов общие, тогда как для многоклеточных — таких видов практически нет (прим. ред.).

характеризуются бóльшим по сравнению с открытыми водами биоразнообразием и более высокой первичной продукцией.

Во-вторых, существенные различия в видовом разнообразии водных и наземных сообществ определяются особенностями самой среды обитания, ее физической структурой. Водная среда подвижна, она легко перемешивается, поэтому обитателям водной толщи, конкурирующим за общие ресурсы (например, элементы минерального питания в случае фитопланктона), разойтись по разным экологическим нишам достаточно сложно. Организмы не могут реализовать свое относительное преимущество, закрепившись в каком-либо месте. Для сообществ животных и растений, развивающихся на подводных поверхностях (организмы обрастания или обитатели дна), возможностей для дивергенции (расхождения признаков) гораздо больше, а дивергенция — необходимое условие видообразования.

На суше, как правило, растения гораздо лучше обеспечены элементами минерального питания (азотом и фосфором), что способствует развитию большой биомассы наземной растительности. Напомним, что в океане основные продуценты — это организмы микроскопических размеров — цианобактерии и одноклеточные планктонные водоросли. Они быстро потребляются зоопланктоном, который в свою очередь служит основой всем последующим звеньям пищевой цепи. На суше определяющая роль в развитии и поддержании необычайно высокого видового разнообразия многих сообществ (прежде всего сообществ насекомых и других мелких членистоногих) принадлежит наземной растительности. **Суммарная поверхность стволов растений, ветвей и листьев — это огромное пространство, в котором и существует множество мелких членистоногих.** Более того, любое растение предоставляет мелким животным разные микроместообитания, пространственные ниши, по которым могут расходиться отдельные виды. Даже верхняя и нижняя стороны одного листа различаются условиями обитания.

Палеонтологи уже не раз отмечали, что резкий рост числа видов наземных организмов произошел примерно 110 млн лет назад, когда на суше началась быстрая эволюция покрытосеменных (цветковых) растений (Pennisi, 2010). Интенсивное видообразование происходило при этом не только среди самих растений, но и в других группах организмов, тесно с ними связанных, прежде всего грибов и многих животных. Среди последних — и опылители, и разносчики семян, и специализированные фитофаги, т.е. животные, питающиеся строго одним видом или, что чаще, несколькими близкими видами растений. Благодаря наличию специализированных опылителей (а их сейчас насчитывают около 200 тыс. видов) и распространителей семян стало возможным появление растений, которые не образуют крупных локальных скоплений, а разбросаны отдельными экземплярами по большой территории. Отсюда чрезвычайно высокое разнообразие деревьев даже на небольшом участке влажного тропического леса.

#### 9.4. ОЦЕНКА ОБЩЕГО ЧИСЛА ВИДОВ НА ЗЕМЛЕ

Попытки оценить общее число видов, обитающих на нашей планете, предпринимались неоднократно. Цифры, полученные сведением данных, взятых из разных источников, всегда в той или иной степени приблизительны. Во-первых, постоянно происходит описание новых видов, которые не успевают учесть в сводках. Во-вторых, нередко один и тот же вид описывается разными авторами под разными названиями, и систематикам приходится время от времени пересматривать эти описания и выявлять синонимы.

Согласно последним сводкам (Scheffers et al., 2012) число видов в основных группах организмов (здесь приведены только некоторые) оценивается следующим образом:

ГРИБЫ	—	современная оценка — 100 тыс., но специалисты уверены, что их на порядок больше, около 1 млн
СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ	—	300 тыс.
МХИ	—	16 тыс.
КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ	—	10 тыс.
МОЛЛЮСКИ	—	85 тыс.
КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ	—	16.5 тыс.
ПАУКООБРАЗНЫЕ	—	102 тыс.
МНОГОНОЖКИ	—	16 тыс.
НАСЕКОМЫЕ	—	около 1 млн
НЕМАТОДЫ	—	25 тыс.
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ	—	5.5 тыс.
ПТИЦЫ	—	10 тыс.
ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ	—	8.7 тыс.
ЗЕМНОВОДНЫЕ	—	6.5 тыс.
РЫБЫ	—	31.3 тыс.

Исследователи продолжают описывать новые виды, причем не только беспозвоночных. Так, за период, прошедший после 1950 г., новыми для науки признаны 297 видов птиц, 914 видов млекопитающих и 3418 видов земноводных. В последнем случае это более половины (55%) от общего числа известных видов этой группы.

Конечно, больше всего описывают насекомых — около тысячи новых видов ежегодно. А поскольку их и так больше, чем всех остальных, вместе взятых, то понятны усилия исследователей, направленные на то, чтобы хотя бы примерно оценить общее число существующих сейчас видов насекомых (в том числе еще не описанных). Чаще всего такие попытки основываются на определении числа видов, жизнь которых жестко связана с одним видом деревьев. Первые такие

попытки были предприняты в начале 1980-х гг., когда американский энтомолог Терри Эрвин в тропическом лесу в Центральной Америке (о. Барро-Коло-радо, район Панамского канала) обработал ядовитым (содержащим инсектицид) дымом кроны нескольких деревьев одного вида и, собрав всех упавших членистоногих на растянутую внизу полиэтиленовую пленку, подсчитал общее число видов жуков, из которых многие, как он полагал, являются новыми для науки. Затем, приняв ряд допущений, он пришел к выводу, что строго специфическими, питающимися только на данном виде деревьев, можно считать 136 видов жуков (это самый богатый видами отряд насекомых), а всех членистоногих, которые могли быть связаны с одним видом деревьев, примерно 600. Поскольку общее число видов деревьев в тропических лесах — около 50 тыс., то перемножение этих цифр давало оценку в 30 млн видов.

Оценка Эрвина многими энтомологами была воспринята скептически. Ведь согласно его расчетам получалось, что большинство насекомых, находимых специалистами-систематиками в тропическом лесу, должны быть новыми для науки, хотя на самом деле это не так. Явно завышенной была и оценка числа видов насекомых, которые могут питаться только на одном виде деревьев.

Следующим этапом стала необычайно кропотливая работа, проделанная в дождевых лесах Новой Гвинеи чешским энтомологом Войтехом Новотным и его коллегами (Novotny et al., 2002). В течение нескольких лет они обследовали деревья 51 вида и собрали с них около 50 тыс. растительноядных (точнее — листогрызущих) насекомых, относящихся к 935 видам. Преобладали жуки, гусеницы бабочек (чешуекрылых) и прямокрылые. Помимо простой констатации нахождения того или иного вида насекомых на листьях того или иного дерева, Новотный и его помощники (среди них — прежде всего местные жители, которые гораздо лучше европейцев различали отдельные виды растений и насекомых) оценивали полноценность корма в специальных экспериментах, выращивая разных насекомых на разных растениях.

В результате этой работы было показано, что подавляющее большинство насекомых в тропическом лесу питались несколькими видами растений. И если в среднем на одном виде растений кормилось около 30 видов жуков, 26 видов бабочек (гусениц) и 20 видов прямокрылых, то «узких специалистов», питающихся листвой только одного вида, среди них было существенно меньше: примерно 8 видов жуков, 13 видов бабочек и 3 вида прямокрылых. Таким образом, представление о чрезвычайной пищевой специализации тропических насекомых на поверку оказалось не более чем мифом. Расчетная оценка общего числа видов насекомых, полученная Новотным с учетом новых данных, это 4.9 млн, но никак не 30 млн. Согласно более поздним исследованиям (Hamilton et al., 2010) общее число видов членистоногих в тропических лесах оценивается как 3.7 млн (доверительные интервалы — 2.3–5.9 млн видов).



## 9.5. НАЧАЛО СОВРЕМЕННОГО КРИЗИСА БИОРАЗНООБРАЗИЯ – ВЫМИРАНИЕ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

Плейстоцен — эпоха кайнозойской эры, длившаяся с 2.8 млн лет до 11.7 тыс. лет назад. Для климата плейстоцена характерны чередования сильных похолоданий, ледниковых периодов, когда значительная часть континентов в высоких и средних широтах покрывалась сплошным льдом, и менее продолжительных теплых межледниковых периодов. Ритм наступления и отступления ледника на больших промежутках времени задавался циклами Миланковича, изменениями орбитальных характеристик Земли, приводящими к тому, что менялось распределение по широте солнечной радиации. А это в свою очередь служило пусковым механизмом для потеплений и похолоданий (про периодические изменения в глобальной системе океанических течений, всемирном «конвейере», который то останавливался, то возобновлял свое движение, — см. в подглаве 3.4).

Исследователи выделяют обычно 11 сильных оледенений,<sup>31</sup> сменяемых потеплениями. Последнее очень мощное оледенение (так называемый Последний Ледниковый Максимум — Last Glacial Maximum) имело место 26.5–19 тыс. лет назад, когда примерно 30% территории континентов было покрыто сплошным льдом. Граница вечной мерзлоты продвинулась как в Евразии, так и в Северной Америке на сотни километров на юг. Поскольку во время сильных оледенений значительная часть свободной воды связывалась в ледниках, уровень Мирового океана понижался на 100–150 м. Северная Евразия на востоке соединялась с Северной Америкой большой сухопутной перемычкой, Берингией, по которой свободно перемещались животные и по которой, по-видимому, уже 25–22 тыс. лет назад проникли на Американский континент первые люди, хотя основная волна заселения была позже, примерно 17–15 тыс. лет назад. Время, в котором мы сейчас живем, — это середина очередного межледниковья.

Фауна плейстоцена в основном представлена современными, хорошо нам известными животными. Однако целый ряд видов в конце плейстоценовой эпохи исчез, что нередко считают результатом прямого истребления их древним человеком. Дело в том, что охотников привлекает прежде всего крупная добыча, а практически все вымершие животные относились к так называемой мегафауне, т.е. отличались большими размерами. Если к мегафауне условно отнести животных с массой тела во взрослом состоянии

<sup>31</sup> В плейстоцене (прим. ред.).

более 44 кг, то выясняется, что 50 тыс. лет назад таких было на Земле не менее 150 родов, однако 10 тыс. лет назад их было уже, по крайней мере, на 97 родов меньше. В Евразии и в Северной Америке вымерли мамонты, шерстистые носороги, дикие лошади (предки домашней лошади), пещерный медведь. В Северной и Южной Америке исчезли гигантские наземные ленивцы, а в Австралии дипротодон (*Diprotodon*) — самое крупное из когда-либо существовавших сумчатых. По габаритам и внешнему виду этот зверь напоминал гиппопотама, но на самом деле был родственником живущего и сейчас совсем небольшого вомбата. В наибольшей степени вымирание мегафауны коснулось Австралии, Южной Америки и Северной Америки. А вот в Африке оно было незначительным, что, по крайней мере отчасти, может быть объяснено тем, что Африка — это родина человека. Его формирование как биологического вида происходило в тех экосистемах, элементами которых были и крупные животные. На других континентах человек был пришельцем, который по мере своего расселения по планете невольно вторгался в давно сложившиеся экосистемы.

В Северной Европе, Сибири и на Аляске вымирание мегафауны происходило в два этапа, определяемых крупными перестройками климата (Barnosky et al., 2004). Первая волна вымирания, наблюдавшаяся 45–20 тыс. лет назад, была связана с начавшимся сильным похолоданием. Тогда исчезли прежде всего теплолюбивые животные. Вторая волна была уже после Последнего Ледникового Максимума, 12–9 тыс. лет назад. Этот период характеризовался значительным потеплением, что в свою очередь привело к существенным изменениям ландшафта. На севере Евразии и на Аляске исчезли «мамонтовые степи» (тундростепи) — своеобразный ландшафт и соответствующий ему тип растительности, существовавший в позднем плейстоцене. Как говорит само название, мамонт был характерным видом фауны этих степей. Но кроме мамонтов бродили по мамонтовым степям и другие крупные травоядные млекопитающие; некоторые из них вымерли, например шерстистый носорог (*Coelodonta antiquitatis*), но другие продолжают процветать и сейчас, например северный олень (*Rangifer tarandus*).

Мамонтовые степи тянулись от Западной Европы на восток вплоть до Юкона, который входил в состав Берингии, объединявшей Евразию и Америку в единый континент. Хотя располагались эти степи в северных широтах, они парадоксальным образом отличались довольно высокой продуктивностью. Растительность их ничего общего не имела с тундровой растительностью, произрастающей сейчас в тех же местах на Чукотке и на севере Аляски. В Берингии она была представлена высокими жесткими травами, а в Европе

также участками леса из хвойных. Благодаря морозной, но сухой малоснежной зиме высокие травы, выросшие за лето, сохранялись всю зиму на корню, как запас сена, которое и служило кормом для травоядных.

Как и другие экосистемы, мамонтовые степи были подвержены тем или иным климатическим воздействиям. В частности, серьезные перестройки они претерпели при наступлении Последнего Ледникового Максимума, когда они были частично уничтожены. Тем не менее в отдельных местах и к югу от границы ледника основные элементы флоры и фауны сохранились, и там после отступления ледника мамонтовые степи восстановились. Исчезли они только при дальнейшем потеплении и изменении характера растительности. Ряд животных вымер, но некоторые еще долго продолжали существовать в изолированных местообитаниях. В частности, последние мамонты, сохранявшиеся на острове Врангеля, исчезли только 4 тыс. лет назад.

Даже краткое рассмотрение истории мамонтовых степей показывает, сколь важна была для их поддержания определенная климатическая обстановка. Хотя никто не сомневается, что первобытные охотники усиленно истребляли именно самых крупных представителей фауны, значение серьезных изменений климата никак нельзя сбрасывать со счетов. Во всяком случае на севере Евразии и Америки потепление, пришедшее на смену последнему оледенению, привело к резкому уменьшению территории тундростепей, на которых только и могли прокормиться мамонты, шерстистые носороги, дикие лошади и другие крупные травоядные. Открытые пространства быстро зарастали кустарниками, а затем и настоящим лесом. Очевидно, что общая численность популяций разных видов мегафауны сильно сократилась к тому времени, когда туда добрались, наконец, охотники.

Недавно это было убедительно показано (Guthrie, 2006) на примере Аляски и Юкона. После Последнего Ледникового Максимума обширные территории там были заняты сухими мамонтовыми степями, на которых из крупных млекопитающих преобладали мамонты и лошади. Однако 13,5 тыс. лет назад, вслед за быстро произошедшим потеплением и увеличением количества выпадающих осадков, степи сменились зарослями кустарников. Появились бизоны и олени, в том числе лоси (а это уже лесные звери), лошади измельчали, а потом вымерли. Мамонты исчезли 12–11,5 тыс. лет назад. Возможно, что появившийся в это время человек сыграл определенную роль в исчезновении этого самого крупного представителя северной мегафауны, но если это и происходило, то на протяжении, по крайней мере, тысячи лет. Основной добычей древних охотников, судя по материалам археологических раскопок, были бизоны и олени.

## 9.6. ВЫМИРАНИЕ ВИДОВ В ИСТОРИЧЕСКУЮ И СОВРЕМЕННУЮ ЭПОХУ

Вымирание видов в результате их прямого истребления человеком или уничтожения мест обитания продолжалось и в историческую эпоху. За последние 500 лет по вине человека исчезло около 850 видов животных. Среди них: стеллерова корова (*Hydrodamalis gigas*), обитавшая только в районе Командорских островов, описанная в 1741 г., а к 1768 г. уже уничтоженная; тур (*Bos primigenius*) — непосредственный предок крупного рогатого скота; квагга (*Equus quagga*) — дикая лошадь (из группы зебр), обитавшая в Южной Африке; сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*), сохранявшийся на Тасмании до 1930 г. (в Австралии он был истреблен значительно раньше); странствующий голубь (*Ectopistes migratorius*); бескрылая гагарка (*Pinguinus impennis*), моа (*Dinornis* spp.) и многие другие.

