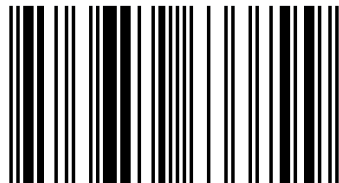


Функциональная экология изучает механизм функционирования природных экосистем, их изменчивость во времени (флуктуации, метаморфозы, эволюции) под влиянием естественных и антропогенных факторов. Экосистема – симбиотическая ассоциация специализированных по типам питания биологических сообществ (фитоценоза, зооценоза и педоценоза), объединенных общим циклом метаболизма – фазовых превращений вещества экосистемы (минеральная масса – биомасса – некромасса – минермасса). Замкнутость метаболизма экосистем 90-99% их общей массы (экомассы). Экосистема функционирует автономно за счет обмена симбионтов отходами жизнедеятельности. Емкость и скорость метаболизма экосистемы контролируется динамикой гидротермических условий в суточном, годовом и многолетнем циклах. Метаболизмом экосистем можно управлять путем искусственной регуляции факторов среды локального, регионального и глобального масштаба.



Керженцев Анатолий Семенович – доктор биологических наук, профессор экологии, Лауреат премии Правительства РФ, Саратовский СХИ, Главный научный сотрудник Лаборатории функциональной экологии Института фундаментальных проблем биологии РАН Пушкинского научного центра РАН, автор более 250 работ по почвоведению и экологии.



978-3-659-63379-9

Анатолий Керженцев

Лекции по функциональной экологии

Механизм функционирования экосистем

Анатолий Керженцев

Лекции по функциональной экологии

Анатолий Керженцев

**Лекции по функциональной
экологии**

Механизм функционирования экосистем

LAP LAMBERT Academic Publishing

Impressum / Выходные данные

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Библиографическая информация, изданная Немецкой Национальной Библиотекой. Немецкая Национальная Библиотека включает данную публикацию в Немецкий Книжный Каталог; с подробными библиографическими данными можно ознакомиться в Интернете по адресу <http://dnb.d-nb.de>.

Любые названия марок и брендов, упомянутые в этой книге, принадлежат торговой марке, бренду или запатентованы и являются брендами соответствующих правообладателей. Использование названий брендов, названий товаров, торговых марок, описаний товаров, общих имён, и т.д. даже без точного упоминания в этой работе не является основанием того, что данные названия можно считать незарегистрированными под каким-либо брендом и не защищены законом о брендах и их можно использовать всем без ограничений.

Coverbild / Изображение на обложке предоставлено: www.ingimage.com

Verlag / Издатель:

LAP LAMBERT Academic Publishing

ist ein Imprint der / является торговой маркой

OmniScriptum GmbH & Co. KG

Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Deutschland / Германия

Email / электронная почта: info@lap-publishing.com

Herstellung: siehe letzte Seite /

Напечатано: см. последнюю страницу

ISBN: 978-3-659-63379-9

Copyright / АВТОРСКОЕ ПРАВО © 2014 OmniScriptum GmbH & Co. KG

Alle Rechte vorbehalten. / Все права защищены. Saarbrücken 2014

Содержание

Вводная лекция	3
Лекция 1. Экология – фундаментальная наука, изучающая экосистемы.....	9
Лекция 2. Метод технико-биологических аналогий (ТБА) для изучения экосистем. Информационно управляющие системы (ИУС): растение, почва, экосистема	15
Лекция 3. Экосистема – объект изучения современной экологии	31
Лекция 4. Структура экосистемы – объект изучения ландшафтной экологии...	39
Лекция 5. Метаболизм – механизм функционирования экосистем	55
Лекция 6. Катаболизм – функция педоценоза (почвы) в метаболизме экосистемы	75
Лекция 7. Анаболизм – функция фитоценоза в метаболизме экосистемы	87
Лекция 8. Роль факторов среды в управлении метаболизмом экосистем.....	101
Лекция 9. Перманентная адаптация экосистем к меняющимся факторам среды	123
Лекция 10. Изменчивость экосистем в пространстве и во времени	131
Лекция 11. Метаморфозы экосистем в пространстве и во времени	143
Лекция 12. Эволюция экосистем и управляемая эволюция биосферы в ноосферу как разумный выход из глобального экологического кризиса.....	151
Заключение.....	167
Литература	183

Вводная лекция

Магистерская образовательная программа «Функциональная экология» составлена для подготовки магистров на базе Учебного центра «Почвоведение, экология и природопользование» Пушинского государственного университета по направлению: 020800 – Экология и природопользование, специализация – Экология.

24 августа 2010 г. подписано Соглашение Ректора Пушинского государственного университета профессора М.Б.Вайнштейна с Генеральным директором ЮНЕСКО Ириной Боковой о создании в Пушинском государственном университете Кафедры ЮНЕСКО «Функциональная экология».

Выписка из Соглашения:

Целью Кафедры является создание комплексной системы исследований, обучения, информирования и документирования в области функциональной экологии, включая: экологию, природопользование, защиту окружающей среды, экопатологию, инженерную экологию, экологические законы по защите дикой природы, биологию, биоразнообразие, экологический мониторинг и экономику. Кафедра будет служить средством ускорения сотрудничества между учеными, получившими признание во всем мире, и преподавателями Университета и другими учреждениями в Российской Федерации и странах региона Центральной и Восточной Европы, а также других регионах мира.

Особыми задачами Кафедры являются:

- Укрепление международного сотрудничества в области высшего образования в сфере экологии и природопользования;
- Мобилизация усилий международного сообщества с целью обеспечения поддержки развития системы высшего образования в области экологии и природопользования;
- Развитие научной базы и подготовка предложений на уровне правительства по улучшению законодательства Российской Федерации с

учётом нормативных документов ЮНЕСКО в области экологии и экологического образования;

- Проведение исследований по экологической политике и менеджменту в развивающихся странах и странах с переходной экономикой;
- Разработка специальных технологий дистанционного обучения в высших учебных заведениях экологического профиля в качестве инструмента, который способствует активному межуниверситетскому сотрудничеству, улучшению качества обучения экологов, особенно в области управленческого контроля, а также развития навыков экологического планирования;

Приоритетной для кафедр ЮНЕСКО является работа на опережение, подготовка программ обучения специалистов будущих профессий, которые уже востребованы практикой, но отсутствуют в перечне специальностей высшего образования.

Наша кафедра намерена начать подготовку специалистов нового профиля – экопатологов, профессионалов, способных поставить объективный диагноз экологическому нарушению и назначить эффективный курс лечения или восстановления нарушенных экосистем. Выпускники кафедры получают дипломы магистров экологии, но обучаться будут по программе, составленной впервые для подготовки экопатологов. В ней много погрешностей, которые мы будем устранять по ходу дела и двигаться к намеченной цели – создания медицины для природных экосистем.

Историческая справка:

Физиология человека стала основой для научной медицины.

Физиология животных – основой ветеринарии.

Физиология растений – основой фитопатологии.

Функциональная экология или Физиология экосистем – должна стать теоретической основой прикладной дисциплины «Экопатологии».

Концепция перехода Российской Федерации к устойчивому развитию предполагает наличие специалистов, обладающих определенным запасом знаний и практических навыков для экологического анализа и прогноза устойчивости природно-технических систем к негативным воздействиям с помощью современных технических средств и технологий. Подготовка таких специалистов организована на базе Кафедры функциональной экологии Пущинского государственного университета.