Особенно не повезло нелетающим островным птицам, быстрая эволюция которых происходила в отсутствие хищников. Среди них упомянутая выше бескрылая гагарка, широко известный маврикийский дронт (*Raphus cucullatus*) и еще несколько видов. Дронты — это крупные нелетающие голуби, которые совсем не боялись человека, и их просто убивали палками. Нередко они становились жертвами оголодавших моряков с заходивших кораблей. Кроме того, с человеком на о. Маврикий проникли собаки и крысы, которые поедали яйца дронта. Самые крупные существовавшие в исторический период птицы — моа, обитавшие в Новой Зеландии, были истреблены местными жителями около 1500 г.

Виды, которым реально угрожает или может угрожать скорое вымирание, вносят в специальные списки — так называемые **Красные книги**. Наряду с региональными книгами (есть, к примеру, Красная книга России и даже Красная книга Москвы) существует и **Красная книга Международного союза охраны природы, МСОП (International Union for Conservation of Nature, IUCN)**, наиболее авторитетное издание, отражающее ситуацию во всем мире.

Конечно, Красные книги охватывают только малую часть всей фауны и флоры, лишь 2–3% видов от их общего числа. Хотя более 70% всех известных науке видов — беспозвоночные (в первую очередь — насекомые), в Красной книге МСОП они почти не представлены: их только 7.5 тыс., в четыре раза меньше, чем позвоночных. Такая диспропорция не удивительна. Позвоночные, особенно крупные млекопитающие и птицы, гораздо лучше изучены и более известны широкой публике. Правда, сохранение крупных животных требует охраны их местообитаний, дающих приют множеству живущих там же мелких животных. Это так называемый **зонтичный эффект**, особенно хорошо выраженный в случае крупных хищников, которым нужна большая территория.

Каждому виду, включенному в Красную книгу МСОП, присваивается определенный статус, отражающий степень угрозы его вымирания. Различают виды: «вызывающие наименьшие опасения» (Least Concern – LC); «находящиеся в состоянии, близком к вызывающему опасения» (Near Threatened – NT); «находящиеся в уязвимом положении» (Vulnerable – VU); «находящиеся в опасности» (Endangered – EN); «находящиеся в критическом состоянии» (Critically Endangered – CR); «исчезнувшие в дикой природе» (Extinct in the Wild – EW), как, например, лошадь Пржевальского; «вымершие», исчезнувшие в историческое время (Extinct – EX).<sup>32</sup>

Специалисты постоянно вносят в Красную книгу разные изменения. И это не только включение новых видов, но и пересмотр их статуса, который может измениться как в лучшую сторону, так и в худшую. Поскольку Красная книга МСОП существует уже более 30 лет, подобные изменения сами по себе есть важный источник информации. В частности, они послужили основанием для оценки состояния видов наземных позвоночных, осуществленной большим коллективом авторов из разных стран, в том числе и из России (Hoffmann et al., 2010).

Из охваченных в данной работе 25 780 видов примерно 1/5 находится под угрозой вымирания. За 30 лет было отмечено 928 случаев смены их статуса в Красной книге. В 68 случаях этот статус улучшился (в основном благодаря мерам по охране данных видов), а в 860 случаях (т.е. в 93%) ухудшился: виды еще больше приблизились к границе вымирания. За период с 1996 по 2008 г. для млекопитающих, с 1988 по 2008 г. для птиц и с 1980 по 2004 г. для земноводных ежегодно в среднем 52 вида перемещались на одну категорию ближе к вымиранию.

Наиболее тревожная ситуация сложилась с земноводными: из 6247 известных видов в Красную книгу МСОП включен 41%, а скорость приближения к вымиранию среди них самая высокая. Начиная с 1980 г. исчезли с лица Земли девять видов земноводных. Еще 65 видов земноводных считаются «вероятно вымершими». Помимо уничтожения местобитаний (это одна из основных причин вымирания видов во всех группах животных) в тропических и субтропических районах Америки и Австралии земноводные очень страдают из-за хитридиомикоза — заболевания, вызванного паразитическим грибом *Batrachochytrium dendrobatidis*.

Наиболее благополучная (хотя тоже тревожная) ситуация с птицами. Из известных 9895 видов в Красную книгу включены 13%, но и здесь средний статус видов меняется в сторону вымирания. Между 1988 и 2008 гг. с лица

<sup>32</sup> Русскоязычная версия разработанных Международным союзом охраны природы «Категорий и критериев Красного списка МСОП. Версия 3.1» (МСОП, 2001), размещенная на официальном сайте этой организации (<http://www.iucnredlist.org/>), предлагает несколько иной перевод стандартных англоязычных терминов для обозначения уровней угрозы вымирания. Заметим, что нам перевод А. М. Гилярова представляется более удачным (прим. ред.).

Земли исчезли два вида птиц — дрозд камао (*Myadestes myadestinus*) с одного из Гавайских островов и алаотранская поганка (*Tachybaptus rufolavatus*), встречающаяся ранее на озере Алаотра на Мадагаскаре. Еще шесть видов птиц числятся как «скорее всего вымершие».

Среди млекопитающих, по-видимому, следует считать вымершим пресноводного дельфина байцзи (*Lipotes vexillifer*), жившего в реке Янцзы в Китае, хотя официально в Красной книге МСОП это пока не подтверждено.

## 9.7. УНИЧТОЖЕНИЕ ПРИРОДНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ КАК ОСНОВНАЯ ПРИЧИНА КРИЗИСА БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Основная причина катастрофически быстрого снижения биоразнообразия — утрата местообитаний, т.е. уничтожение среды, необходимой для существования тех или иных организмов. Если не брать в расчет территории, занятые вечными льдами и пустынями, то примерно половина оставшейся поверхности материков используется как поля и пастбища. Некоторые природные экосистемы фактически полностью уничтожены человеком; так, весь пояс степей в Евразии и прерий в Америке превращен в поля. Чтобы освободить пространство, необходимое для ведения сельского хозяйства, сводились леса.

В Западной Европе особенно интенсивное уничтожение лесов велось с XI по XVI в. Древесина использовалась как топливо и строительный материал; так, вся Венеция стоит на сваях, вертикально вбитых в илистый грунт стволах крупных деревьев. Под храм XVII в. Санта-Мария дела Салюте вбито 1105 657 стволов ольхи, дуба и лиственницы. Общее число срубленных для строительства Венеции деревьев с трудом поддается оценке. Без использования древесины, причем особых пород, не могли обойтись и в последующие эпохи. Так, для постройки одного боевого корабля эскадры вице-адмирала Горацио Нельсона (1800-е гг.) нужно было иметь 6000 зрелых дубов. Древесина использовалась также как топливо для первых пароходов, что имело своим печальным последствием сведение лесов по берегам крупных судоходных рек.

В последние полтора столетия произошло сильное сокращение площади тропических лесов — самых богатых видами экосистем планеты. Зрелых тропических лесов осталось 7.5 млн км<sup>2</sup>, хотя еще в 1947 г. их площадь оценивалась в 15–16 млн км<sup>2</sup>. Некоторые районы пострадали особенно сильно: так, в Юго-Восточной Азии утрачено 88% дождевых тропических лесов, в Западной Африке почти начисто сведены прибрежные дождевые леса. Очень сильно пострадали леса Центральной Америки: за последние 40 лет их уничтожено 40%. Более или менее еще сохраняется большой массив тропических лесов бассейна Амазонки, но и там идут вырубки, несмотря на усилия правительства Бразилии по сохранению уникальной экосистемы.

Продукты, получаемые на возделываемых землях, зачастую не потребляются на месте, а становятся предметом экспорта. Такое ориентированное на экспорт производство может наносить серьёзный урон биоразнообразию стран-экспортеров. Примерами могут служить выращивание кофе и какао в Мексике и странах Латинской Америки, производство сои и мяса в Бразилии, заготовка древесины и рыбная ловля в Папуа — Новой Гвинее, плантации масличной пальмы в Индонезии и Малайзии. Исследователи предлагают даже различать страны — экспортеры биоразнообразия и страны — импортеры биоразнообразия (Lenzen et al., 2012).

Главные импортеры биоразнообразия — США, Япония, страны Европейского союза, Южная Корея, Канада. Главные экспортеры — Индонезия, Мадагаскар, Папуа — Новая Гвинея, Малайзия, Филиппины, Шри-Ланка, Таиланд, Россия, Камбоджа, Камерун. Именно в последней группе стран отмечено наибольшее число случаев угрозы видам животных и растений от производства товаров, идущих на экспорт. Политика охраны природы в странах — импортерах биоразнообразия ориентирована прежде всего на сохранение местной фауны и флоры при стремлении вывезти вредные для природы производства за пределы своей страны.

В странах — экспортерах биоразнообразия уничтожаются места обитания очень редких, находящихся на грани исчезновения видов. В Малайзии в результате ведения сельского хозяйства (главные продукты экспорта: пальмовое масло, каучук, какао) в критическом состоянии находятся 135 видов животных, в Индонезии — 294 вида. На Филиппинах под угрозой находятся 420 видов животных, из них 28 — в критическом состоянии. В Таиланде 352 вида под угрозой, из них в критическом состоянии — 28. Ответственность за катастрофически быстрое снижение биоразнообразия должна быть каким-то образом разделена между странами-производителями и странами-потребителями, между экспортерами и импортерами. Долю ответственности должны взять на себя и торгующие организации.

В условиях растущих цен на нефть повсеместно растет интерес к использованию биотоплива. В принципе с экологической точки зрения биотопливо следует приветствовать, поскольку оно является «углерод-нейтральным». Выделяемый при его сжигании  $\text{CO}_2$  был сравнительно недавно поглощен культивируемыми растениями из воздуха и связан в ходе фотосинтеза в органическом веществе. Однако подготовка будущих плантаций ведет прежде всего к уничтожению естественной растительности. Особенно велик ущерб в тропиках, в развивающихся странах с очень низким доходом населения. В Малайзии и Индонезии под плантации завезенной из Африки масличной пальмы (*Elaeis guineensis*) на значительных площадях вырубаются влажные тропические леса. На островах Борнео и Суматра эти леса служат местом обитания последних живущих в природе орангутанов, не говоря о множестве

других самых разных животных. Изображение орангутана все чаще используется в странах Юго-Восточной Азии как символ борьбы с биотопливом, поскольку расширение территорий, отводимых под соответствующие культуры, чревато скорым исчезновением этого вида (прежде всего суматранского подвида) с лица Земли.

Уничтожение естественно сложившихся сообществ растений и животных для того, чтобы культивировать на освобожденных территориях крайне небольшое число видов (в каждом конкретном месте — монокультуру), и есть основная причина кризиса биоразнообразия. Даже если вдруг будут приняты самые решительные и незамедлительные меры по охране всех находящихся под угрозой видов, то окажется, что восстанавливающимся популяциям некуда будет расселяться. Одна из книг немецкого зоолога Б. Гржимека, изданная в оригинале еще в 1954 г. (русский перевод — 1978 г.), называлась очень точно: «Для диких животных места нет». С тех пор прошло почти 60 лет. Места для диких животных стало еще меньше.



# Глава 10

## ЧЕЛОВЕЧЕСТВО КАК ЧАСТЬ БИОСФЕРЫ

Примерно 160–200 тысяч лет назад, относительно недавно, если вспомнить, что возраст биосферы — 3,5 млрд лет, в Восточной Африке уже существовала небольшая популяция людей, анатомически неотличимых от современных. Их и относят к *Homo sapiens* — виду, к которому принадлежим мы все, независимо от расовых или каких-либо других особенностей нашего строения, физиологии и поведения. Именно «сапиенсы» впоследствии расселятся по всему миру, вытеснят еще остававшихся других гоминид (представителей семейства человекообразных), прежде всего ближайших своих родственников — неандертальцев. Кроме того, они придумают такие технологии, которые радикально изменят ландшафты на значительной части поверхности суши, затронут прибрежные районы океана и повлияют даже на состав атмосферы. Короче, они создадут ту среду, в которой мы живем сейчас.

Не следует, однако, преувеличивать воздействие человека на биосферу. Глобальные круговороты углерода, кислорода, азота и других важнейших для жизни элементов как определялись деятельностью бактерий, так и определяются ею сейчас. К бактериям как важнейшим двигателям круговоротов прибавились позже (примерно 400 млн лет назад) только наземные растения и грибы. Деятельность человека, конечно, влияет на глобальные круговороты углерода, азота и фосфора, но, как правило, результаты этого влияния сводятся только к некоторым модификациям. **Основное воздействие человека на биосферу проявляется в другом — прежде всего в уничтожении сложившихся природных ландшафтов и замене их ландшафтами окультуренными** — полями, плантациями, пастбищами. Если не учитывать территории, покрытые ледниками, то под влиянием человека оказывается примерно 50% всей оставшейся поверхности суши. Производство пищи по своим масштабам — это уже биосферный процесс. Специалисты говорят, что если бы не современные методы ведения сельского хозяйства, то площадь, занимаемая полями, составляла бы 50% всей свободной от ледников поверхности Земли. Города занимают площадь, составляющую почти 3% от всей площади суши. Колоссальный ущерб наносит деятельность человека биоразнообразию (см. предыдущую главу).

## 10.1. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА И РАССЕЛЕНИЕ ЕГО ПО ПЛАНЕТЕ

За последние 20 лет в изучении ископаемых предков человека достигнут огромный прогресс (см. прекрасный обзор А. В. Маркова, 2012). Это связано как с внедрением новых методов исследования, что привело к расшифровке геномов ныне живущих и некоторых вымерших гоминид, так и с расширением работ по поиску новых ископаемых останков древних людей и их родственников. Из ныне живущих человекообразных обезьян ближайший наш родственник — шимпанзе. Самых шимпанзе разделяют сейчас на два вида: обыкновенный шимпанзе (*Pan troglodytes*) и карликовый шимпанзе, или бонобо (*Pan paniscus*). Но линии этих двух видов разошлись сравнительно недавно — 1,5–2 млн лет назад, а вот линии сапиенсов и шимпанзе разделились гораздо раньше, примерно 6–7 млн лет назад. Это разделение совпало по времени с довольно резким изменением климата в Восточной Африке — похолоданием и аридизацией (наступлением более засушливых условий). Леса стали отступать (деревьям всегда нужно много влаги), а их место заняла саванна, где открытые участки, занятые травянистой растительностью, чередовались с разреженным лесом. Один из разошедшихся видов (шимпанзе) так и остался лесным обитателем, как его предки, а вот другой, давший линию, приведшую в конце концов к сапиенсам, вышел на открытую местность. При этом ему пришлось встать на две ноги и выпрямиться во весь рост.

До недавнего времени самым далеким достаточно хорошо изученным двуногим предком человека считалась знаменитая Люси, жившая в Восточной Африке 4,0–3,9 млн лет назад и отнесенная к виду *Australopithecus afarensis*. Свое имя эта особь женского пола получила потому, что в лагере археологов в это время на магнитофоне то и дело прокручивали песню ансамбля «Битлз» «Люси на небесах с алмазами» (*Lucy in the Sky with Diamonds*). Но в 2009 г. вышел специальный номер журнала *Science*, посвященный находке скелетных останков самки гоминид, получившей имя Арди, — представителя более древнего вида *Ardipithecus ramidus*, жившего 4,4 млн лет назад. Хотя Арди передвигалась в основном на двух ногах, обитала она все же в лесу (возможно, разреженном), а не в открытой саванне.

Переход к бипедализму, двуногому хождению, был очень важным шагом в становлении древнего человека. Во-первых, это давало возможность видеть окрестности, что в высшей степени актуально для любого млекопитающего, живущего на открытой местности. Только так можно было найти достаточно крупную добычу (в частности, особо привлекала древнего человека свежая падаль — остатки пиршества саблезубых кошек) и вместе с тем вовремя заметить тех хищников, которые сами представляют большую опасность и от которых надо держаться подальше. Во-вторых, на двух ногах можно было гораздо быстрее бегать — ведь предкам человека, обитавшим в лесу, нужно было прежде

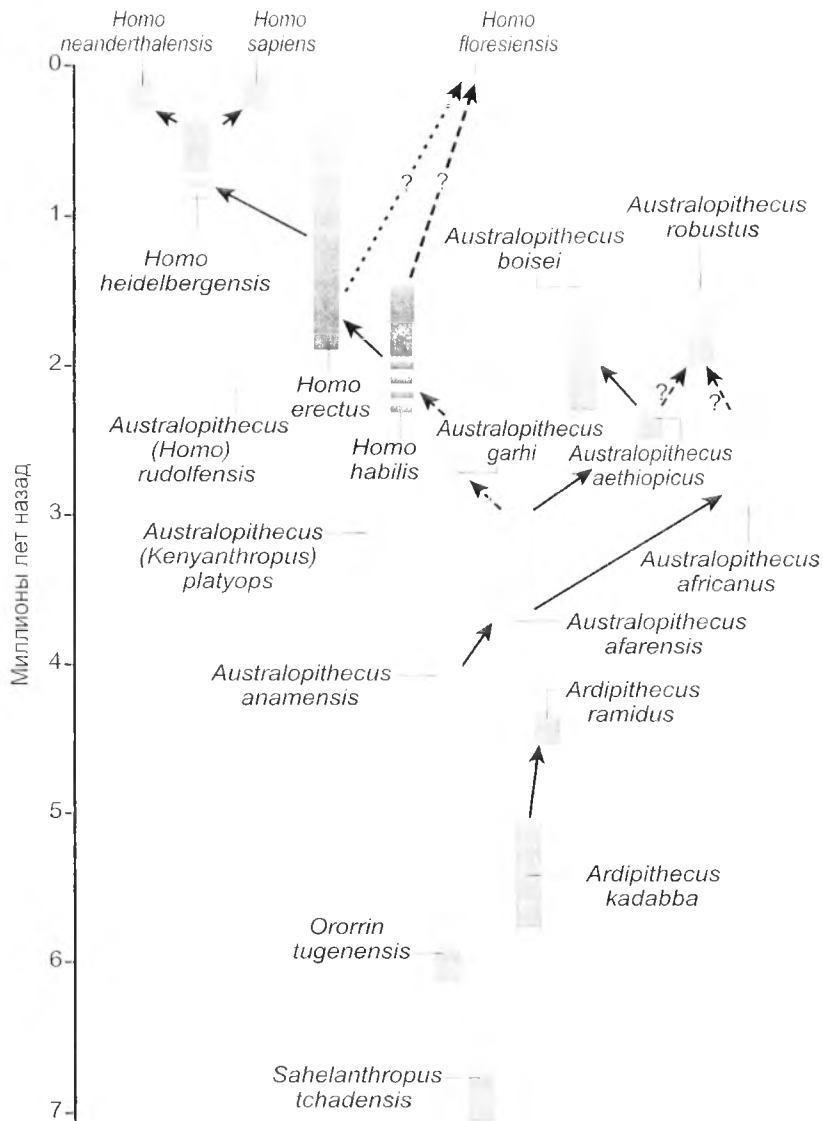
всего хорошо лазить по деревьям, а не бегать. В-третьих, передние конечности (руки) оказывались свободными и ими легко можно было взять палку, камень, а потом научиться совершать и куда более сложные действия.

Несколько миллионов лет назад разных видов двуногих гоминид, которых условно уже можно назвать людьми, существовало довольно много, а судя по тому, как быстро находят все новых и новых представителей, нам известна только очень небольшая их часть (рис. 21). Почти два миллиона лет продолжалось существование на Земле одного из наших предков — *Homo erectus*, **человека прямоходящего**. Эректус оказался весьма успешным видом, так как достиг высокой численности и из Африки широко распространился по Евразии, дойдя до территории современного Восточного Китая (останки эректусов там были давно известны как синантропы). Эректусы изготавливали каменные орудия, сначала довольно примитивные, так называемой олдувайской культуры, а затем и куда более совершенные — ашельской культуры. Они, по-видимому, пользовались огнем, хотя вряд ли могли его добывать сами.

Последние эректусы существовали тогда, когда уже появились первые сапиенсы и **неандертальцы**. Но до этого от *Homo erectus* чуть менее миллиона лет назад должна была отделиться линия, приведшая к возникновению **гейдельбергского человека** (*Homo heidelbergensis*). О существовании гейдельбергского человека мы судим в основном по многочисленным оставшимся каменным орудиям, костных же фрагментов сохранилось мало. Примерно 400—300 тыс. лет назад от гейдельбергского человека началась линия неандертальцев (*Homo neanderthalensis*). Возможно, это имело место в Передней Азии, после чего неандертальцы заселили Европу и распространились далеко на восток вплоть до юга Сибири. В Европе они существовали еще 40—30 тыс. лет назад и вымерли, по-видимому не выдержав конкуренции с сапиенсами. Будучи очень крепкого сложения, неандертальцы легче, чем другие гоминиды, приспособлялись к более холодному климату.

Другая линия гейдельбергских людей, отделившись 300—200 тыс. лет назад, впоследствии дала сапиенсов (рис. 21), или, как осторожно выражаются антропологи, «людей, анатомически не отличающихся от современных». Самые ранние хорошо сохранившиеся костные останки настоящих сапиенсов найдены на юге Эфиопии и датированы весьма точно:  $195 \pm 5$  тыс. лет назад.

Совершенствование методов молекулярной генетики позволило расшифровать (хотя и не полностью) геном неандертальца — нашего ближайшего родственника среди вымерших гоминид. Сравнение его с геномами современных людей показало, что вскоре после разъединения этих видов они все же изредка скрещивались. По подсчетам специалистов, неандертальских генов у нас 1—4%. Но присутствуют они только у европейцев и азиатов. А вот у коренных обитателей Африки их нет. Данное обстоятельство — свидетельство того, что встреча сапиенсов и неандертальцев



**Рис. 21.** Генеалогическое древо человека. *Homo floresiensis* наиболее тесно связан с ранним *H. erectus*, но в то же время обнаруживает некоторое сходство с *H. habilis*. В любом случае признание *Homo floresiensis* как вида требует пересмотра того, как мы определяем виды рода *Homo* и как они были связаны друг с другом. Хорошо известные отношения обозначены сплошными стрелками; менее надежные отношения — пунктирными стрелками. Вертикальные полосы с разрывами показывают неопределенность знаний о том, когда вид эволюционировал или вымер (по Lieberman, 2009, p. 42)

произошла не в Африке, а, видимо, где-то в Передней Азии уже после того, как некоторая группа сапиенсов мигрировала из Африки на восток, начав свое постепенное расселение по Евразии.

Первые сапиенсы, обитавшие в Восточной Африке, довольно быстро увеличивали свою численность, что не могло не приводить к напряженной внутривидовой конкуренции за места обитания (прежде всего — территорию, где можно добыть пищу). Кроме того, конкуренция, видимо, была и с другими жившими там гоминидами. Во всяком случае, примерно 125 тыс. лет назад сапиенсы мигрировали на север, через тогда еще зеленую Сахару до устья Нила, а затем на восток, в близлежащие районы Леванта. Эта популяция позднее, примерно 90 тыс. лет назад, вымерла при очередном сильном похолодании. Второй «исход» сапиенсов из Африки, примерно 85 тыс. лет назад, был более удачным, хотя начало его было довольно сложным: Красное море обходили не с севера, как в первый раз, а с юга. При этом нужно было переправиться через Баб-эль-Мандебский пролив, соединяющий Красное море с Аденским заливом Индийского океана. Сейчас этот пролив — глубокий и отличающийся быстрым течением, но были периоды в недавней истории Земли, когда из-за падения уровня океана он превращался в череду отмелей. Правда, исследователи отмечают, что сильное понижение уровня океана произошло в период максимума оледенения, а это было уже значительно позже. Так что загадка остается.

Переправившись на юг Аравийского полуострова, древние люди начали свой долгий путь на восток по берегу Индийского океана. Затем они обогнули полуостров Индостан, далее остров Борнео, который тогда был еще не островом, а соединялся с материком, и, так же двигаясь по берегу уже Тихого океана, достигли современного Восточного Китая. Расселение сапиенсов по Евразии было прервано природной катастрофой — чудовищным по силе извержением вулкана Тоба на Суматре, произошедшим  $73\,000 \pm 4\,000$  лет назад. Объем выброшенного тогда материала более чем в 100 раз превышал выбросы вулкана Тамбора в Индонезии при извержении 1815 г., крупнейшем известном для исторического времени, приведшем к очень сильному похолоданию в Северном полушарии (недаром 1816 год в Европе называли «годом без лета»). В результате извержения вулкана Тоба значительная часть Южной Азии покрылась слоем вулканического пепла толщиной 15 см. Средняя температура для всей поверхности Земли понизилась на  $3-5^{\circ}\text{C}$ , что подтверждается и данными анализа ледовых кернов из Гренландии. Вся жизнь на огромной территории Юго-Восточной Азии была уничтожена. Численность сапиенсов, обитавших за пределами Африки, резко снизилась.

По-видимому, именно тогда (хотя полного единства во взглядах среди специалистов нет) и наблюдалось прохождение сапиенсов через «**бутылочное горлышко**» **низкой численности**, когда вся популяция сапиенсов насчи-

тывала от 3 до 10 тыс. человек. Вот от этой популяции, жившей, возможно, где-то в Передней Азии 60 тыс. лет назад (или, если выражаться более осторожно, в интервале от 65 до 45 тыс. лет назад), пошло новое расселение человека по берегу Индийского океана вплоть до Австралии. Естественно, что такая небольшая группа особей отличалась малым генетическим разнообразием в сравнении с той популяцией, возможно, даже несколькими популяциями сапиенсов, которые продолжали жить в Африке. Более того, по мере расселения людей по Евразии их генетическое разнообразие снижалось все в большей и большей степени, что сейчас доказано многочисленными данными молекулярной генетики (Henn et al., 2012), а также анализом измерений черепов (Manica et al., 2007). Причина такого снижения разнообразия понятна — ведь при своем продвижении на восток не вся популяция снималась с места и мигрировала. Всегда это была какая-то часть, выборка, из которой при продолжении миграции была новая выборка — и так далее.

В Австралию люди проникли 45 тыс. лет назад. Значительная часть Евразии заселялась в период от 45 до 25 тыс. лет назад. Переселение людей из Азии в Америку происходило по сухопутному мосту — Берингии, соединившей Чукотку и Аляску. Началось оно, скорее всего, в промежутке между 22 и 16 тыс. лет назад, а 15 тыс. лет назад люди присутствовали уже как в Северной, так и в Южной Америке. Таким образом, к этому времени *Homo sapiens* обитал на всех континентах. Ни один другой представитель гоминид не смог достичь такого успеха.

Каковы причины столь стремительного расселения *Homo sapiens* по нашей планете? Почему ни один из его предшественников, в том числе эректус и неандерталец, сумевшие значительно увеличить ареал своего первоначального распространения, не смогли достичь подобного успеха? Прежде чем пытаться ответить на этот вопрос, надо понять, что заставляло определенную часть популяции сниматься с места и двигаться в еще неизведанные края. Здесь исследователи в общем единодушно говорят о двух причинах.

Первая причина — истощение ресурсов в местах большого скопления людей. Не следует забывать, что все они были охотниками-собираателями, а для того, чтобы прокормить семью (в которой на самом деле все, кроме малых детей, участвовали в добычании пищи), им требовалась довольно обширная территория. Пищевых ресурсов на этой территории постепенно становилось все меньше и меньше, что заставляло человека двигаться в новые места.

Вторая причина — это заболевания, неизбежно возникавшие в местах скопления большого числа людей. Патогенные организмы долгое время сохранялись в жилищах и около них. Недавнее эпидемиологическое исследование, проведенное во временных поселениях пигмеев в Центральной Африке, показало, что пробы почвы, взятые с утоптаных и тщательно выметенных пло-

щадок перед хижинами, содержат очень много патогенных микроорганизмов (Henn et al., 2012). Древние люди, конечно, не могли знать о механизмах возникновения заболеваний, но некий эмпирический опыт накапливался. Кроме того, работал и демографический фактор: в популяциях, долго проживающих на одном и том же месте, рождаемость снижалась, а смертность порой была даже выше, чем в группе мигрантов.

Подчеркнем, однако, что истощение ресурсов и рост заболеваемости — это факторы, которые действовали по отношению не только к сапиенсам, но и к другим расселяющимся гоминидам. Успех человека, очевидно, объяснялся некими особенностями, которые не были столь хорошо выражены у его ближайших родственников. Речь идет прежде всего о необычайно быстром и успешном развитии «культуры», под которой антропологи подразумевают передачу из поколения в поколение знаний и умений не генетическим, врожденным путем, а через обучение, путем наблюдения за соседями и родственниками. Важно и то, что родители, носители определенных культурных навыков, специально передавали свой опыт детям. В зачаточной форме культура есть и у ныне живущих обезьян. В частности, много культурных навыков, причем нередко разных в отдельно живущих группах особей, выявлено у шимпанзе (Whiten et al., 1999). Эти обезьяны показывают своим детям, как использовать камни для разбивания твердой скорлупы орехов или как с помощью очищенной палочки можно доставать вкусных термитов, как строить гнезда на деревьях для ночевки и т. д.

Примерно 45–35 тыс. лет назад произошло то, что археологи традиционно называли «верхнепалеолитической революцией», — скачок в культурном и технологическом развитии человека. Именно тогда сапиенсы проникли в Европу и вытеснили неандертальцев. Но, как подчеркивает А. В. Марков (2012), согласно последним исследованиям, скачок был не таким уж резким, а весьма совершенные орудия человек начал изготавливать даже раньше. Однако по мере расселения его по Евразии, а потом и по Америке, как мы видим, каменные орудия становятся особенно хорошо обработанными, более изощренными и приспособленными для строго определенных целей. Чтобы изготовить такое орудие, нужно не только перенимать опыт соплеменников, но и самому в каждом случае проявлять немалую сообразительность и умение координировать сложные манипуляции.

Безусловно, немаловажное значение имело и то, что свою первую длительную миграцию за пределы родной Африки человек совершал по побережью Индийского океана. Во-первых, по берегу передвигаться значительно легче. Во-вторых, на берегу, в литоральной (приливно-отливной) зоне, всегда можно найти пищу, прежде всего моллюсков. Кучи оставшихся раковин маркируют путь древнего человека.