Выпускники магистратуры должны применить полученные знания в системе природоохранных органов, в системе государственного экологического мониторинга, в деле разработки и применения экологических нормативов, технологий восстановления нарушенных экосистем.

Функциональная экология – фундаментальная наука, изучающая механизм функционирования естественных, аграрных и урбанизированных экосистем, законы их изменчивости в пространстве и во времени под влиянием естественных и антропогенных факторов.

Новые знания о механизме функционирования экосистем позволят подготовить специалистов, способных создавать новые эффективные методы и технические средства обеспечения экологической безопасности и рационального природопользования, проектировать системы устойчивого развития конкретных регионов на основе информации экологического мониторинга, правовых и организационных ограничений хозяйственной деятельности, связанной с использованием природных ресурсов и воздействием на систему жизнеобеспечения человека в биосфере.

Знания предмета Функциональной экологии нужны специалистам самых разных сфер хозяйственной деятельности, имеющих отношение к использованию природных ресурсов, к воздействию на качество среды обитания человека как биологического вида. Эти знания необходимы, в первую очередь, для формирования экологического мировоззрения у будущих специалистов в области рационального природопользования, экологической безопасности и охраны окружающей среды, для приобретения практических

навыков управления в сфере природопользования, применения современных технологий и технических средств для организации систем экологического мониторинга, экологического нормирования, экологической паспортизации, экспертизы действующих и планируемых хозяйственных объектов, разработки и применения технологий ремедиации, санации и рекультивации нарушенных экосистем.

Современный экологический кризис характеризуется тремя факторами беспокойства человека о среде своего обитания:

- обеднение видового разнообразия и генетического фонда биосферы;
- истощение запасов природных ресурсов;
- изменение качества среды обитания человека как биологического вида.

Основными путями выхода из кризисной ситуации по указанным трем направлениям должны быть:

- сохранение «неснижаемого запаса» природных экосистем, поддерживающих качество среды обитания благоприятное для человека как биологического вида;
- поиск альтернативных источников энергии, пищи, технологического сырья, использование вторичных ресурсов и безотходных технологий;
- управление деятельностью человека как биологического вида в соответствии с законами функционирования биосферы и ее экосистем в локальном, региональном и глобальном масштабах, рециклинг накопленных и продуцируемых человеком отходов.

Наибольшую опасность для человека как биологического вида, не способного адаптироваться к среде иного качества, представляет ухудшение качества среды обитания. Рост численности населения и технический прогресс стали причиной не только дефицита ресурсов жизнеобеспечения, но и избытка отходов жизнедеятельности человека. Это привело к нарушению глобального биологического круговорота вещества и изменению качества среды обитания человека как биологического вида.

Для восстановления и поддержания благоприятного качества среды человек должен контролировать и координировать выполнение биотой всех

трех экологических функций: продуцента, консумента и редуцента. Ему предстоит создать с помощью Разума индустрию производства первичной и вторичной биологической продукции (фитомассы и зоомассы), а также адекватную индустрию рециклинга отработавшей ресурс третичной (антропогенной) продукции, включающей искусственные вещества и материалы, машины и механизмы, здания и сооружения, отходы производства и потребления, бытовые отходы. Их необходимо дезинтегрировать и вернуть в цикл биологического круговорота.

Реализация благоприятного выхода из экологического кризиса зависит от наличия квалифицированных специалистов, владеющих теоретическими знаниями, практическими навыками использования принципиально новых технологий и технических средств для объективной и своевременной диагностики, восстановления и поддержания надлежащего качества окружающей среды.

Концепция магистерской образовательной программы «Функциональная экология» базируется на тесном взаимодействии естественных, гуманитарных и технических наук с целью обеспечения экологической безопасности и устойчивого развития природно-экономических систем локального, регионального и глобального масштаба. Она реализуется в виде учебных лекционных курсов, семинаров, полевых и лабораторных научно-исследовательских работ.

Общий объем аудиторных занятий (спецкурсов и фундаментальных дисциплин) 714 часов за 2 года (4 семестра).

Программа курса включает следующие дисциплины:

Функциональная экология	д.б.н., профессор А.С.Керженцев
Анаболизм экосистемы	к.г.н. Н.Н. Зеленская
Катаболизм экосистемы	д.б.н. О.И.Худяков
Заповедное дело	к.г.н. М.Н.Брынских
Экологический мониторинг	д.б.н., профессор А.С.Керженцев к.г.н. А.В.Симонов

Геоинформационное картографирование	к.г.н. Л.П.Симонова
Экопатология	д.б.н., профессор А.С.Керженцев
Утилизация отходов	к.б.н. С.М.Севостьянов
Рациональное природопользование	магистр С.А.Круглова
	д.б.н. Г.А.Булаткин
Экологическая безопасность	к.г.н., доц. И.В.Припутина
Охрана почвенных ресурсов	д.б.н. О.И.Худяков
	к.б.н. С.М.Севостьянов
Картографические методы исследований	к.г.н. Л.П.Симонова
Экологическое право	магистр Ю.А.Кабанова

Обучение проводится на базе Лаборатории функциональной экологии Института фундаментальных проблем биологии РАН с привлечением специалистов из МГУ им. М.В.Ломоносова и Приокско-террасного биосферного заповедника МПР РФ.

Учебный процесс обеспечен научной и учебной литературой, справочным материалом, банком данных, содержащим результаты многолетних измерений параметров экосистем Окского бассейна, Приокско-Террасного биосферного заповедника и экспериментального полигона «Любозжиха». В распоряжении студентов и преподавателей имеются: библиотека Лаборатории функциональной экологии около 2000 книг, библиотека Института более 5000 книг, Центральная библиотека Пушкинского научного центра РАН.

Научно-педагогический состав, обеспечивающий учебный процесс, включает 5 докторов и 6 кандидатов наук. Каждый научный руководитель студентов читает учебный курс в рамках магистерской программы.

Лекция 1. Экология – фундаментальная наука, изучающая экосистемы

Термин «Экология» открыл Э.Геккель (1866) как раздел биологии, изучающий взаимоотношения между организмами и окружающей средой. Потом Экология дифференцировалась на самостоятельные научные дисциплины: **экология животных, экология растений, экология микроорганизмов, экология человека.**

К настоящему времени появилось еще 50 экологий (рис. 1): космическая, физическая, химическая, геохимическая, радиационная, социальная, промышленная, технологическая, медицинская, рекреационная, экология культуры, экология духа, экология личности и др. Рост количества терминов и дробление науки продолжается до сих пор. Причина в общем ажиотаже и слишком упрощенном толковании предмета, задач и объектов исследований экологии как науки.