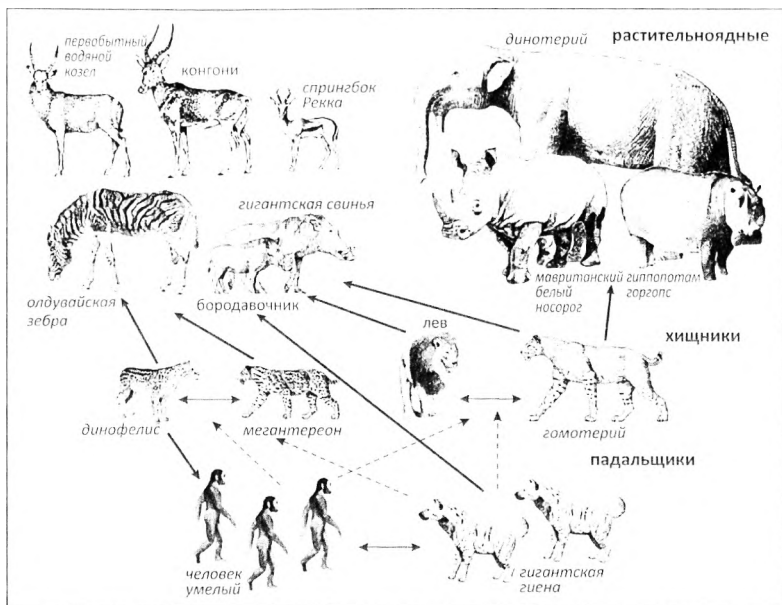
## 10.2. ОТ ОХОТЫ И СОБИРАТЕЛЬСТВА К СЕЛЬСКОМУ ХОЗЯЙСТВУ

Когда древние люди оказались не в густом тропическом лесу, а в саванне, где участки леса перемежались с открытыми участками, они к собирательству прибавили охоту. В это время саванна была населена множеством крупных млекопитающих, как травоядных, так и хищников. Слоны, бегемоты, носороги были, конечно, слишком крупной добычей для человека (хотя потом он научился справляться и с ними). Бродили по саванне и различные копытные: юлорогие (всевозможные антилопы), а также лошади (зебры). Кроме того, были крупные свиньи. И очень много хищников, преимущественно представителей семейства кошачьих, а также гиеновых. Большинство этих хищников уже давно вымерли, хотя некоторые остались, например лев. Идущие на охоту люди всегда должны были опасаться, как бы самим не стать добычей хищников. Охота была возможна только при высокой степени согласованности действий и использовании достаточно совершенных орудий.

Но, по-видимому, основным способом получения мясной пищи древними людьми была все же не настоящая охота, а **использование свежей падали**, остатков пиршества хищников. Особую «услугу» человеку оказывали саблезубые кошки (Марков, 2012). Об этом уже не раз писали палеоантропологи (Lewis, 1997), а недавно эту идею подробно развил А. В. Лопатин (2010). Дело в том, что у саблезубых кошек очень своеобразное строение зубного аппарата. Он великолепно приспособлен для умерщвления добычи, разрывания кожи и отрывания крупных кусков мяса. Но вот обгладывать кости саблезубые кошки не могли. Поэтому оставшиеся недоеденные туши антилоп, зебр и свиней служили лакомой добычей для падальщиков. Особенно эффективным хищником был мегантереон — саблезубая кошка с массой тела около 100 кг. Более крупная, весящая около 190 кг саблезубая кошка, гомотерий, представляла серьезную опасность для древнего человека (рис. 22). Нашим предкам приходилось быть очень осторожными, наблюдая за завалившимися антилопу саблезубыми кошками, чтобы потом забрать свою порцию мяса и уйти. Это, конечно, возможно только при согласованных действиях коллектива охотников и наличии хороших инструментов для быстрой разделки туши. Куски мяса нужно было сразу же унести и спрятать в надежном месте. Важно и то, что основные конкуренты человека в потреблении падали, гиены, вели преимущественно ночной образ жизни, а человек был дневным существом. Кроме того, гиены плохо бегают, и древние люди вполне могли от них убежать.

Значительное увеличение содержания мяса в рационе древнего человека привело к тому, что его пища стала более калорийной, при этом на сам процесс добывания пищи стало тратиться меньше времени. Соответственно, высвободилось время на другую важную активность, например изготовление все более совершенных каменных орудий. Все это способствовало развитию





**Рис. 22.** Схематическое изображение пищевых отношений между крупными млекопитающими, включая человека, около 2 млн лет назад. Слошшые толстые стрелки указывают на хищнические связи, пунктирные — на следоваше за охотником в расчете поживиться остатками, сплошные тонкие — указывают на конкурентов. Наклонный шрифт — вымершие виды (по Лопатину, 2010, с. 40)

мозговой деятельности и лучшей коммуникации между членами совместно живущей группы. Особенно важным было постепенное введение практики использования огня.

Существует довольно много примеров того, что огнем пользовались уже эректусы. Но первый настоящий очаг, найденный на территории современного Израиля, который датируется довольно точно, имеет возраст 790 тыс. лет. Очевидно, древние люди (еще не сапиенсы, по их непосредственные предки — гейдельбергские люди) умели поддерживать огонь в этом очаге и пользовались им многократно. Приготовленное на огне мясо усваивалось гораздо лучше, что в свою очередь положительно сказывалось на общем качестве питания (подробности см. в обзоре А. В. Маркова, 2012). Овладение огнем — важнейший шаг как в развитии самого человека, так и в расширении его воздействия на окружающую природу.

Будучи охотником-собирателем, владеющий огнем и умеющий делать все более совершенные каменные орудия *Homo sapiens* постепенно осваивал все континенты. Переход к оседлому образу жизни происходил постепенно, но уже 11 тыс. лет назад, а возможно, и раньше, 13 тыс. лет назад, началось одо-

машинивание и введение в культуру нескольких видов растений. Конечно, сначала люди просто собирали семена дикорастущих растений (например, ближайших родственников ячменя, пшеницы и ржи) и перетирали их на камнях в муку. Жернова, ступка и пестик возникли раньше, чем какие-то растения были введены в культуру. Но постепенно происходил отбор по тем признакам, которые представлялись человеку наиболее ценными.

По-видимому, введение в культуру злаковых хлебных культур произошло впервые 13–10 тыс. лет назад в пределах региона, известного среди археологов как Плодородный полумесяц. На карте он выглядит действительно как полумесяц, охватывающий низовья Нила, земли Леванта (территория на востоке Средиземноморья, где сейчас располагаются Сирия, Ливан, Израиль, Иордания, Турция) и Месопотамии (рис. 23). На этой территории весной выпадает довольно много осадков (относительно окружающих ее очень засушливых регионов), а почвы характеризуются высоким плодородием. Плодородный полу-

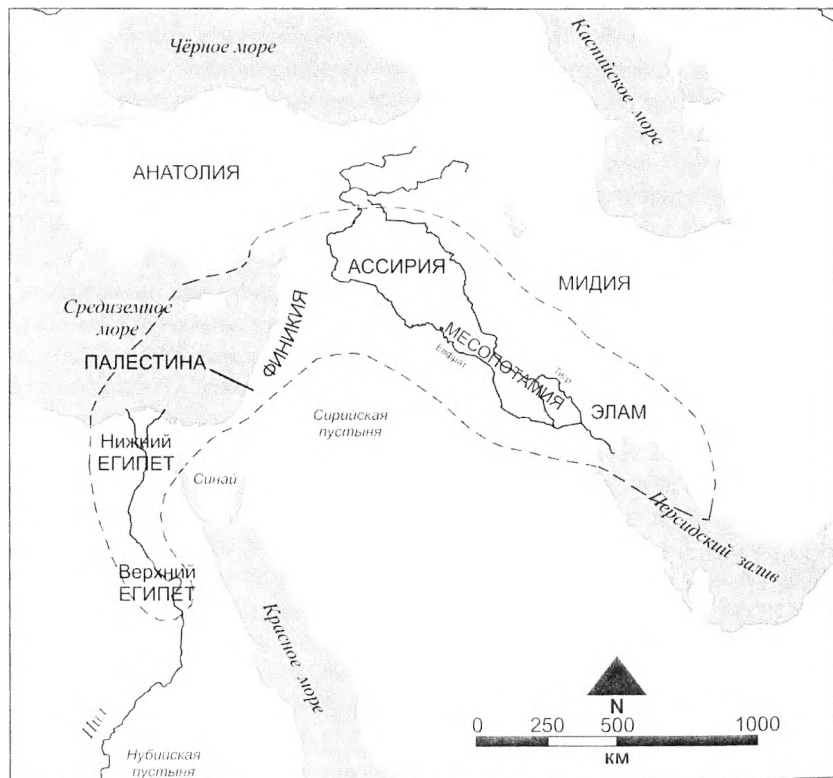


Рис. 23. Карта Плодородного полумесяца (по [http://ru.wikipedia.org/wiki/Плодородный\\_полумесяц](http://ru.wikipedia.org/wiki/Плодородный_полумесяц))

месяц связывает районы Древнего Египта и Месопотамии, и поэтому его справедливо считают колыбелью человеческой цивилизации. Первыми растениями, введенными в культуру в разных местах Плодородного полумесяца, были злаки: ячмень (*Hordeum spontaneum*), беотийская пшеница (*Triticum boeoticum*), пшеница двузернянка (*Triticum dicoccoides*) и рожь (*Secale cereale*), а также бобовые: чечевица (*Lens spp.*) и горох (*Pisum sativum*). Поскольку переход от сбора семян дикорастущих растений до введения их в культуру может быть весьма растянут во времени, датировать по археологическим данным, когда именно произошло одомашнивание, довольно трудно. Недавно, правда, были получены замечательные данные при новых раскопках, проведенных немецкими и иранскими археологами на территории Западного Ирана, в горах Загроса (кстати, это самая восточная точка в пределах Плодородного полумесяца, где обнаружены свидетельства введения в культуру зерновых).

Авторам этой работы (Riehl et al., 2013) повезло: в помещении, которое они раскопали, издавна обрабатывали собранные семена, причем время от времени там делали пол из глины. Соответственно, отдельные археологические слои оказались четко разделенными. В наиболее древних слоях (примерно 11 тыс. лет назад) довольно много остатков дикого ячменя. Позднее, примерно 9800 лет назад, все в большем количестве начинают встречаться колоски окультуренной пшеницы двузернянки — крупные ее семена уже не могли распространяться сами, без помощи человека. В западных районах Плодородного полумесяца это произошло несколько раньше, 10 500—10 000 лет назад. Примерно тогда же в этих районах одомашнили козу.

Область Плодородного полумесяца была первая, но не единственная, где начали вводить в культуру местные растения. Центры происхождения культурных растений давно уже интересовали ученых: в частности, этим в 1920—1930-х гг. занимался выдающийся наш соотечественник Н. И. Вавилов. Он выделял семь территорий (порой довольно обширных), где происходило введение в культуру тех или иных растений. Современные исследователи, опираясь на большой материал, но подходя строже к его анализу, обычно выделяют от 5 до 11 центров происхождения культурных растений. Помимо области Плодородного полумесяца, это Мезоамерика (центральная и южная часть Мексики и прилегающие части Центральной Америки), давшая кукурузу (9—8 тыс. лет назад), а до этого еще тыкву, восточная часть Северной Америки, где в культуру был введен подсолнечник (5 тыс. лет назад), Южная Америка, где в разных местах одомашнили картофель, батат и арахис. В Восточном Китае были окультурены рис и просо. В Африке южнее Сахары — сорго и африканский рис. В высокогорной части Новой Гвинеи — банан.

Область Плодородного полумесяца, безусловно, имела особое значение как родина основных зерновых культур, распространившихся по всей Евразии. И дело не только в благоприятном средиземноморском климате, но

и в составе растений. Обилие однолетних злаков, часто произрастающих большими куртинами и дающих большое количество достаточно крупных семян (а именно таковыми были дикий ячмень и дикие формы пшеницы), позволяли вполне успешно развиваться примитивному сельскому хозяйству — исключительно за счет сбора и обработки семян естественно растущих, еще не культивируемых специально растений. Это было первым шагом к их последующему культивированию.

Сельскохозяйственные культуры из центров своего происхождения постепенно распространялись по всем континентам, за исключением Австралии (рис. 24). Примерно 2500 лет назад на большей части территорий, где обитал человек, уже существовало сельское хозяйство. Так, пшеница двузернянка из области Плодородного полумесяца, введенная там в культуру 10.5 тыс. лет назад, уже через 2 тыс. лет достигла территории Греции, а еще через тысячу лет — территории современной Германии. Джаред Даймонд (2009) замечает, что распространение культурных растений значительно легче шло в широтном направлении, чем в меридиональном. А если провести оси вдоль наибольшего измерения континентов, то оказывается, что только Евразия ориентирована в широтном направлении, остальные континенты более узкие и вытянуты в меридиональном направлении. Трудности распространения многих растений в направлении север — юг связаны с тем, что их жизненный цикл очень зависит от фотопериода (длины светового дня). Так называемые растения «короткого дня» просто не дойдут до стадии цветения или плодоношения, если попадут в условия «длинного дня», причем особенно это проявляется у растений тропиков.<sup>33</sup>

Конечно, зависимость от фотопериода в некоторой степени существовала и у предков зерновых культур из области Плодородного полумесяца, но распространение на север уже окультуренных форм шло очень постепенно, и необходимые признаки отбирались человеком.

**Параллельно с введением в культуру определенных растений происходило и одомашнивание животных.** Видимо, первыми домашними животными стали: коза, ее диким предком был безоаровый козел (*Capra aegagrus*), и овца, ее диким предком был азиатский муфлон (*Ovis orientalis*). Оба эти вида сохранились в природе и до сих пор широко распространены в Юго-Западной Азии. Видимо, несколько позднее и в разных местах независимо произошло одомашнивание тура (*Bos primigenius*), давшего крупный рогатый скот (корову). Тур был широко распространен в Евразии. Его ареал охватывал Европу и тянулся широкой полосой на восток вплоть до Тихого океана. Особый подвид тура обитал в Северной Африке. Последние дикие туры еще

<sup>33</sup> Растения «длинного дня» зацветают, когда световой день становится больше 12 часов. Напротив, т.н. растения «короткого дня» (к ним относятся выходцы из тропиков и субтропиков) в условиях умеренных широт не зацветают до тех пор, пока световой день не станет короче 12 часов (прим. ред.).

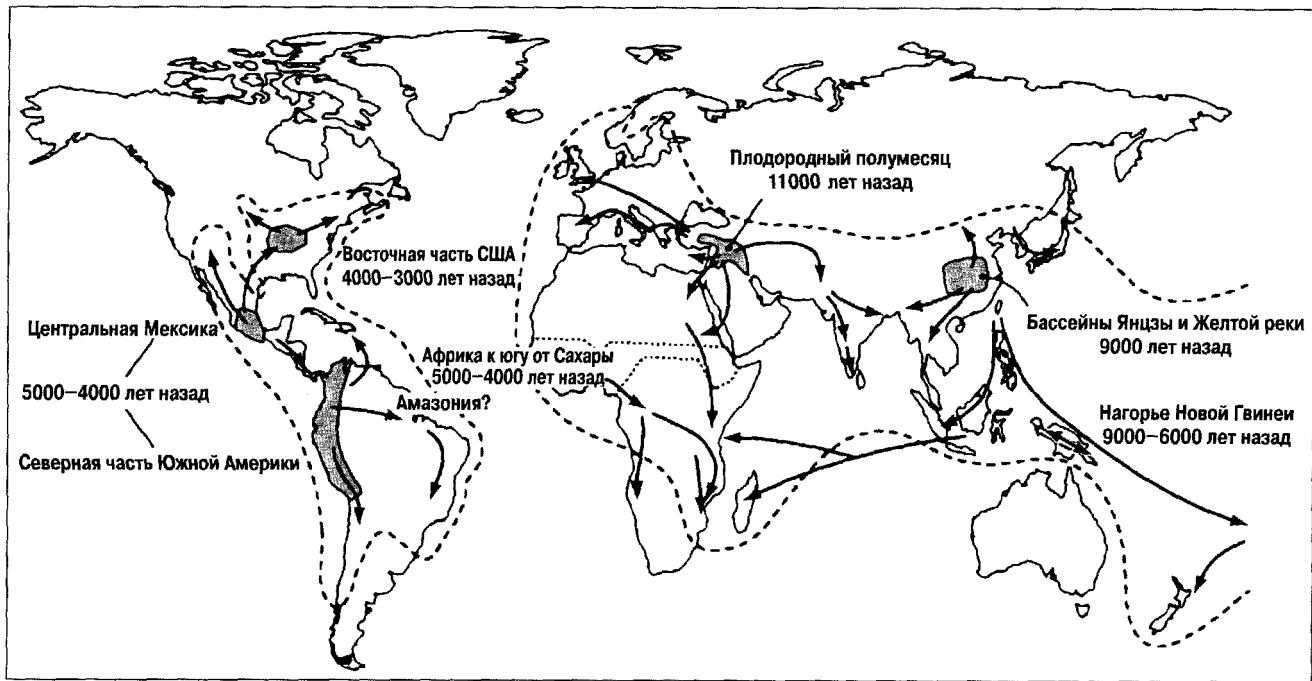


Рис. 24. Центры (выделены темным цветом) и приблизительные пределы распространения (пунктир) доисторического сельского хозяйства (пустыни, горы и т.д. не учтены) (по Diamond, Bellwood, 2003, p. 597)

встречались в Европе совсем недавно, в XVI в. В долине Инда появился свой рогатый скот — зебу, который называют еще «горбатым скотом», поскольку происходит он от дикого зебу (*Bos indicus*), давно уже отделившегося от тура. В Китае была одомашнена свинья (предок — дикий кабан, *Sus scrofa*). Затем, скорее всего, независимо кабан был одомашнен и в Европе.<sup>34</sup> В Мезоамерике<sup>35</sup> одомашнили только индейку. Подходящих для одомашнивания млекопитающих в Америке просто не оказалось (только позднее в Южной Америке были одомашнены лама, альпака и морская свинка).