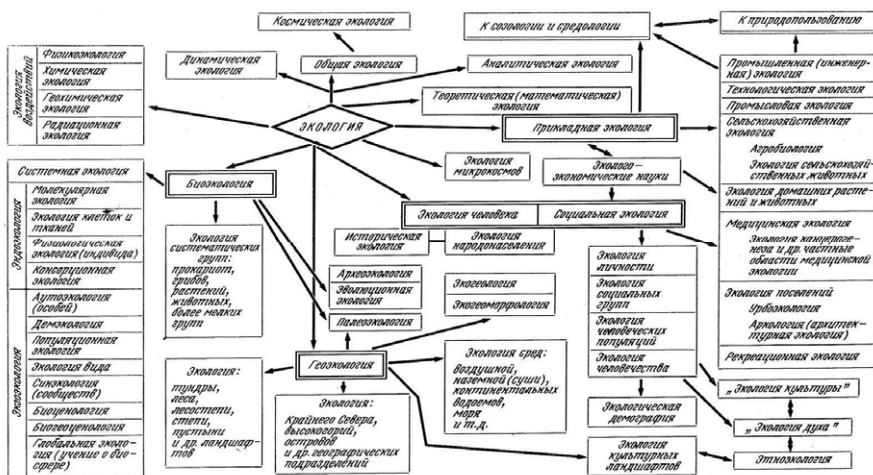


Рис.1. Классификация «экологий»

Одновременно с дифференциацией науки на отдельные дисциплины в настоящее время стал прогрессировать противоположный процесс интеграции знаний и научных дисциплин в единое научное направление, образующее новую область естествознания, объединяющую обширные знания, рассредоточенные в других фундаментальных науках: биологии, геологии, почвоведении, географии, геохимии, геофизики, метеорологии, математики, социологии, экономики. В современной экологии обозначился и свой конкретный объект исследований – экосистема.

Современная экология – это фундаментальная наука, изучающая экосистемы локального, регионального и глобального масштаба, их структуру и функцию, законы изменчивости в пространстве и во времени под влиянием естественных и антропогенных факторов.

Что такое экосистема? Со временем ее определение менялось.

Первоначальное определение Экосистемы дал А.Тенсли в 1935 г. **Экосистема - это совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ.** Именно многообразие организмов и неорганических компонентов, между которыми может осуществляться круговорот веществ, породило такое многообразие определений предмета экологии, в котором стало трудно ориентироваться даже специалисту.

Известный американский эколог Юджин Одум в 1975 г. уточнил первоначальное определение. **Экосистема – любое единство, включающее все организмы (то есть сообщество) на данном участке и взаимодействующее с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенную трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот вещества внутри системы.**

Развитие Функциональной экологии (Керженцев, 2006) позволило сформулировать новое более определенное понятие: **Экосистема - это симбиотическая ассоциация автотрофной, сапротрофной и гетеротрофной**

биоты (фитоценоза, зооценоза и педоценоза), функционирующее автономно за счет обмена симбионтов отходами своей жизнедеятельности.

Разнообразие специализированных групп живых организмов (продуценты, консументы, редуценты) скооперировалось в единую систему на основе взаимовыгодного обмена отходами жизнедеятельности, который освободил всех участников от энергетических затрат на поиск и добывание пищевых ресурсов. Они получают пищу от партнеров в форме отходов жизнедеятельности в обмен на свои собственные отходы. Такое симбиотическое содружество способно функционировать автономно бесконечно долгое время за счет метаболизма - циклического процесса фазовых превращений вещества экосистемы: минеральная масса - живая биомасса - отмершая некромасса – минеральная масса. Замкнутость цикла метаболизма экосистемы составляет 90-99%. Экосистему можно считать самой рентабельной фабрикой производства биомассы, отходы которой не превышают 1-10% и полностью компенсируются атмосферными выпадениями (в т.ч. метеоритными) и продуктами выветривания горных пород.

Современная экология - фундаментальная наука, изучающая экосистемы, она базируется на приведенном выше определении и состоит из трех основных разделов: 1) Ландшафтная (структурная) экология; 2) Функциональная экология; 3) Прикладная экология.

Ландшафтная (структурная)экология изучает анатомию экосистем, их строение и состав, законы изменчивости экосистем в пространстве, то есть их географию экосистем. Это соответствует определению географической экологии (геоэкологии).

Функциональная экология изучает физиологию экосистем, механизм их функционирования, законы изменчивости этого механизма во времени, то есть динамику и ритмику процессов функционирования экосистем в среде обитания, которая изменяется в результате совокупного влияния естественных и антропогенных факторов.

Прикладная экология использует теоретические достижения ландшафтной и функциональной экологии в решении практических проблем хозяйственной деятельности человека. Она вместе с Инженерной экологией разрабатывает технологии и технические средства для рационального и экологически безопасного природопользования, обеспечения экологической безопасности и охраны окружающей человека среды обитания человека как биологического вида. Каждый из трех перечисленных разделов Экологии может быть реализован в локальном, региональном и глобальном масштабах.

Изучение Функциональной экологии (физиологии экосистем) показало, что для **всех живых систем (клетка, организм, экосистема, биосфера), несмотря на огромную разницу пространственных размеров, существует один универсальный механизм функционирования – метаболизм, который представляет собой циклический процесс фазовых превращений вещества или малый биологический круговорот.**

В биологии на уровне клетки и организма метаболизм изучается давно. Он представляет собой сочетание двух противоположных процессов: **анаболизма и катаболизма**, то есть синтеза и распада биомассы. На уровне экосистемы этого оказалось недостаточно.

В метаболизме экосистемы важную роль играет функция **некроболизма** - превращения живой биомассы в мертвую некромассу с одновременным возрождением новой жизни в форме зародышей, семян, спор. Эта важная функция обеспечивает преемственность поколений всех живых организмов и создает условия для непрерывного существования почвенно-растительного покрова на земной суше. Функция некроболизма начинается с момента достижения организмом половой зрелости: у животных по достижении определенного возраста, у растений по достижении определенной массы. Первую половину жизни организм формирует свою морфологическую структуру, которая во второй половине жизни позволяет ему добывать ресурсы в количестве, превышающем его собственные потребности. Этот потенциальный излишек ресурсов включает генеративную фазу онтогенеза и

остальное время жизни организм расходует на воспроизводство и воспитание потомков. В процессе затухания собственных функций и отмирания (некроза), организм стимулирует формирование зародышей своих будущих потомков. В этом состоит мудрость природы и залог ее вечного существования. Именно эти проблемы являются главными объектами изучения функциональной экологии.

Лекция 2. Метод технико-биологических аналогий (ТБА) для изучения экосистем. Информационно управляющие системы (ИУС): растение, почва, экосистема

Два российских журнала (Успехи геронтологии, 2003 и Биохимия, 2004) перепечатали статью из Cancer Cell (2002, 2) Ю.Лазебника, где автор очень образно и остроумно сравнивает методы научного анализа, которые используют биологи и инженеры, и призывает биологов к созданию формального языка для описания сложных биологических систем. Аргументы противников такого подхода звучат так: живые системы слишком сложны и фундаментально отличаются от объектов, изучаемых инженерами; мы знаем слишком мало, чтобы анализировать организмы и их клетки так, как инженеры анализируют свои системы, созданные человеком. Однако общая теория систем возникла более 50 лет назад как попытка объяснить сложности организации именно живых организмов. Людвиг фон Берталанффи и Н.Н.Моисеев (1990) рассматривали организмы как физические системы, что позволило им без дополнительных экспериментов получить новые знания о взаимодействии компонентов живых систем.

Наш опыт 20-летнего сотрудничества с группой специалистов Института проблем управления РАН под руководством проф. В.В.Бугровского и академика А.А.Воронова, показало плодотворность использования опыта технических наук для изучения функций сложных экологических систем. На основе сформулированного нами принципа информационного единства природных и технических систем, был разработан метод технико-биологических аналогий (ТБА), который позволил использовать арсенал методов анализа технических систем для изучения механизма функционирования биологических и экологических систем (Бугровский и др., 1990).

Метод технико-биологических аналогий (ТБА) позволяет решать конкретные вопросы функциональной экологии, например, описать в форме имитационной модели принцип функционирования природных экосистем и

использовать этот принцип для изучения природных систем как потенциальных объектов разумного управления.

Процесс управления представляет собой серию заранее рассчитанных воздействий, направленных на повышение эффективности функционирования природных систем и их устойчивости к негативным воздействиям естественных и антропогенных факторов. В расчеты ожидаемых результатов от процедуры управления должен закладываться не только максимальный эффект, но и минимальный ущерб от процедуры направленного воздействия. Добиваясь конкретных полезных результатов, нельзя допускать вредных последствий для экосистемы даже в отдаленной перспективе.

Иными словами, направленно воздействовать на механизм функционирования экосистем желательно в пределах естественного диапазона его изменчивости. Для решения этой задачи и следует изучить устройство и принцип действия механизма функционирования экосистем, количественно оценить возможные реакции этого механизма на воздействия внешних факторов, определить пределы критических изменений параметров экосистем, после которых начинаются нарушения их структуры и функций. Нужно сформулировать теорию управления механизмом функционирования экосистем (метаболизмом), которая позволила природе преодолеть всевозможные катаклизмы и сохранить живые системы в течение миллиардов лет естественной эволюции. Это необходимо для того, чтобы с высокой точностью прогнозировать поведение экосистем при конкретных изменениях естественных и антропогенных факторов среды.

Сложный и длительный процесс разработки теории управления функциями природных систем отнимет много времени и сил. Но его можно значительно сократить за счет использования опыта, накопленного техническими науками в области теории управления техническими системами. Основная трудность такого подхода, несмотря на его привлекательность, заключается в том, чтобы доказать сходство или хотя бы подобие природных и технических систем, которые принято считать антиподами.

Нам удалось сформулировать принцип информационного единства природных и технических систем, который позволяет обнаружить черты сходства в процессе функционирования тех и других систем (Бугровский и др., 1990). Сущность его заключается в том, что природные и технические системы имеют не только вещественную, но и информационную форму существования. В технических системах эти формы представляют - машина и ее чертежи или техническая документация, в природных системах - фенотип и генотип, организм и семя с его генетической программой. Для того, чтобы информационные формы трансформировались в вещественные необходимо приложить к ним вещество и энергию.

Чертежи машин, не воплощенные в металле, невсхожие и спящие семена растений, погибшие и хранящиеся в криобанках зародыши животных являются примерами автономного существования информационных форм природных и технических систем, независимо от наличия вещественных форм. Несмотря на то, что вещественные формы природных и технических систем различаются принципиально, их информационные формы имеют много общего и вполне сопоставимы для оценки и анализа.

На основе принципа информационного единства, и природные, и технические системы можно отнести к единому классу **информационно-управляющих систем (ИУС)**. Разница между ними заключается лишь в том, что создающим фактором для технических систем служит воля и разум человека, а для природных - генетическая программа развития организма (онтогенез), заложенная в семени, в зародыше и ее реализация сопряжена с адаптацией к реальным условиям среды.

Условия, при которых происходит переход информационной формы в вещественную могут значительно отличаться от идеальных как у технических, так и у природных систем. Отступление от технических условий, заданных в проектной документации, отражается на качестве технических систем, их надежности, работоспособности, долговечности. Отклонение параметров среды от оптимального диапазона проявляется в нарушениях структуры и функций

природных систем на каждой фенофазе биоценоза и на каждой стадии онтогенеза. Это приводит к разным результатам.

В качестве примера технической информационно-управляющей системы мы взяли автономный космический аппарат (АКА), способный принимать самостоятельные решения после достижения заданной точки космического пространства. Его цель – достигнуть заданных координат, получить информацию о заданном объекте и передать ее на Землю. Для достижения этой цели АКА оснащен функциональными блоками: а) блок движения; б) блок навигации; в) блок научной аппаратуры; г) блок внутренней связи; д) блок внешней связи. По команде с Земли он достигает заданной точки, самостоятельно включает нужную аппаратуру, в зависимости от реальной картины объекта, получает нужную информацию и передает ее на Землю.

Для сравнения природных систем с техническими мы использовали живые системы разного уровня организации: растение (фитоценоз), почва (педоценоз) и экосистема.

Фитоценоз

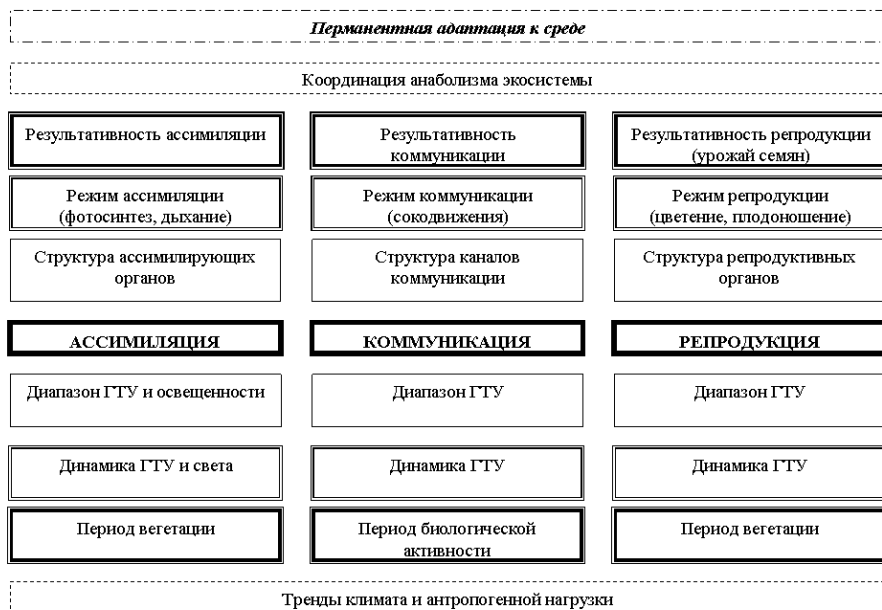


Рис.2. ИУС – растение (фитоценоз).

Растение, как информационно-управляющая система (рис.2) имеет три функциональных блока, которые взаимодействуют друг с другом и с окружающей средой, что позволяют реализовать главную цель функционирования организма - его репродукцию или размножение:

а) блок ассимиляции минерального вещества для синтеза фитомассы или первичной биологической продукции (листва, хвоя, сосущие корни), при этом филлосфера ассимилирует минеральные вещества в форме газов из атмосферного воздуха, а ризосфера - в форме ионов почвенного раствора;

б) блок коммуникации, осуществляющий внутренние связи между компонентами системы растения, а также между целым организмом и средой его обитания (стебли, стволы, ветви, проводящие корни);

в) блок репродукции (цветы, плоды, семена), реализующий главную цель данной природной системы: воспроизводство здорового потомства с учетом

всех возможных потерь вследствие гибели семян и подроста от болезней, вредителей, пожаров, поедания животными и человеком, попадания в неблагоприятные условия и т.п.

Для достижения цели в изменчивых условиях среды, растение имеет несколько уровней управления процессом онтогенеза, которые позволяют живой системе устойчиво функционировать в широком диапазоне флуктуаций факторов среды. Управление функциями растения осуществляется на основе информации о динамике и ритмике изменений факторов среды при прохождении каждой фазы онтогенеза.

Идеальная или генетически запрограммированная кривая смены фаз онтогенеза должна сопровождаться соответствующей кривой смены факторов среды. Отклонение факторов среды от идеала на каждом отрезке кривой онтогенеза вызывает специфическую реакцию функциональной системы растения, т.е. отклонение данного отрезка кривой онтогенеза от нормы, каждое из которых по-своему отражается на общем итоге всего цикла развития (фенотипа).