Первоначально всех домашних животных использовали только на мясо (не считая шкуры и кожи, которые шли на одежду). Но вскоре коз, овец и крупный рогатый скот стали доить. Полученное молоко жившие тогда люди во взрослом состоянии усваивать не могли. Фермент лактаза, расщепляющий содержащийся в молоке сахар, лактозу, образовывался у них только в раннем детстве, в период грудного вскармливания. У взрослых людей лактаза не вырабатывалась и молоко не усваивалось — употребление его в пищу приводило к серьезным заболеваниям желудочно-кишечного тракта. Только значительно позже у некоторых народов, где регулярно использовали разные обработанные молочные продукты (например, на севере Европы), постепенно произошли генетические изменения, позволившие людям и во взрослом состоянии пить молоко. У них лактаза не прекращала вырабатываться в течение всей жизни. Это классический пример быстро протекавшей эволюции самого человека. Но при этом в любой популяции остается некоторая часть (5–10%) людей, неспособных усваивать молоко после периода младенчества. У тех же народов, где молочные продукты не использовали, эта доля составляет 90% и даже 100% (у многих южных народов или у индейцев Северной Америки).

Трудности усвоения молока можно преодолеть, если употреблять в пищу не непосредственно молоко, а полученные из него сбраживанием продукты типа йогурта, а также сыра, в которых содержание лактозы резко снижено (ее использовали молочнокислые бактерии). Неудивительно, что среди керамики, происходящей из районов с развитой культурой молочного хозяйства, столь часто встречается посуда с дырочками: она как раз удобна для производства сыра. Недавно убедительные свидетельства использования продуктов, полученных из молока крупного рогатого скота, обнаружены в Сахаре. Замечательные наскальные рисунки, изображающие диких животных, коров, а рядом с ними людей, были известны уже давно (рис. 25), но только недавно тщательное обследование современными методами аналитической химии выявило на стенках найденной там же керамической посуды следы специфических жиров из молока (Dunne et al., 2012). Надо,

<sup>34</sup> По другим данным, свинья была первоначально одомашнена в Малой Азии. См.: Ottoni et al., 2013 (п рим. ред.).

<sup>35</sup> Мезоамерика — историко-культурный регион, простирающийся примерно от центра Мексики до Никарагуа (п рим. ред.).

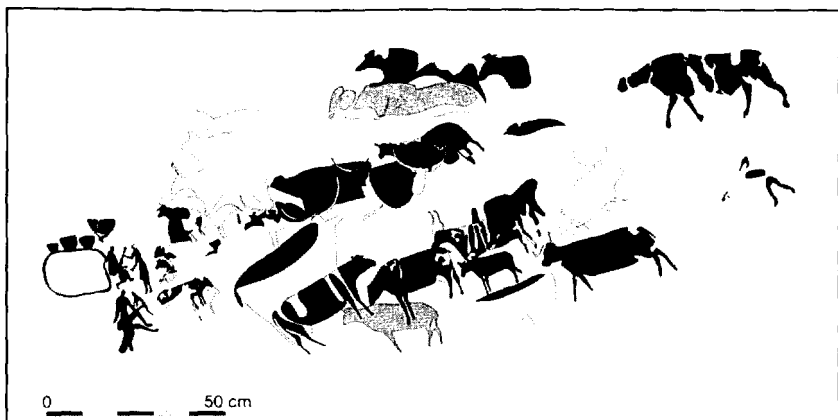


Рис. 25. Наскальные рисунки, найденные на юго-западе Ливии (по Dunne et al., 2012, p. 391)

конечно, напомнить, что в то время, примерно 7 тыс. лет назад, Сахара была еще зеленой, т.е. вовсе не пустыней, а саванной с присущей ей довольно богатой растительностью и животным миром.

К сожалению, одомашненные животные стали источником не только ценных продуктов питания, но и ряда болезней. При оседлом образе жизни люди невольно тесно контактировали с домашними животными и их выделениями, а соответственно с микроорганизмами, являющимися возбудителями тех или иных заболеваний. Конечно, при переходе в организм человека патогенные микроорганизмы эволюционировали, приспособляясь к новой для них среде. Методы современной молекулярной генетики позволяют установить эти связи. Так, возбудитель чумы крупного рогатого скота эволюционировал, став возбудителем кори у человека. Оспа, видимо все же в ослабленной форме, также перешла к человеку от коров (у которых есть своя, коровья оспа) или какого-то другого скота. Грипп (в Китае) получен от свиней и уток, коклюш — от свиней и собак.

Процесс получения людьми от животных возбудителей, превратившихся в смертельно опасных для человека, но не являющихся таковыми для их исходных хозяев, продолжался еще долгое время. К примеру, печально известный ВИЧ, вирус, вызывающий очень тяжелое заболевание, в крайней форме переходящее в СПИД, уже во второй половине XX в. перешел к человеку от обезьян, добытых охотниками в качестве источника пищи. Человек, разделывавший тушу, видимо, поранился ножом и через прямое соприкосновение с сырым мясом обезьяны получил вирус, оказавшийся столь опасным для людей.

Но первые возбудители, полученные древними людьми, перешедшими к оседлому образу жизни, были не столь опасны: смертность была, но она не косила всех подряд — у значительной части населения вырабатывался имму-

нитет. А вот охотники-собиратели, приходившие в поселения земледельцев и скотоводов, оказывались совершенно неподготовленными к новым для них болезням и часто погибали. Отношения между охотниками и теми, кто жил в поселениях, порой были весьма напряженными, хотя в начале развития земледелия члены племен охотников-собираателей просто время от времени возвращались к своим посевам, пропалывали их, собирали урожай, обрабатывали его и пытались как-то сохранить, а потом снова уходили в горы, где занимались охотой и собирательством.

Мы бы теперь сказали, что охотники-собиратели вели более здоровый образ жизни. В сравнении с земледельцами и скотоводами у них была существенно ниже рождаемость. Промежуток между рожденьями детей составлял около четырех лет. Матери кормили грудью младенцев так долго, как это только было возможно. По-видимому, действовали запреты на половую жизнь в определенные периоды, а кроме того, новорожденных нередко просто убивали. Наоборот, перешедшие к оседлому образу жизни постоянно существовали в условиях очень высокой скученности. Смертность была высокой, особенно среди детей и подростков. Основная причина — заболевания, получаемые как от контактов с животными, так и друг от друга. Рождаемость была, однако, также весьма высокой: промежуток между рожденьями детей составлял всего два года. Постепенно оседлый образ жизни распространялся по всему миру. Особенно быстро это происходило в Евразии. Там переход к оседлости, возможный только при достаточно развитом сельском хозяйстве, возникал независимо в разных местах. Это всегда было перемещение людей вместе с введенными в культуру растениями и одомашненными животными. Распространение людей — это всегда и распространение определенных знаний и умений, всего того, что мы называем культурой.

Единственным континентом, не затронутым ни земледелием, ни скотоводством, оставалась Австралия, хотя она и была заселена людьми очень давно. Обитатели Австралии продолжали вести образ жизни охотников-собираателей. Правда, они научились использовать огонь, вызывая специальные поджоги растительности, после которых проростки съедобных растений начинали пробиваться из-под земли.

### **10.3. ОТ НЕОЛИТИЧЕСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ ДО СОВРЕМЕННОСТИ: РОСТ НАРОДОНАСЕЛЕНИЯ И УСИЛИВАЮЩЕЕСЯ ВОЗДЕЙСТВИЕ ЧЕЛОВЕКА НА ПРИРОДУ**

Неолитической революцией археологи обычно называют переход от охоты и собирательства к сельскому хозяйству. Границы этого периода во времени четко не определены, поскольку в разных местах земного шара указанный переход начался в разное время (от 12 до 3 тыс. лет назад) и шел с разной



скоростью. Твердо доказанным пока можно считать, что зародилось земледелие и скотоводство около 10–12 тыс. лет назад на Ближнем Востоке, в пределах Плодородного полумесяца. Окончанием неолитической революции иногда условно считают появление первых шумерских городов (Месопотамия) 6–4 тыс. лет назад. Шумерская цивилизация, будучи исторически первой цивилизацией на Земле, отличалась уже необычайно высоким уровнем культуры, в частности появлением письменности и ряда технологических достижений, радикально усиливших воздействие человека на природу. Прежде всего это изобретение колеса, плуга (скот использовали как тяговую силу) и весьма совершенная система ирригации.

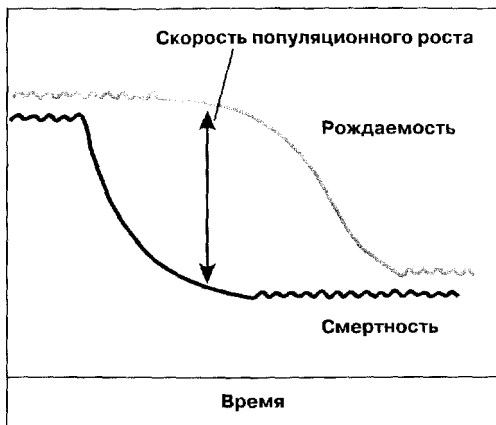
Неолитическая революция ознаменовалась демографическим сдвигом: при оседлом образе жизни возрастала не только рождаемость, но одновременно и смертность, особенно в возрастной группе от 5 до 19 лет. Численность таких популяций увеличивалась очень медленно, поскольку высокая рождаемость сводилась почти на нет высокой смертностью. Тем не менее расселение земледельцев и культивируемых ими растений продолжалось. Собирательство и охота могли поддерживать существование не более 0.05 человек на 1 кв. км. Для сравнения укажем, что современное сельское хозяйство может с 1 кв. км возделанной земли обеспечить пропитание 54 человек, а к 2050 г. эта цифра составит, видимо, 70–80 человек.

Общую численность людей на Земле на заре развития сельского хозяйства специалисты оценивают в 6 миллионов. В 2011 г. она достигла 7 миллиардов, увеличившись, таким образом, за 11 тыс. лет в 1200 раз. Рост народонаселения в течение всего этого периода был очень неравномерным. В доиндустриальную эру он составлял всего 0.1–0.2% в год, поскольку рождаемость почти уравновешивалась смертностью. В XIV в. в Европе разразилась чума («черная смерть»), унесшая жизни, по разным оценкам, от 75 до 200 млн человек. Чума пришла из Китая через Великий шелковый путь. Чуть более быстрый рост народонаселения отмечен в начале XVIII в., но стремительный взлет начался только в 1950-х гг. за счет радикального снижения детской смертности в развивающихся странах.

Максимальную скорость относительного прироста народонаселения за всю историю человечества (2.1% в год) наблюдали в 1960-х годах. Затем скорость прироста стала снижаться (в 2000 г. уже только 1.35% в год). Точка перелома кривой роста была пройдена, но общая численность народонаселения продолжала (и сейчас продолжает) расти.

Серьезные сдвиги произошли за последние два столетия по части вклада разных стран в общий прирост населения Земли. Если в XIX в. он происходил в основном за счет европейских стран и США, то в середине XX решающее значение стали иметь развивающиеся страны Центральной Америки, Юго-Восточной Азии и Африки. Именно в этих странах произошел демогра-

фический переход, который и обеспечил необычайно быстрый рост популяций. Суть перехода в том, что в течение долгого времени в этих странах высокая рождаемость практически полностью нивелировалась столь же высокой смертностью, младенческой и детской. Разность рождаемости и смертности была столь незначительна, что численность населения росла крайне медленно. Но



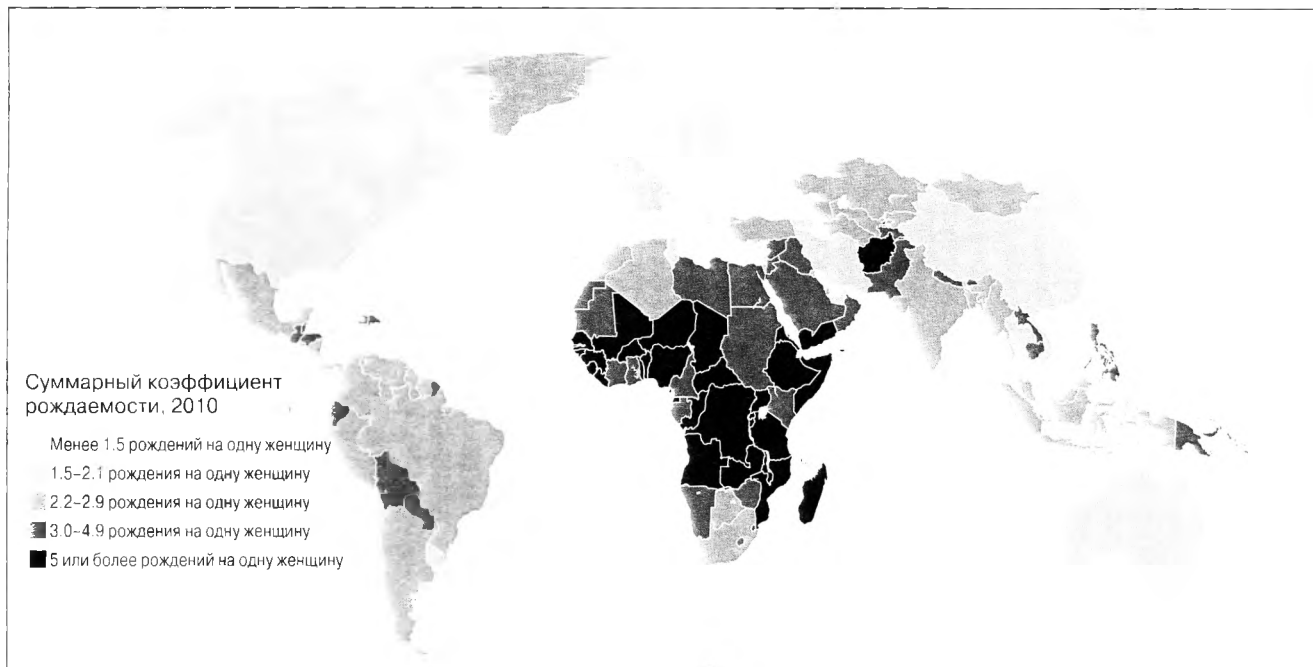
в 1960-х гг. в развивающихся странах (при поддержке развитых стран) удалось поднять уровень здравоохранения, в результате чего младенческая и детская смертность существенно снизились. Однако рождаемость некоторое время оставалась еще очень высокой, так что скорость роста населения резко возросла (рис. 26).