Самый нижний уровень управления может изменить строение (структуру) соответствующего функционального блока в зависимости от того, на каком этапе развития отклонились от оптимальной для генотипа кривой реальные условия среды. Например, различия освещенности листьев в разных частях кроны в разные периоды вегетации проявляются в различии листьев, расположенных в разных участках кроны.

Такая же дифференциация происходит в корнях, стеблях, цветах, плодах и семенах. Их структура и масса формируется в строгом соответствии с отклонениями реальных условий среды от оптимальных на всех этапах вегетации.

Второй уровень управления может изменить ритмику функционирования каждого блока в зависимости от реального хода условий среды. Темпы дыхания, ритмика открытия и закрытия устьиц, сокодвижения, цветения, опыления и т.п. зависят от степени соответствия хода реальных условий

характеру оптимальной кривой, запрограммированной в генетическом коде данного вида.

Третий уровень управления суммирует работу всех ячеек каждого функционального блока в целостный результат. Благодаря совокупной работе всех листьев и корней с их индивидуальными размерами и массами, в индивидуальном режиме, на каждом этапе развития формируется определенная крона (филлосфера) и корневая система (ризосфера) растения, которые позволяют идентифицировать видовые признаки растения и диагностировать степень их отклонения от стандартного габитуса.

Четвертый уровень управления координирует функции отдельных блоков и формирует общую структуру растения с его видовыми признаками, координирует общую ритмику функционирования всех блоков системы и последовательность прохождения фаз онтогенеза, обеспечивает гармонию формы всего растения на всех этапах его развития.

Пятый уровень управления осуществляет адаптацию всего растения к реальным условиям данного экотопа в сравнении с оптимальным для данного генотипа. Кедровый сланик, березовое криволесье, карликовые сосны - яркие примеры результатов адаптации видов к несвойственным условиям среды. Хотя и эти клоновые признаки уже закреплены в генетическом аппарате, а значит уже стали оптимальными для растений, вегетирующих в данных условиях среды.

Совокупность автотрофных организмов образует фитоценоз - компонент экосистемы, выполняющий функцию анаболизма или ассимиляции минеральных элементов для синтеза фитомассы с помощью солнечной энергии. Поэтому в качестве цели фитоценоза можно принять оптимизацию анаболизма к реальным факторам среды. Соответствующие цели имеют почва и экосистема: оптимизация катаболизма и метаболизма.

Оптимизация метаболизма означает достижение результатов функционирования (экомассы), соответствующих данным условиям среды. То

же самое можно сказать и по поводу оптимизации его составляющих: анаболизма, некरोболизма и катаболизма.

Педоценоз



Рис.3. ИУС почва (педоценоз).

Почва (педоценоз) как информационно-управляющая система (рис.3) для достижения цели оптимизации катаболизма имеет три функциональных блока:

1) блок аккумуляции (опад, подстилка, гумус) - совокупность отмерших органических веществ фитомассы, зоомассы, микробиомассы, объединенная термином "некромасса";

2) блок минерализации (диссимиляции) - гетеротрофный биологический комплекс, осуществляющий ступенчатую деструкцию и минерализацию некромассы, в ходе которой высвобождаются минеральные элементы;

3) блок гумификации, осуществляющий вторичный синтез специфических для почвы органо-минеральных веществ, объединяемых

термином - "гумус"; который является стратегическим запасом экосистемы, хранилищем ЭМП.

Механизм функционирования педоценоза также имеет пять уровней управления и соответствующие уровни информации о факторах среды, к которым адаптируется функция катаболизма экосистемы.

Первый нижний уровень управления формирует структуру каждого блока в соответствии с динамикой условий данного экотопа. Соотношение опада, подстилки, фракций гумуса, групп гетеротрофной биоты, состава газовой фазы и почвенных растворов строго соответствует соотношению гидротермических условий.

Второй уровень управления определяет время обновления вещества в каждом блоке (аккумуляции, минерализации, гумификации), его характерное время.

Третий уровень управления формирует реальный профиль почвы и режим его функционирования (суточный, годовой, многолетний). Генетический профиль почвы (почва-память) соответствует средним многолетним климатическим условиям. Состав газовой, жидкой и живой фаз почвы определяется реальным соотношением гидротермических условий.

Четвертый уровень управления координирует соотношение структуры и функций всех блоков педоценоза как единой системы. Любые изменения внешних условий отражаются сначала на изменении режима функционирования педоценоза, а затем на изменении структуры почвенного профиля.

Пятый уровень управления определяет интегральные параметры адаптации педоценоза к долговременным устойчивым изменениям факторов среды, которые отражаются в строении профиля и режиме его функционирования. Это позволяет количественно согласовать функции анаболизма и катаболизма как компонентов интегрального процесса метаболизма экосистемы.

Экосистема

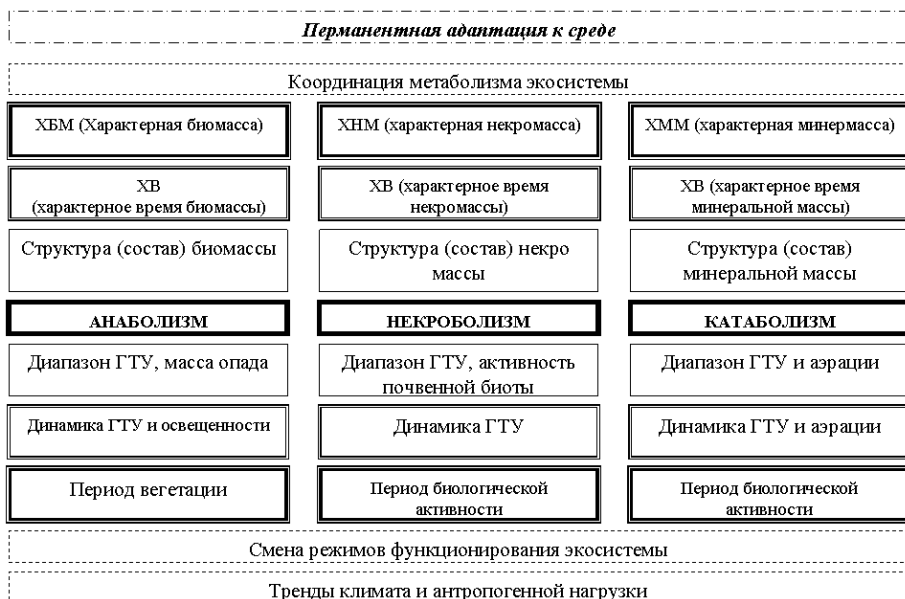


Рис.4. ИУС-Экосистема.

Экосистема (рис.4), как информационно-управляющая природная система высшего порядка имеет три функциональных блока: а) блок анаболизма или ассимиляции простых минеральных элементов для синтеза сложных органических веществ с помощью солнечной энергии; б) блок некроболизма или отмирания биомассы с одновременным возрождением новой жизни в форме семян и зародышей. Этот блок выполняет функции буфера, смягчающего несогласованность реакций анаболизма и катаболизма экосистемы при изменениях факторов среды; в) блок катаболизма или диссимиляции сложных органических веществ отмершей биомассы на простые минеральные с высвобождением энергии химических связей, которую использует гетеротрофная биота при деструкции и минерализации некромассы. Однако функциональную схему экосистемы пришлось строить по другому принципу, о котором будет сказано в следующей лекции.