**Рис. 26.** Схема демографического перехода: повышение уровня здравоохранения резко снижает смертность, прежде всего младенческую, но рождаемость в течение некоторого времени остается еще высокой. Поэтому резко возрастает и скорость популяционного роста (показана стрелкой). Именно в такой период и происходит быстрый рост народонаселения. Затем снижается и рождаемость. Равновесие устанавливается на более низком уровне (по Bloom, 2011, p. 564)

О рождаемости в демографии судят по коэффициенту фертильности. В отечественной литературе его называют также суммарным коэффициентом рождаемости, поскольку для каждого конкретного года рассчитывают фертильность как сумму повозрастных коэффициентов рождаемости. Согласно более точному развернутому определению коэффициент фертильности — это среднее количество детей, которое родила бы женщина гипотетического поколения за всю жизнь при условии сохранения в популяции того же распределения рождаемости по возрастам, которое наблюдалось в данном регионе в данный год.

За последние 50 лет фертильность в целом по миру (в том числе в Китае и Индии, где живет наибольшее количество людей) заметно снизилась, но разные страны очень сильно различаются по этому показателю (см. карту, рис. 27). Высокий уровень фертильности — в среднем более 5 детей на одну женщину — сохраняется в странах Африки, расположенных к югу от Сахары. Так, в Анголе он составляет 5.3, а в Республике Нигер — 7.58.<sup>36</sup> В азиат-

<sup>36</sup> Согласно данным Организации Объединенных Наций (United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division. 2013. World Population Prospects: The 2012 Revision; <http://esa.un.org/unpd/wpp/Excel-Data/fertility.htm>), за 2005–2010 гг. это максимальное значение среди 236 стран и территорий, включенных в статистику ООН (прим. ред.).



**Рис. 27.** Распределение величины фертильности (суммарного коэффициента рождаемости) по всему земному шару на 2010 г. Данный коэффициент лучше всего отражает скорость рождаемости. Он рассчитывается как среднее число детей, которое родила бы женщина за свою жизнь, если бы коэффициенты повозрастной рождаемости сохранялись такими же, какими они были в данный год. Хорошо видно, что наиболее высокая рождаемость — в странах Африки и некоторых странах Азии, например Афганистане. Очень низкая рождаемость сохраняется в большинстве стран Европы и в России (по Roberts, 2011, p. 541)

ских странах фертильность ниже (2.6 в Индии, 1.6 в Китае, 1.4 в Японии, по 6.2 в Афганистане). В странах Европы и в России фертильность очень низкая — от 1.1 до 2.2. Заметим, что при сохранении здесь низкой смертности для поддержания численности популяции на том же самом уровне необходимо, чтобы значение фертильности было по крайней мере 2.1—2.2.

Именно от того, какой будет средняя фертильность, зависит прогноз дальнейшей динамики народонаселения Земли. Если она будет сохраняться на современном уровне, то общая численность народонаселения достигнет 9.3 млрд к 2050 г. и 10.1 млрд к 2100 г. Если допустить, что фертильность будет снижаться, то в 2050 г. ожидается только 8.5 млрд. Разные модели в зависимости от принятых значений будущей фертильности дают прогноз на 2100 г. от 6.1 до 15.8 млрд. Если говорить о максимальной численности народонаселения, по достижении которой дальнейшего роста уже не происходит, то при низкой фертильности это произойдет уже в 2045 г. (максимальное значение — 8.1 млрд), а при высокой — после 2100 г. (15.8 млрд).

Разные страны значительно различаются по уровню уже достигнутой численности народонаселения. Наибольшее количество людей проживает в Китае (1.35 млрд). От него только слегка отстает Индия (1.24 млрд), которая к 2050 г. станет самой многочисленной страной — с общей численностью народонаселения 1.69 млрд. Из 10 самых крупных по численности населения стран только три — США, Россия и Япония — относятся к категории развитых. Но вскоре Россия уже не будет относиться к первой десятке самых населенных стран, а вот Нигерия, которая сейчас занимает седьмое место, перейдет на четвертое.

Очень важную информацию, позволяющую судить о динамике численности народонаселения, дает анализ возрастной структуры популяции. В развитых странах благодаря высокому уровню здравоохранения значительно увеличилась продолжительность жизни, что сказалось на возрастном составе населения. В популяциях возросла доля пожилых людей, тогда как детей и подростков стало очень мало. Возрастная «пирамида» выглядит вовсе не как пирамида, поскольку основание ее очень маленькое. Принципиально другая ситуация складывается в развивающихся странах, где доля младших возрастных групп существенно больше, чем доля старших (рис 28). Обеспокоенность вызывает положение в странах Африки, расположенных к югу от Сахары, особенно в Нигерии. Сейчас в ней проживает 158 млн человек, но к 2050 г. ожидается уже 326 миллионов. Среднее значение коэффициента фертильности — 5.7, а на долю тех, кому еще не исполнилось 15 лет, приходится 43% численности популяции. Сложившаяся ситуация может измениться только тогда, когда начнет снижаться рождаемость.

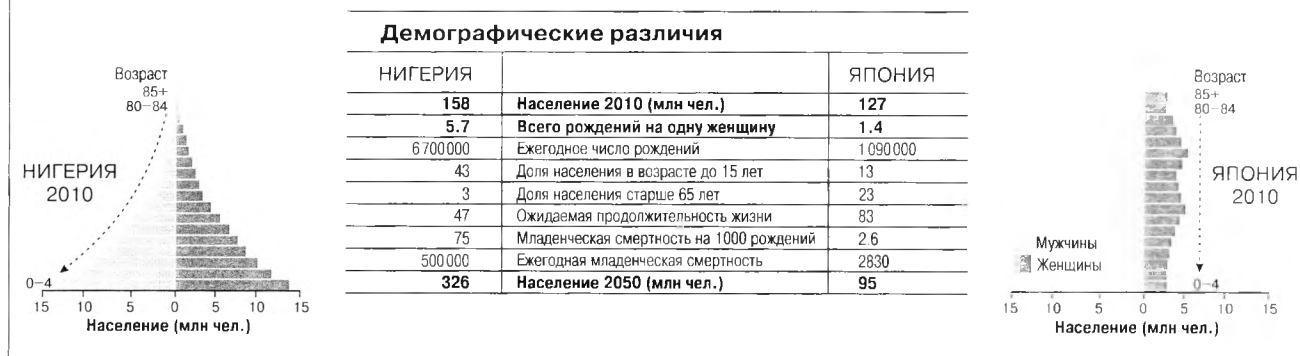
## Прогноз численности населения

# 2:1

Отношение численности населения развивающихся стран к численности населения развитых стран, 1950 г.

# 6:1

Отношение численности населения развивающихся стран к численности населения развитых стран, 2050 г.



**Рис. 28.** Демографические различия между Нигерией (развивающаяся страна) и Японией (развитая страна), а также прогноз численности населения развивающихся стран относительно численности населения развитых стран в 2050 г. в целом и отдельно для двух этих стран. Учитывая высокий коэффициент фертильности в Нигерии и большое число женщин детородного возраста, ее население, как ожидают, более чем удвоится к 2050 г., в то время как население Японии уменьшится. Слева и справа изображены возрастные пирамиды, отдельно для женщин и мужчин. 0-4 и 80-84 — диапазоны возрастов (годы) в первой и предпоследней возрастных группах соответственно. Пунктирная линия со стрелкой описывает возрастную структуру населения: для Японии эта структура приблизительно равномерна (по Roberts, 2011, p. 543)

## 10.4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ВРЕД, НАНОСИМЫЙ ЧЕЛОВЕКОМ БИОСФЕРЕ. МОЖНО ЛИ ЕГО УМЕНЬШИТЬ?

До некоторой степени условно можно выделить несколько разных направлений человеческой деятельности, наносящих вред биосфере.

1. Глобальное потепление, вызванное в значительной мере выбросами парниковых газов при сжигании ископаемого топлива.<sup>37</sup> Согласно самой осторожной оценке, принятой научным сообществом, с начала индустриальной революции средняя температура на поверхности Земли возросла на  $0.7^{\circ}\text{C}$ , причем основное потепление произошло за последние 50 лет. По мнению других авторов, можно говорить о росте температуры на  $1.4^{\circ}\text{C}$  за минувшие 100 лет. Самым убедительным свидетельством происходящего потепления служит быстрый подъем уровня Мирового океана — следствие теплового расширения поверхностного слоя.

В разных широтах потепление проявляет себя по-разному. В высоких широтах мы видим, как отодвигается все дальше к северу тундра, на которую наступает лес. Начала оттаивать вечная мерзлота, подстилавшая многие северные озера, а это в свою очередь ведет к значительному увеличению поступления в атмосферу метана. В Арктике наблюдается катастрофически быстрое сокращение площади сплошного ледового покрова Северного Ледовитого океана. Поскольку в конце арктического лета, в сентябре, происходит максимальное освобождение поверхности океана ото льда, исследователи, опираясь на материалы, собранные с помощью спутников, построили график, показывающий, как из года в год меняется площадь покрытого льдом пространства. За последние 34 года (1979–2012) эта площадь постепенно уменьшается. Новая ледовая обстановка благоприятна для судоходства, но губительна для некоторых животных, прежде всего для белого медведя. Дело в том, что добывать свою пищу (а это почти исключительно тюлени) медведь может только со льда. Оставаться на льду в течение всего года медведи не могут, поскольку детенышей рожают исключительно на берегу (подробнее см.: Гиляров, 2011). Скорее всего, белый (полярный) медведь, самый крупный наземный представитель отряда хищных, обречен на вымирание в самом ближайшем будущем. В южных широтах глобальное потепление проявляется как уменьшение количества выпадающих осадков и как возрастание частоты и продолжительности засух.

2. По мере освоения человеком все больших территорий, которые, как правило, отводились под сельскохозяйственные угодья, сокращаются площади, занятые лесами, степями и другими природными экосистемами. Согласно со-

<sup>37</sup> Хотя сам факт глобального потепления за последние 100 лет не вызывает сомнения, вклад в этот процесс хозяйственной деятельности человека остается предметом споров среди ученых. См.: Замолодчиков Д. Г., 2013. Естественная и антропогенная концепции современного потепления климата // Вестник РАН. Т. 83. № 3. С. 227–235 (прим. ред.).

временным оценкам, 80% лесов сведено именно для того, чтобы возделывать на их месте сельскохозяйственные культуры, примерно 15% — для заготовки древесины и около 5% — для использования в качестве топлива. В последнее время в угрожающем состоянии находятся тропические дождевые леса. Если когда-то они покрывали 14% поверхности суши, то сейчас — менее 6%. Эксперты полагают, что в течение ближайших 40 лет они могут полностью исчезнуть с лица Земли. Дело в том, что сохранение биоразнообразия (а тропический лес характеризуется очень высоким разнообразием животных и растений, к которому не приближается ни одна другая экосистема) не имеет ценностного выражения, стоимости, возмещения которой могли бы справедливо требовать местные жители от мирового сообщества (прежде всего группы развитых стран) за то, что они воздерживаются от сведения окружающих их лесов. Население расположенных в тропиках стран Юго-Восточной Азии, Центральной Америки и Африки к югу от Сахары стало необычайно быстро возрастать в середине XX в. Имеющиеся в их распоряжении территории, которые очистили от леса и использовали как сельскохозяйственные угодья, никак не могли прокормить местных жителей. Вскоре начался голод и массовая гибель (прежде всего детей) от недоедания. В настоящее время, по оценкам специалистов (Ehrlich, Ehrlich, 2013), около двух миллиардов людей на Земле голодают или получают недостаточное питание. Огромной остается разница в уровне доходов на душу населения развитых и развивающихся стран. Сейчас доход на одного человека в развитых странах в 50–60 раз превышает доход на одного человека в развивающихся бедных странах. Это значит, что количество энергии и других ресурсов, потребляемых одним жителем Западной Европы или США, соответствует тому количеству, которое потребляют 50–60 жителей Нигерии или Чада. Если довести уровень потребления в развивающихся странах до уровня развитых стран, то всей поверхности суши не хватит, чтобы прокормить всех. Потребуется пять таких планет, как Земля, чтобы гарантировать полноценное питание всех обитателей (Ehrlich, Ehrlich, 2013). Поскольку это невозможно, то остается все же надеяться на скорое снижение рождаемости во всех развивающихся странах, совершенствование сельского хозяйства в тропиках, прекращение использования плодородных земель для выращивания культур, идущих на биотопливо (все такие земли должны быть использованы для производства продовольствия), переход жителей развитых стран на более вегетарианское питание. Очевидно, что перечисленные меры возможны только при самой активной поддержке и финансовой помощи со стороны развитых стран. Мировое сообщество должно наконец осознать всю серьезность проблемы.

3. В середине XX в. в ряде озер и водохранилищ, расположенных в густонаселенных районах Западной Европы и Северной Америки, наблюдалось резкое возрастание численности фитопланктона (микроскопических

водорослей и цианобактерий), сильное снижение прозрачности, уменьшение в придонных слоях содержания кислорода вплоть до полного его исчезновения. В ряде случаев вода становилась похожей на густой зеленый суп. Ее невозможно было использовать для хозяйственных нужд, и даже купание в таких водоемах было малоприятным занятием. Подобное массовое развитие фитопланктона, радикально менявшее облик водоемов, называют «цветением воды», а совокупность процессов, приводящих к «цветению», — эвтрофикацией (или эвтрофированием). Суть происходящих в водоеме процессов гидробиологами была сразу понята: непосредственной причиной развития процесса эвтрофикации было попадание в водоем с берега большого количества фосфора (реже — азота). Источником фосфора были минеральные удобрения, в избытке применявшиеся на окружающих полях, а также, хотя и в меньшей степени, синтетические стиральные порошки. Азот поступал главным образом со стоками животноводческих ферм. Ни азот, ни фосфор, ни их минеральные формы (нитраты, ионы аммония, фосфаты) не относятся к токсичным веществам, за сбросом которых в окружающую среду в развитых странах уже был установлен жесткий контроль. Необычайно быстрое нарастание массы фитопланктона при эвтрофикации происходит из-за того, что фосфор и азот являются как раз теми элементами минерального питания, нехватка которых обычно и лимитирует развитие фитопланктона. При «цветении воды» — наиболее ярком проявлении эвтрофикации — мы сталкиваемся с ситуацией, когда вспышка численности фитопланктона не может сдерживаться прессом потребителей — зоопланктоном. Ограничить поступление в водоемы фосфора и азота практически невозможно. Для этого нужно полностью отказаться от применения удобрений, а лучше вообще от всякой хозяйственной деятельности на территории водосбора. Огромное количество фосфора и азота выносятся реками в моря, что в прибрежных районах также вызывает «цветение воды» и другие явления, типичные для эвтрофикации.