По существу, метаболизм или механизм функционирования живых систем всех уровней организации (клетка, организм, экосистема, биом, биосфера) принципиально идентичен, поскольку на всех уровнях организации жизни представлен сочетанием процессов синтеза и распада органических веществ (анаболизма и катаболизма). Различия имеют исключительно количественный характер.

Все природные живые системы развиваются в режиме перманентной адаптации к постоянным изменениям факторов среды в суточных, сезонных, годовых, многолетних циклах. Каждая природная экосистема имеет свой диапазон оптимальных флуктуаций, заложенный в генетическом аппарате отдельных особей. Отклонение реального хода условий от оптимального, генетически обусловленного, сказывается на конечном итоге развития всей системы. Аномалии проявляются в изменении габитуса, массы, продукции системы. Выход условий среды за пределы оптимального диапазона может блокировать генеративную фазу онтогенеза и привести к гибели вида. Отдельные мутанты, выжившие в экстремальных условиях, могут стать родоначальниками нового вида, адаптированного к новым условиям среды.

В связи с постоянными колебаниями факторов среды в суточном, годовом и многолетних циклах, живые организмы экосистемы вынуждены функционировать в переменном режиме: оптимальном, пессимальном или экстремальном. В оптимальном режиме все биохимические реакции и физиологические процессы совершаются с нормальной средней скоростью, при которой организмы проходят все стадии онтогенеза и производят здоровое потомство. В пессимальном режиме цикл метаболизма совершается в замедленном темпе, при котором не все организмы успевают проходить генеративную стадию онтогенеза и выпадают из состава экосистемы. В экстремальном режиме скорость метаболизма возрастает до предела физиологических возможностей организмов. В результате быстрого истощения ресурсов экотопа создается их дефицит и экосистема деградирует.

Функционирование информационно-управляющих систем подчинено определенной цели, для достижения которой они имеют набор функциональных блоков, уровней управления и соответствующих уровней информации, корректирующих процесс управления. Целесообразность технических систем определяется человеком, поскольку всякая машина предназначена для реализации какой-то цели, поставленной человеком. У природных систем цель – воспроизводство – заложена в генотипе. Ради воспроизводства себе подобных (репродукции информационных форм существования) живые системы адаптируются в пределах фенотипа к меняющимся условиям среды. Они могут изменить стереотип поведения, форму и окраску в зависимости от характера и степени отклонения реальных условий среды от оптимальных, обусловленных генетическим кодом.

Важно учитывать принципиальное различие реакции организма и экосистемы на отклонение факторов среды от оптимального диапазона. Организм в ответ на смену условий изменяет режим функционирования, а экосистема изменяет структуру: одни виды заменяются другими более устойчивыми к новым условиям.

Для того, чтобы перейти от общих рассуждений к описанию природных экосистем как потенциальных объектов управления, необходимо проделать предварительную работу, которая включает несколько этапов.

1. Выбор природного объекта. Этот тривиальный для техники этап в биологии является содержательным ввиду огромного разнообразия жизненных форм, видов и сочетаний биологических объектов. Смысл этого этапа заключается в том, чтобы подобрать минимальное количество представительных объектов, пригодных для экстраполяции результатов исследований.

2. Проведение глубокой интеграции признаков, свойств и функций выбранных объектов. Вообще, живые системы, даже самые простые, неизмеримо сложнее самых сложных машин. Живая клетка вполне сравнима по сложности функционирования с крупным заводом. Современный уровень

знаний не всегда позволяет достаточно детально и точно описать структуру и функции живых систем. Особенно, если учесть низкую точность измерений и малую информативность параметров. Поэтому целью этапа интеграции является выбор строго определенного минимума информативных характеристик, достаточно полно отражающих существо процесса функционирования изучаемых систем. Интегральные характеристики должны обеспечить высокую точность экспериментальных определений, чтобы снизить до минимума ошибки вычислений и не исказить смысл экспериментов.

Поскольку точность полевых измерений большинства параметров экосистем не превышает 10-20%, то минимизация числа измеряемых параметров путем глубокой интеграции в описании функций природных систем становится очевидной. Даже при измерении пяти параметров с точностью 20%, ошибка определения приближается к единице и затемняет результат.

3. Выбор технических прототипов природных живых системам.

Для использования метода технико-биологических аналогий необходимо подобрать такие технические системы, которые позволили бы с максимальными удобствами и наглядностью сопоставить их с изучаемыми природными системами.

В качестве основного объекта наших исследований была выбрана природная экосистема в силу следующих обстоятельств.

1. Структурно-функциональная целостность экосистемы позволяет применить к ней понятие цели в смысле Н.Н.Моисеева (Моисеев, 1990). Целью экосистемы, в соответствии с представлениями В.И.Вернадского, можно считать оптимизацию метаболизма в разных климатических условиях для надежного обеспечения репродукции.

2. Функционирование экосистемы допускают глубокую интеграцию ее параметров на основе принципа экосистемного метаболизма (Керженцев, 2006). Интегральными параметрами структуры экосистемы являются общая масса (экомасса) и ее составляющие: биомасса (фитомасса + зоомасса + микробиомасса), некромасса (опад + подстилка + гумус) и минеральная масса

(газы + соли + коллоиды). Интегральными параметрами функционирования являются емкости и скорости процессов анаболизма, некроболизма и катаболизма.

3. Механизм функционирования экосистемы допускает ее дифференциацию на функциональные блоки: "фитоценоз" и "педоценоз", которые сами представляют собой биосистемы более низкого уровня. Каждый блок имеет свою частную цель в едином цикле экосистемного метаболизма: а) синтез органических веществ биомассы из минеральных элементов (фитоценоз); б) минерализация отмершей биомассы с гумификацией не востребованных фитоценозом элементов (педоценоз).

Совокупность автотрофных организмов фитоценоза выполняет функцию анаболизма или ассимиляции минеральных элементов для синтеза фитомассы с помощью солнечной энергии. Совокупность сапротрофной и гетеротрофной биоты педоценоза выполняет функцию катаболизма или диссимиляции отмершей биомассы на минеральные элементы. Оптимизацию анаболизма путем реагирования фитоценоза на смену факторов среды можно принять в качестве цели фитоценоза. Соответствующие цели имеют педоценоз (почва) и экосистема: оптимизация катаболизма и всего цикла метаболизма.

В цикле метаболизма экосистем пришлось выделить дополнительную функцию, которую биологи обычно игнорируют – некроболизм. Эта функция осуществляет процесс превращения живой биомассы в мертвую некромассу. Дело в том, что в онтогенезе любой особи можно выделить два главных этапа: вегетативный и генеративный. Первый этап формирует структуру и габитус живой системы, а второй обеспечивает репродукцию или самовоспроизведение, которое продолжает жизнь в следующем поколении. Сформированный вегетативно организм способен добывать больше ресурсов, чем нужно для его жизнеобеспечения. Эти «излишки» он расходует на развитие генеративных органов и акты размножения. Функция некроболизма состоит из сочетания процессов некроза и возрождения, то есть в процессе постепенного старения и

отмирания организм создает условия для продолжения жизни в следующем поколении (цветы, плоды, семена, споры, зародыши).

Экосистема как объект управления имеет следующие функциональные блоки (рис.4):

1. Анаболизм, представленный двумя противоположными процессами – фотосинтез и дыхание, а в более широком смысле биосинтеза и экскреций. Включает весь комплекс автотрофных организмов, осуществляющих ассимиляцию минеральных элементов для синтеза первичной биологической продукции экосистемы (фитомассы), часть которой расходуется на собственное дыхание. Сюда же относится биосинтез вторичной биологической продукции – зоомассы и продуктов ее выделений в форме газов, жидких и твердых экскреций.

2. Некроболизм, который можно определить как генетически запрограммированное отмирание органов и организмов при завершении цикла онтогенеза, старение тканей и связанное с этим перераспределение вещества в репродуктивные органы (цветы, плоды, семена. споры, зародыши). Блок некроболизма регулирует потоки вещества в системе, обеспечивая воспроизводство генофонда.

3. Катаболизм, осуществляет минерализацию органического вещества некромассы с последующей гумификацией не востребованных фитоценозом минеральных элементов, обеспечивает функцию анаболизма и создает запасной фонд экосистемы.

Использование метода технико-биологических аналогий (ТБА) позволило четко разделить параметры структуры и функции биосистем. Например, с позиций структуры листья и корни растения отличаются принципиально, а с позиций функции они составляют единый аппарат ассимиляции минеральных элементов для синтеза фитомассы: листья ассимилируют газы, а корни растворы. Метод ТБА показал принципиальную разницу между воздействием на экосистемы естественных и антропогенных факторов. Естественные факторы (свет, тепло, влага) воздействуют непосредственно на функцию

экосистемы. Они могут ускорить или замедлить функции анаболизма, некреболизма и катаболизма, и этим изменить результативность метаболизма экосистемы. Антропогенные факторы воздействуют непосредственно на структуру экосистемы путем привноса, отчуждения или трансформации экомассы и ее составляющих: биомассы, некромассы и минеральной массы. Поэтому воздействие естественных факторов направлено на поддержание гомеостаза метаболизма экосистем, а антропогенные факторы на нарушение их структуры.

Моделирование механизма функционирования экосистемы как информационно-управляющей системы адекватно отражает существо природных процессов и позволяет прогнозировать поведение экосистемы при различных сочетаниях естественных и антропогенных факторов. Уже возникла потребность привлечения к работе экономистов и даже финансистов, которые владеют методами описания выгодного поведения человека в операциях бизнеса. Дело в том, что живые природные системы при любых сочетаниях внешних условий выбирают наиболее выгодную для себя траекторию поведения, чтобы реализовать функцию репродукции – воспроизводства себе подобных.

Лекция 3. Экосистема – объект изучения современной экологии

Термин «Экосистема» в научную литературу ввел Артур Тенсли (1937). По его определению *Экосистема – функциональная система, включающая в себя сообщество живых организмов и среду их обитания*. Потом содержание этого термина дополнил американский эколог Юджин Одум (1975): *Экосистема – любое единство, включающее все организмы (то есть сообщество) на данном участке и взаимодействующее с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенную трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот вещества внутри системы*.

Примерно в это же время в России появился аналогичный термин «Биогеоценоз», который ввел академик В.Н.Сукачев в своих статьях и в монографии «Основы лесной биогеоценологии» (Сукачев, 1964, 574 с.).

Совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих составляющих ее компонентов и определенные типы обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении и развитии.

После этого начались жаркие споры на мировом уровне сторонников структурной и функциональной позиции. Термин «экосистема» отражал функцию, без указания пространственных границ, а термин «биогеоценоз» детально отражал структуру без описания функций всего БГЦ и каждого его компонента. Некоторое примирение внес международный симпозиум ЮНЕСКО, который состоялся в 1965 году в Копенгагене. Своим решением симпозиум зафиксировал равноценность и равнозначность этих двух терминов.

Окончательное прекратились споры после выхода статьи Е.М. Лавренко, Н.В. Дылис, 1968. с.159, где содержалась фраза, покорившая специалистов точной лаконичностью: **«Биогеоценоз – это экосистема в границах фитоценоза»**. Эта фраза позволила сохранить содержание сложно произносимого термина «биогеоценоз» при использовании благозвучного на всех языках термина «экосистема».

Но российские специалисты долгое время отдавали предпочтение термину «биогеоценоз». Так один из патриархов российской геоботаники Т.А.Работнов, в своей монографии «Фитоценология», МГУ, 1983. с.8 дал новое определение: ***Биогеоценоз – это биокосная открытая система, являющаяся частью биосферы, находящаяся под воздействием внешних по отношению к ней факторов, характеризующаяся свойственным ей взаимодействием слагающих ее биотических (автотрофных, в основном фототрофных, и гетеротрофных организмов) и абиотических компонентов и определенным типом обмена веществом и энергией между ними и компонентами других биокосных и косных систем, границы которой определяются границами свойственного ей фитоценоза.***

Слишком длинное определение затрудняет практику научного общения, поэтому при изучении механизма функционирования экосистем в монографии А.С.Керженцев. Функциональная экология, 2006. с.29, мы попытались более кратко сформулировать определение экосистемы как основного объекта исследований функциональной экологии.

Экосистема – симбиотическая ассоциация автотрофной, сапротрофной и гетеротрофной биоты, автономно функционирующая в конкретном диапазоне факторов среды за счет метаболизма – циклического обмена симбионтов отходами жизнедеятельности.

Экосистема (рис. 4) - устойчивый самодостаточный объект живой природы, подобный клетке и многоклеточному организму, только без оболочки. Попытка создания автономной системы жизнеобеспечения космонавтов (АСЖОК) похожа на формирование эукариотной клетки из

свободно живущих прокариот. Она должна функционировать в автономном стационарном режиме за счет взаимного обмена симбионтов отходами жизнедеятельности. Компоненты экосистемы должны работать так же согласованно, как органеллы в составе клетки и органы в многоклеточном организме. Цикличность метаболизма экосистемы обеспечивает ее устойчивость в конкретном диапазоне факторов среды, а высокая степень замкнутости круговорота вещества и энергии приближает КПД метаболизма к 100%.

Биота экосистемы не нуждается в защитной оболочке, как клетка или организм, поскольку все экосистемные механизмы совершаются в аэробных условиях и защита от агрессии кислорода им не требуется. Для экосистемы важна стабильная среда обитания, которая поддерживает стабильность всех экосистем биосферы не хуже защитной оболочки. Регулярные колебания факторов среды в суточном, годовом и многолетнем циклах вынуждают экосистему функционировать в режиме перманентной адаптации к постоянно меняющимся условиям среды. Пространственная неоднородность сочетаний факторов среды сформировала географическую зональность экосистем биосферы.

Самостоятельность экосистем как целостных природных объектов проявляется в их способности к саморегуляции и самовоспроизводству. Каждая экосистема может функционировать в стабильных условиях среды бесконечно долгое время за счет регулярного обновления экомассы в строгом соответствии с характерным временем каждой ее фракции и каждой стадии сукцессии.

При изменении условий среды экосистема начинает адаптироваться к новым условиям путем изменения видового состава биоты, структуры фракционного состава экомассы и уровня гомеостаза. Регулярные изменения условий среды в суточном, годовом и многолетнем циклах, вынуждают экосистему функционировать в догоняющем режиме перманентной адаптации. Она постоянно стремится к равновесию с факторами среды, но никогда его не

достигает, поскольку факторы меняются быстрее, чем экосистема успевает на них реагировать.

Экосистема как самостоятельный природный объект появилась в результате кооперативного взаимодействия разнообразных жизненных форм биоты ради защиты от геохимического голода на основе симбиоза - взаимовыгодного обмена симбионтов отходами жизнедеятельности. Можно утверждать, что экосистема – продукт корпоративного симбиогенеза автотрофной, гетеротрофной и сапротрофной биоты.