4. Уничтожение природных ландшафтов, в частности тропических лесов, приводит к истреблению множества растений и животных. Виды, которым грозит вымирание, включены в Международную Красную книгу. В ней введены разные категории опасности, вплоть до критического состояния и вымирания в дикой природе (некоторые виды еще сохраняются в зоопарках, как, например, лошадь Пржевальского), а потом и полного исчезновения. Анализ состояния природных популяций внесенных в Красную книгу млекопитающих, птиц и земноводных (групп, для которых имеется самая полная информация) показывает, что из года в год множество видов перемещаются из одной категории опасности в другую, все более приближаясь к критическому уровню. Особую угрозу для дальнейшего существования некоторых видов представляют браконьеры, поставляющие на черный рынок части убитых животных, которые — согласно чисто мифическим представлениям —



имеют необычайную целебную силу. Так, в традиционной китайской медицине такая сила приписывается костям тигра. Периодически в России задерживают браконьеров, которые пытаются провезти в Китай внутренности тигра. Другой пример — белый носорог: за его рог браконьеры получают столь большие деньги, что могут позволить себе нанять вертолет, закупить самое современное оружие и средства связи. Те, кто должны охранять носорогов, значительно уступают браконьерам по уровню оснащенности вооружением. По мнению специалистов, противостоять браконьерству может только спиливание рогов. Тогда носорог теряет какую-либо привлекательность для браконьеров (на состояние самого зверя эта операция не оказывает значимого влияния, а рог начинает отрастать снова).

В качестве дополнительного источника пищи значительно расширилось использование морской рыбы. Большой спрос на рыбу приводит к появлению все более крупных рыболовецких судов, которые используют сети все большего размера. А кроме того, они оснащены новейшим оборудованием для поиска косяков рыбы в открытом океане. По сути дела, сейчас облавливаются весь океан. Подобный чрезмерный вылов рыбы (перелов) уже привел к тому, что в Северной Атлантике на 95% сократилась численность таких ценных в промысловом отношении видов, как треска, хек, палтус, и некоторых других. Выходом из создавшегося положения отчасти является разведение некоторых рыб, например лосося или дорады, в специальных прибрежных хозяйствах, но, поскольку рыб там кормят искусственными кормами, это обычно приводит к загрязнению и эвтрофикации.

5. Серьезной проблемой для всего человечества является загрязнение среды промышленными отходами. При слабом контроле за выбросами вредных отходов (что чаще всего наблюдается в развивающихся странах) вокруг предприятий могут образовываться «мертвые зоны», характеризующиеся высоким загрязнением почвы. В отходах металлургической и химической промышленности содержатся опасные для здоровья человека тяжелые металлы: свинец, кадмий, ртуть, никель, медь, цинк и другие. Нередко с жидкими стоками они попадают в реки, где в конце концов накапливаются в донных отложениях. Часть их передается по пищевым цепям и оказывается в организме рыб. При этом некоторые рыбы выживают, но не могут использоваться в пищу. Свинец, помимо отходов производства, содержится в низкосортном бензине, и тогда выхлопные газы автомобиля становятся мощным источником загрязнения атмосферы. Выбросы в атмосферу предприятий, в том числе сжигающих ископаемое топливо, помимо  $\text{CO}_2$  содержат оксиды азота и серы, которые, взаимодействуя с парами воды, образуют азотную и серную кислоты. Эти кислоты в виде мельчайших капель удерживаются в атмосфере, а потом выпадают в виде кислых дождей. В озерах при сильном подкислении вымирают все рыбы. Большой ущерб наносится также хвойным

лесам. Попадая на хвою, азотные соединения вызывают серьезные нарушения физиологии всего растения, и в конце концов деревья погибают. Надо подчеркнуть, что выпадение кислых дождей может происходить далеко от промышленных предприятий, которые выбрасывают вредные вещества. Определяющей является господствующая роза ветров. Так, от выбросов предприятий, находящихся на Кольском полуострове, прежде всего в Мончегорске, повреждаются леса и загрязняются озера, находящиеся на севере Скандинавии. Помимо постоянного загрязнения окружающей среды, время от времени случаются крупные техногенные катастрофы, в результате которых в атмосферу или водоемы попадает огромное количество токсичных или радиоактивных веществ. Крупнейшей катастрофой недавнего времени был произошедший 26 апреля 1986 г. взрыв на Чернобыльской атомной электростанции. В результате взрыва был полностью разрушен реактор одного из энергоблоков станции. Очень большая территория была загрязнена радиоактивными отходами. Десятки людей погибли вскоре после аварии от острой лучевой болезни. Еще больше сотни скончались позже. Более 100 тыс. человек были отселены из сильно зараженной зоны. Однако по количеству жертв самая крупная техногенная катастрофа произошла в 1984 г. в Индии, в городе Бхопал, на химическом заводе, производящем пестициды. В результате взрыва в атмосферу было выброшено огромное количество крайне токсичного вещества — метилизоцианата. Около 3 тыс. человек погибли непосредственно в день трагедии, еще более 15 тыс. скончались в течение последующих лет. Необычайно большое количество жертв объясняется тем, что территория вокруг предприятия была очень плотно населена. Свою роль сыграли и неблагоприятные погодные условия.

6. Серьезный урон биосфере наносят биологические инвазии — очень быстрый рост и расселение животных или растений, отсутствовавших ранее в данной местности, но завезенных потом человеком намеренно или случайно. Поскольку инвазийные виды характеризуются неконтролируемым ростом, это приводит к нежелательным, а иногда катастрофическим последствиям для других видов и даже целых экосистем. Так, по-видимому, в 1947 г. на днищах торпедных катеров из Японского моря в Черное были завезены кладки хищного брюхоногого моллюска рапаны (*Rapana venosa*). В Черном море рапана стала быстро размножаться. Кормилась она на скоплениях (так называемых банках) устриц и мидий, двустворчатых моллюсков, ценных в промысловом отношении. На родине, в Японском море, популяции рапан контролировались хищниками, прежде всего морскими звездами. Там вид этот не был многочисленным и особого вреда своим жертвам не приносил. В Черном море никаких врагов у рапаны не было. Она быстро расселялась по прибрежным районам, а затем проникла в Средиземное море. Оттуда, видимо, она попала в Атлантику и дошла до Северного моря.

Переселение с помощью человека животных и растений с континента на континент началось очень давно, с появлением кораблей, которые могли выходить в открытый океан. Первым инвазийным видом, скорее всего, была черная крыса (*Rattus rattus*), которая практически всегда жила на кораблях. Во время посещения моряками отдаленных океанических островов крысы часто оказывались на берегу и, быстро акклиматизировавшись в теплом климате, начинали нападать на гнезда птиц, поедая яйца, а то и птенцов. Поскольку на многих островах были эндемичные, нигде более не встречающиеся виды птиц, эволюционировавшие в отсутствие хищников, они вскоре оказались на грани вымирания.

Первая инвазия, нанесшая огромный ущерб сельскохозяйственным культурам, — переселение из Америки в Европу колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*), поедающего листву картофеля и в меньшей степени — томатов и табака. Хотя жук и назван по американскому штату Колорадо, родина его — северо-восточная часть Мексики, где он и его ближайšie родственники жили, питаясь дикими видами пасленовых — семейства, из которого происходит картофель. Постепенно жук распространился на север и в 1859 г. просто свел на нет картофельные поля в штате Колорадо (картофель туда уже давно был завезен из Европы переселенцами). В 1870-х гг., несмотря на принимаемые меры предосторожности, жук попал с грузами в Европу и был найден в окрестностях Лейпцига, где вскоре был уничтожен. В конце XIX — начале XX в. колорадский жук еще несколько раз проникал в Европу, но его каждый раз удавалось истребить. В 1918 г., во время Первой мировой войны, жуку удалось закрепиться на полях Франции, в окрестностях Бордо, после чего он, несмотря на попытки уничтожить его, стал распространяться по всей Европе, достигнув границ СССР к концу 1940-х гг. Позднее то и дело колорадский жук появлялся в западных районах СССР, а в засушливый 1975 год в вагонах, груженных соломой, из Украины был завезен в районы Южного Урала. К концу XX в. жук распространился до Приморского края.

Неконтролируемые перемещения нежелательных видов были не только из Америки в Европу, но и в обратном направлении. Так, еще в XIX в. из Европы в Америку был завезен непарный шелкопряд (*Lymantria dispar*). Гусеницы этих невзрачных на вид бабочек объедают листья множества видов деревьев: за несколько лет непарный шелкопряд может полностью лишить листвы дикорастущие и плодовые деревья на больших территориях. Насекомое попало в США из-за небрежности одного энтомолога, который привез непарного шелкопряда из Европы (где он давно был известен как злостный вредитель) для того, чтобы скрестить его с тутовым шелкопрядом. Случайно банка с гусеницами упала с подоконника в сад. Личинки расплозились, и через несколько лет непарный шелкопряд стал обычным в окружающих лесах. В 1889 г. непарный шелкопряд был объявлен в США вредителем. Сейчас,

несмотря на интенсивную борьбу, он обычен в северо-восточных штатах США, а также в прилегающих районах Канады.

Инвазийных видов растений не меньше, чем животных. Так, жителям средней полосы Европейской части России хорошо известен борщевик Со-сновского — крупное зонтичное растение, которое нельзя трогать руками, т.к. это приводит к долго не заживающим ожогам. Родина борщевика Со-сновского — Кавказ и Закавказье, где он вовсе не является многочисленным. Изучение растений, которые вне своего исконного ареала растут и размно-жаются гораздо быстрее, чем на родине, показывает, что в тех местах, где они долго произрастают, им приходится значительную часть ресурсов рас-ходовать на борьбу с обитающими в почве патогенными микроорганизма-ми — бактериями, вирусами, а главное — грибами. Будучи же перевезенными в другие места, растения оказываются на какое-то время в среде, где нет знакомой патогенной микрофлоры, и могут тратить освободившиеся ресурсы на рост и размножение.

## ЛИТЕРАТУРА

- Андруз Дж., Бримблекумб П., Джикелз Т., Лисс П., 1999. Введение в химию окружающей среды. М.: Мир. 271 с.
- Бернер Р. А., Ласага А. С., 1989. Моделирование геохимического цикла углерода // В мире науки. № 5. С. 44–52.
- Брокер У. С., Дентон Д. Г., 1990. В чем причина оледенений? // В мире науки. № 3. С. 31–39.
- Виноградов М. Е., Цейтлин В. Б., Сапожников В. В., 1992. Первичная продукция в океане // Журн. общ. биологии. Т. 53. № 3. С. 314–327.
- Гебрук А. В., Галкин С. В., Леин А. Ю., 2002. Трофическая структура гидротермальных сообществ // Биология гидротермальных экосистем / Отв. ред. А. В. Гебрук. М.: КМК Scientific Press. С. 351–362.
- Гиляров А. М., 1999. «Pouvoir de la vie» – Ж. Б. Ламарк в предыстории экологии // Природа. № 4. С. 21–28.
- Гиляров А. М., 2011. Неотвратимые угрозы биологическому разнообразию // Природа. № 9. С. 3–12.
- Горленко В. М., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И., 1977. Экология водных микроорганизмов. М.: Наука. 252 с.
- Даймонд Д., 2009. Ружья, микробы и сталь. М.: АСТ. 604 с.
- Ермаков И. П. (ред.), 2005. Физиология растений. М.: Академия. 640 с.
- Заварзин Г. А., 1984. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука. 192 с.
- Заварзин Г. А., 1996. Биосфера – «огромный организм» // Вестник РАН. Т. 66. № 12. С. 1114–1126.
- Заварзин Г. А., 1997. Становление биосферы // Микробиология. Т. 66. № 6. С. 725–734.
- Заварзин Г. А., 2004. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Заварзин Г. А., Кларк У., 1987. Биосфера и климат глазами биологов // Природа. № 6. С. 65–77.
- Заварзин Г. А., Колотилова Н. Н., 2001. Введение в природоведческую микробиологию. М.: Книжный дом «Университет». 256 с.
- Замолодчиков Д. Г., 2013. Естественная и антропогенная концепции современного потепления климата // Вестник РАН. Т. 83. № 3. С. 227–235.

- Кастинг Д. Ф., Тун О. Б., Поллак Д. Б., 1988. Как развивался климат на планетах земной группы // В мире науки. № 4. С. 32–40.
- Лопатин А. В., 2010. Сателлитное поведение как часть адаптивного становления рода *Ното* // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология. № 2. С. 36–43.
- Малахов В. В., 1997. Вестиментиферы — автотрофные животные // Соросовский образовательный журнал. № 9. С. 18–26.
- Малахов В. В., Галкин С. В., 1998. Вестиментиферы — бескишечные беспозвоночные морских глубин. М.: КМК Scientific Press. 206 с.
- Маргелис Л., 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир. 352 с.
- Марков А., 2010. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: Астрель. 527 с.
- Марков А., 2012. Эволюция человека: в 2 кн. Кн. 1: Обезьяны, кости и гены. М.: Астрель; Согрус. 464 с.
- Москалев Л., 2002. Открытие и исследование гидротерм и холодных высачиваний сероводорода и метана на дне Мирового океана // Биология гидротермальных экосистем / Отв. ред. А. В. Гебрук. М.: КМК Scientific Press. С. 25–58.
- Сергеев В. Н., Нолл Э. Х., Заварзин Г. А., 1996. Первые три миллиарда лет жизни: от прокариот к эукариотам // Природа. № 6. С. 54–67.
- Сорокин Ю. И., 1982. Черное море. М.: Наука. 217 с.
- Azovsky A. I., 2002. Size-dependent species-area relationships in benthos: is the world more diverse for microbes? // *Ecography*. V. 25. P. 273–282.
- Barnosky A. D., Koch P. L., Feranec R. S. et al., 2004. Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents // *Science*. V. 306. P. 70–75.
- Barnosky A. D., Matzke N., Tomiya S. et al., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? // *Nature*. V. 471. P. 51–57.
- Bekker A., Holland H. D., Wang P.-L. et al., 2004. Dating the rise of atmospheric oxygen // *Nature*. V. 427. P. 117–120.
- Berner R. A., 1998. The carbon cycle and carbon dioxide over Phanerozoic time: the role of land plants // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. V. 353. P. 75–82.
- Bloom D. E., 2011. 7 Billion and Counting // *Science*. V. 333. P. 562–569.
- Broecker W. S., 1997. Will our ride into the greenhouse future be a smooth one? // A better future for the planet Earth / Lectures by the winners of the Blue Planet Prize. Tokyo: The Asahi Glass Foundation. P. 211–221.
- Brown J. H., Mehlman D. W., Stevens G. C., 1995. Spatial variation in abundance // *Ecology*. V. 76. P. 2028–2043.
- Canfield D. E., 1998. A new model for Proterozoic ocean chemistry // *Nature*. V. 396. P. 450–453.
- Chapelle G., Peck L. S., 1999. Polar gigantism dictated by oxygen availability // *Nature*. V. 399. P. 114–115.
- Chivian D., Brodie E. L., Alm E. J. et al., 2008. Environmental genomics reveals a single-species ecosystem deep within Earth // *Science*. V. 322. P. 275–278.

- Clarke A., Jonston I.A., 1996. Evolution and adaptive radiation of Antarctic fishes // Trends Ecol. Evol. V. 11. P. 212–218.
- Darveau C.-A., Suarez R.K., Andrews R.D., Hochachka P.W., 2002. Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism // Nature. V. 417. P. 166–170.
- del Giorgio P.A., Duarte C.M., 2002. Respiration in the open ocean // Nature. V. 420. P. 379–384.
- Devol A.H., 2003. Solution to a marine mystery // Nature. V. 422. P. 575–576.
- Diamond J., Bellwood P., 2003. Farmers and their languages: the first expansions // Science. V. 300. P. 597–603.
- Dillon P.J., Rigler F.H., 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // Limnology and Oceanography. V. 19(5). P. 767–773.
- Doolittle W.F., 1998. You are what you eat: a gene transfer ratchet could account for bacterial genes in eukaryotic nuclear genomes // Trends Genet. V. 14. P. 307–311.
- Doolittle W.F., 1999. Phylogenetic classification and the universal tree // Science. V. 284. No. 5423. P. 2124–2128.
- Dunne J., Evershed R.P., Salque M. et al., 2012. First dairying in green Saharan Africa in the fifth millennium BC // Nature. V. 486. P. 390–394.
- Ehrlich P.R., Ehrlich A.H., 2013. Can a collapse of global civilization be avoided? // Proc. R. Soc. B. V. 280. Paper No. 20122845.
- Elser J.J., Fagan W.F., Denno R.F. et al., 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs // Nature. V. 408. P. 578–580.
- Falkowski P.C., 1997. Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO<sub>2</sub> in the ocean // Nature. V. 387. P. 272–275.
- Falkowski P., Scholes R.J., Boyle E. et al., 2000. The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system // Science. V. 290. P. 291–296.
- Falkowski P.C., Fenchel T., Delong E.F., 2008. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles // Science. V. 320. P. 1034–1039.
- Fenchel T., 1993. There are more small than large species // Oikos. V. 68. P. 375–378.
- Fenchel T., Esteban G.F., Finlay B.J., 1997. Local versus global diversity of microorganisms: cryptic diversity of ciliated protozoa // Oikos. V. 80. P. 220–225.
- Finlay B.J., 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species // Science. V. 296. P. 1061–1063.
- Flanagan L.B., Ehleringer J.R., 1998. Ecosystem–atmosphere CO<sub>2</sub> exchange: interpreting signals of change using stable isotope ratios // Trends Ecol. Evol. V. 13. P. 10–14.
- Grace J., Rayment M., 2000. Respiration in the balance // Nature. V. 404. P. 819–820.
- Graham J.B., Dudley R., Agullar N.M., Gans C., 1995. Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution // Nature. V. 375. P. 117–120.
- Guthrie R.D., 2006. New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions // Nature. V. 441. P. 207–209.

- Hamilton A.J., Basset Y., Benke K.K. *et al.*, 2010. Quantifying uncertainty in estimation of tropical Arthropod species richness // *Am. Nat.* V. 176. P. 90–95.
- Hammond K.A., Diamond J., 1997. Maximal sustained energy budgets in humans and animals // *Nature*. V. 386. P. 457–462.
- Hansen J., Sato M. 2004. Greenhouse gas growth rates // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 101. P. 16109–16114.
- Henn B.M., Cavalli-Sforza L.L., Feldman M. W., 2012. The great human expansion // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 109. P. 17758–17764.
- Hoffmann M., Hilton-Taylor C., Angulo A. *et al.*, 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates // *Science*. 2010. V. 330. P. 1503–1509.
- Hudson J.J., Taylor W.D., Schindler D. W., 2000. Phosphate concentrations in lakes // *Nature*. V. 406. P. 54–56.
- Huey R.B., Ward P.D., 2005. Hypoxia, Global Warming, and Terrestrial Late Permian Extinctions // *Science*. 2005. V. 308. P. 398–401.
- Humboldt A., Bonpland A., 1807. Voyage aux régions équinoxiales du nouveau continent: fait en 1799, 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804. Tome 1. Paris: Schoell.
- Jefferies R.L., Maron J.L., 1997. The embarrassment of riches: atmospheric deposition of nitrogen and community and ecosystem processes // *Trends Ecol. Evol.* V. 12. P. 74–78.
- Jenkins C.N., Pimm S.L., Joppa L.N., 2013. Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 110. E2602–E2610. Published ahead of print June 26, 2013, doi:10.1073/pnas.1302251110.
- Jouzel J., Masson-Delmotte V., Cattani O. *et al.*, 2007. Orbital and millennial Antarctic climate variability over the past 800,000 years // *Science*. V. 317. P. 793–796.
- Karl D., Letelier R., Tupas L. *et al.*, 1997. The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean // *Nature*. V. 388. P. 533–538.
- Katz M.E., Fennel K., Falkowski P.G., 2007. Geochemical and biological consequences of phytoplankton evolution // *Evolution of primary producers in the sea* / Eds. by P.G. Falkowski, A.H. Knoll. Amsterdam: Elsevier. P. 405–430.
- Kaufman A.J., Xiao S., 2003. High CO<sub>2</sub> levels in the Proterozoic atmosphere estimated from analyses of individual microfossils // *Nature*. V. 425. P. 279–282.
- Kuypers M.M., Sliemers A.O., Lavik G. *et al.*, 2003. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea // *Nature*. V. 422. P. 608–611.
- Lange O.L., Meyer A., Zellner H., Heber U., 1994. Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert // *Funct. Ecol.* V. 8. P. 253–264.
- Lelieveld J., 2006. A nasty surprise in the greenhouse // *Nature*. V. 443. P. 405–406.



- Lenzen M., Moran D., Kanemoto K. et al., 2012. International trade drives biodiversity threats in developing nations // *Nature*. 2012. V. 486. P. 109–112.
- Lewis M.E., 1997. Carnivoran paleoguilds of Africa: implications for hominid food procurement strategies // *J. Hum. Evol.* V. 32. P. 257–288.
- Lieberman D.E., 2009. *Homo floresiensis* from head to toe // *Nature*. 2009. V. 459. P. 41–42.
- Lima M., Berryman A.A., 2011. Positive and negative feedbacks in human population dynamics: future equilibrium or collapse? // *Oikos*. V. 120. P. 1301–1310.
- Lodwig E.M., Hosie A.H., Bourdès A. et al., 2003. Amino-acid cycling drives nitrogen fixation in the legume–*Rhizobium* symbiosis // *Nature*. V. 422. P. 722–726.
- Lovelock J., 1989. *The ages of Gaia*. Oxford: Oxford Univ. Press. 252 p.
- Lowe D.C., 2006. Global change: A green source of surprise // *Nature*. V. 439. P. 148–149.
- Manica A., Amos W., Balloux F., Hanihara T., 2007. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation // *Nature*. V. 448. P. 346–348.
- Martin J.H., Coale K.H., Johnson K.S. et al., 1994. Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific Ocean // *Nature*. V. 371. P. 123–129.
- May R.M., 1986. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats // *Ecology*. V. 67. P. 1115–1126.
- May R.M., 1988. How many species are there on earth? // *Science*. V. 241. P. 1441–1449.
- Montañez I.P., Tabor N.J., Niemeier D., DiMichele W.A., Frank T.D., Fielding C.R., Isbell J.L., Birgenheier L.P., Rygel M.C., 2007. CO<sub>2</sub>-forced climate and vegetation instability during Late Paleozoic deglaciation // *Science*. V. 315. P. 87–91.
- Nadelhoffer K.J., Emmet B.A., Gundersen P. et al., 1999. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests // *Nature*. V. 398. P. 145–148.
- Nisbet E.G., Sleep N.H., 2001. The habitat and nature of early life // *Nature*. V. 409. P. 1083–1091.
- Novotny V., Basset Y., Miller S. et al., 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest // *Nature*. V. 416. P. 841–844.
- Ottoni C., Flink L.G., Evin A. et al., 2013. Pig domestication and human-mediated dispersal in Western Eurasia revealed through ancient DNA and geometric morphometrics // *Mol. Biol. Evol.* V. 30. P. 824–832.
- Pennisi E., 2010. On rarity and richness // *Science*. V. 327. P. 1318–1319.
- Peters R.H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Petit J.R., Jouzel J., Raynaud D. et al., 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica // *Nature*. V. 399. P. 429–436.

- Reich P.B., Tjoelker M.G., Machado J.-L., Oleksyn J., 2006. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants // *Nature*. V. 439. P. 457–461.
- Retallack G.J., 2001. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles // *Nature*. V. 411. P. 287–290.
- Riehl S., Zeidi M., Conard N.J., 2013. Emergence of agriculture in the foothills of the Zagros Mountains of Iran // *Science*. 2013. V. 341. P. 65–67.
- Roberts L., 2011. 9 Billion? // *Science*. V. 333. P. 540–543.
- Sagan C., Thompson W.R., Carlson R. et al., 1993. A search for life on Earth from the Galileo spacecraft // *Nature*. V. 365. P. 715–721.
- Scheffers B.R., Joppa L.N., Pimm S.L., Laurance W.F., 2012. What we know and don't know about Earth's missing biodiversity // *Trends Ecol. Evol.* V. 27. P. 501–510.
- Shen Y., Knoll A.H., Walter M.R., 2003. Evidence for low sulphate and anoxia in a mid-Proterozoic marine basin // *Nature*. V. 396. P. 632–635.
- Siegenthaler U., Sarmiento J.L., 1993. Atmospheric carbon dioxide and the ocean // *Nature*. V. 365. P. 119–125.
- Summons J., Jahnke L.L., Hope J.M., Logan G.A., 1999. 2-Methylhopanoids as biomarkers for cyanobacterial oxygenic photosynthesis // *Nature*. V. 400. P. 554–557.
- Tian H., Melillo J.M., Kicklighter D.W. et al., 1998. Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems // *Nature*. V. 396. P. 664–667.
- Tucker C.J., Fung I.Y., Keeling C.D., Gammon R.H., 1986. Relationship between atmospheric CO<sub>2</sub> variations and a satellite-derived vegetation index // *Nature*. V. 319. P. 195–199.
- Tyrrell T., 1999. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production // *Nature*. V. 400. P. 525–531.
- Volk T., 1998. *Gaia's body*. New York: Copernicus. 269 p.
- Watson A.J., Liss R.S., 1998. Marine biological controls on climate via the carbon and sulphur geochemical cycles // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. V. 353. P. 41–51.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J., 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology // *Science*. V. 276. P. 122–126.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W.C. et al., 1999. Cultures in chimpanzees // *Nature*. V. 399. P. 682–685.

## СПИСОК РАЗРЕШЕНИЙ

**Рис. 2.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Американской ассоциации содействия развитию науки (The American Association for the Advancement of Science – AAAS).

**Рис. 3.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Американской ассоциации содействия развитию науки (AAAS).

**Рис. 6.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Macmillan Publishers Ltd.

**Рис. 7.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Национальной академии наук США. Copyright (2004) National Academy of Sciences, U.S.A.

**Рис. 8.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Американской ассоциации содействия развитию науки (AAAS).

**Рис. 10.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Macmillan Publishers Ltd.

**Рис. 11.** Публикуется, с изменениями, с разрешения издательства Elsevier.

**Рис. 12.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Macmillan Publishers Ltd.

**Рис. 13.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Американской ассоциации содействия развитию науки (AAAS).

**Рис. 16.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Ассоциации лимнологии и океанографии. Copyright 2014 by the Association for the Sciences of Limnology and Oceanography, Inc.

**Рис. 17.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Macmillan Publishers Ltd.

**Рис. 19.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Американской ассоциации содействия развитию науки (AAAS).

**Рис. 20.** Публикуется, с изменениями, с разрешения издательства John Wiley and Sons.

**Рис. 21.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Macmillan Publishers Ltd.

**Рис. 24.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Американской ассоциации содействия развитию науки (AAAS).

**Рис. 25.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Macmillan Publishers Ltd.

**Рис. 26.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Американской ассоциации содействия развитию науки (AAAS).

**Рис. 27.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Американской ассоциации содействия развитию науки (AAAS).

**Рис. 28.** Публикуется, с изменениями, с разрешения Американской ассоциации содействия развитию науки (AAAS).

# ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Предисловие</b> .....	3
<b>Глава 1</b> ЧТО МЫ ПОНИМАЕМ ПОД БИОСФЕРОЙ.....	6
<b>Глава 2</b> ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ: ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИМИ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ .....	11
2.1. Прокариоты и эукариоты.....	14
2.2. Вещество живых организмов.....	16
2.3. Источники углерода и энергии.....	18
2.4. «Типы питания» .....	20
<b>Глава 3</b> БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ УГЛЕРОДА.....	28
3.1. «Медленные» и «быстрые» круговороты .....	28
3.2. Геохимический цикл углерода .....	29
3.3. Углерод атмосферы.....	33
3.4. Углерод океана .....	43
3.5. Углерод наземной биоты.....	50
3.6. Цикл метана.....	56
<b>Глава 4</b> БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ КИСЛОРОДА.....	62
4.1. Возникновение фотосинтеза и формирование кислородной атмосферы .....	62
4.2. Связь с циклом углерода .....	64
<b>Глава 5</b> БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ АЗОТА .....	67
5.1. Азот атмосферы .....	67
5.2. Азотфиксация .....	68
5.3. Азот в пищевых цепях.....	71
5.4. Замыкание цикла: нитрификация, денитрификация и анаэробное окисление аммония .....	73
5.5. Воздействие человека на круговорот азота. Связь с другими элементами .....	75

## Глава 6

БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ СЕРЫ.....	77
6.1. Основные этапы трансформации соединений серы и отвечающие за них группы бактерий .....	78
6.2. Сера в гидротермальных биотопах.....	82
6.3. Соединения серы в атмосфере .....	86

## Глава 7

БИОСФЕРНЫЙ ЦИКЛ ФОСФОРА.....	89
7.1. Основные пути миграции фосфора .....	89
7.2. Фосфор в озерах .....	90
7.3. Фосфор в океанической экосистеме. Соотношение фосфора и азота.....	93

## Глава 8

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ.....	96
8.1. Принципы развития биосферы.....	96
8.2. Основные этапы развития биосферы.....	98
8.3. Появление человека .....	101

## Глава 9

ОРГАНИЗМЫ В БИОСФЕРЕ. ГЛОБАЛЬНОЕ БИОРАЗНООБРАЗИЕ.....	104
9.1. Массовые вымирания.....	105
9.2. Видовое разнообразие организмов разного размера .....	105
9.3. Видовое разнообразие организмов океана и суши.....	108
9.4. Оценка общего числа видов на Земле .....	110
9.5. Начало современного кризиса биоразнообразия — вымирание крупных млекопитающих в позднем плейстоцене .....	112
9.6. Вымирание видов в историческую и современную эпоху .....	115
9.7. Уничтожение природных местообитаний как основная причина кризиса биоразнообразия.....	117

## Глава 10

ЧЕЛОВЕЧЕСТВО КАК ЧАСТЬ БИОСФЕРЫ .....	120
10.1. Возникновение человека и расселение его по планете.....	121
10.2. От охоты и собирательства к сельскому хозяйству .....	127
10.3. От неолитической революции до современности: рост народонаселения и усиливающееся воздействие человека на природу .....	135
10.4. Заключение: вред, наносимый человеком биосфере. Можно ли его уменьшить? .....	141

<b>ЛИТЕРАТУРА</b> .....	148
<b>СПИСОК РАЗРЕШЕНИЙ</b> .....	154
<b>ОГЛАВЛЕНИЕ</b> .....	155

*Учебное издание*

Гиляров Алексей Меркурьевич

## ЭКОЛОГИЯ БИОСФЕРЫ

Научные редакторы *Д. В. Карелин, Л. В. Полищук*

Компьютерная верстка *С. В. Малицкий*

Дизайн обложки *С. В. Малицкий*

Фото на обложке *Д. В. Карелин*

Корректоры *Ю. С. Лобов, Е. А. Босина*

ISBN 978-5-19-011081-4



9 785190 110814

Подписано в печать 20.11.2015.

Формат 60×90/16. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 10,0. Уч.-изд. л. 9,0. Доп. тираж 150 экз.

Изд. № 10474. Заказ № 4152

Издательство Московского университета.

119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, стр. 15

(ул. Академика Хохлова, 11).

Тел.: (495) 939-32-91; e-mail: [secretary@msupress.com](mailto:secretary@msupress.com)

Отдел реализации. Тел.: (495) 939-33-23; e-mail: [zakaz@msupress.com](mailto:zakaz@msupress.com)

Сайт Издательства МГУ: <http://msupress.com>

Отпечатано

ООО «Красногорский полиграфический комбинат».

107140, г. Москва, 1-й Красносельский пер., д. 3, оф. 17