Симбиоз – это универсальный способ адаптации живых систем разного уровня организации к среде обитания, обедненной элементами минерального питания (ЭМП). В среде, обогащенной ЭМП, симбиоз может распадаться и каждый симбионт будет существовать по отдельности. При обеднении среды происходит возврат к симбиозу. Кооперация видов и их сообществ в экосистему значительно повышает КПД метаболизма. Поэтому экосистему можно назвать фабрикой безотходного производства биомассы.

Трудности получения ресурсов жизнеобеспечения выработали у живых организмов не только разные способы борьбы за существование, но и способы кооперации – взаимовыгодного сосуществования с другими организмами, сожительства с ними и участия в многовидовых сообществах по принципу обмена отходами и создания возобновляемых ресурсов экотопа.

Симбиоз оказался наиболее экономным способом взаимодействия живых организмов при ограниченных ресурсах. Симбионты существуют за счет обмена друг с другом отходами жизнедеятельности и создания кооперативных постоянно обновляемых запасов ЭМП в форме почвенного гумуса. Организмам симбионтам не надо тратить энергию на поиск и добычу пищи, они получают ее в форме отходов от партнеров по симбиозу в обмен на отходы собственной жизнедеятельности.

Классическим примером симбиогенеза служит лишайник – симбиоз гриба и водоросли. Уже доказано, что эукариотная клетка – результат симбиогенеза прокариот, объединившихся на основе обмена отходами жизнедеятельности.

Почти замкнутый цикл метаболизма спас каждого из них от геохимического голода и позволил защитить их анаэробные механизмы от агрессии кислорода с помощью мембранной оболочки.

Однако симбиоз проявляется не только на уровне клетки и организма, он вполне активно работает на уровне специализированных сообществ – биоценозов, образующих в совокупности почти замкнутые циклы метаболизма – экосистемы. Разнообразные экосистемы биосферы функционируют по принципу корпоративного симбиоза автотрофной, гетеротрофной и сапротрофной биоты. Состав взаимодействующих групп биоты в экосистеме подбирается таким образом, чтобы отходы всех взаимодействующих групп использовались без остатка. Чем меньше потеря метаболизма, тем выше его КПД и устойчивость экосистемы к внешним воздействиям. Невостребованные отходы создают новую экологическую нишу и стимулируют образование новых видов для ее заполнения.

Зависимость КПД метаболизма от видового разнообразия биоты неоднозначна. В одних случаях высокий КПД обеспечивается большим числом видов, в других меньшим. Это зависит от конкретных сочетаний факторов среды на данной территории. В условиях тундры и пустыни оно минимально, а в тропических лесах – максимально.

Эту жизненную формулу природы повышения КПД метаболизма за счет утилизации отходов необходимо использовать для организации систем рационального природопользования по принципу безотходного производства биомассы в разных биоклиматических условиях.

Традиционно укоренившийся, но давно устаревший, принцип «покорения природы» надо срочно менять на современный принцип «активной адаптации» жизнедеятельности человека к метаболизму природных экосистем локального, регионального и глобального масштаба. Человек должен гармонично вписать свою хозяйственную деятельность в глобальный цикл метаболизма биосферы. Это главное и непереносимое условие для обеспечения бесконфликтного

перехода биосферы в ноосферу и разумного выхода из глобального экологического кризиса с минимальными человеческими жертвами.

Метаболизм экосистемы – базовый механизм ее функционирования, который представляет собой гармоничное взаимодействие многообразных циклично повторяющихся процессов синтеза и распада органического вещества. Цикл метаболизма обеспечивается последовательной сменой трех функций, осуществляющих фазовые превращения вещества экосистемы (экомассы): анаболизм, некроболизм и катаболизм.

Функцию анаболизма – превращения минеральных элементов в живую биомассу, осуществляет фитоценоз – сообщество автотрофных организмов, способных синтезировать сложные органические вещества биомассы из простых минеральных элементов с помощью солнечной энергии.

Функцию некроболизма – превращения живой биомассы в мертвую некромассу, выполняет вся биота экосистемы в процессе естественного завершения жизненного цикла или в результате преждевременной гибели от воздействия различных внешних стрессов.

Функцию катаболизма – превращения отработавшей жизненный ресурс и отмершей биомассы (некромассы) в массу минеральных элементов за счет использования энергии органического вещества, выполняет педоценоз – сообщество почвенных гетеротрофных организмов.

Биологи для изучения метаболизма клетки и организма используют только две функции: анаболизма и катаболизма – синтеза и распада органической массы. Для изучения метаболизма экосистемы этого оказалось недостаточно. Потребовалась дополнительная буферная функция некроболизма - превращения живой биомассы в мертвую, которая важна для существования экосистемы не меньше, чем функции анаболизма и катаболизма. Механизм завершения жизненного цикла экосистемы столь же сложен и важен как процессы ее зарождения и развития.

Самое важное заключается в том, что именно в ходе выполнения функции некроболизма происходит зарождение новой жизни, формирование

генетической программы будущих организмов. В первой половине жизни организм формирует свою собственную морфологическую структуру. Вторая половина жизненного цикла начинается у морфологически сформированного организма с момента включения генеративной фазы развития. Это может произойти только в том случае, если организм окажется способным получить из окружающей среды больше ресурсов, чем требуется для его собственного жизнеобеспечения.

Избыток ресурсов, взрослый организм направляет на формирование генеративных органов и осуществление процесса размножения. Поэтому вторая половина жизни любого организма полностью посвящена репродукции - созданию и тиражированию генетических чертежей нового поколения организмов. Родительский организм в процессе завершения жизненного цикла не просто угасает, он при этом формирует генетический аппарат зародышей и стартовый капитал для потомков - запас вещества и энергии в виде эндосперма.

Ограниченный диапазон сочетания и динамики факторов среды на конкретном участке земной поверхности гармонизирует процесс метаболизма всего множества организмов, входящих в состав биоты экосистемы. Для прохождения полного цикла онтогенеза каждый организм должен функционировать в режиме оптимума, когда все физиологические процессы совершаются в соответствии с генетической программой и все стадии онтогенеза проходят полностью до конечного результата – формирования зародыша и эндосперма. Отклонение условий с ту или другую сторону от среднего диапазона вынуждает экосистему функционировать в пессимальном или экстремальном режимах. В обоих случаях некоторые виды биоты теряют конкурентоспособность и выпадают из экосистемы. Их место занимают другие виды, для которых новые условия являются оптимальными. В результате смены видового состава биоты происходит метаморфоз экосистемы.

Лекция 4. Структура экосистемы – объект изучения ландшафтной экологии

Структура экосистемы отражает современное состояние ее массы – **экомассы**, которая включает три составные части: биомассу, некромассу и минеральную массу. Экомасса экосистемы характеризуется анизотропностью, то есть разной изменчивостью параметров в вертикальном и горизонтальном направлениях. Для вертикального направления характерна слоистость структуры, а для горизонтального - пятнистость. Слоистость вертикального сложения экосистемы представлена рядом надземных и подземных ярусов фитоценоза, а также серий генетических горизонтов педоценоза (Рис.6.). Каждая экосистема имеет свой набор структурных слоев, отличающихся размерами (вертикальной мощностью) и качественным составом. Именно эти характеристики обычно используются для идентификации экосистем. Они положены в основу их классификации и диагностики.

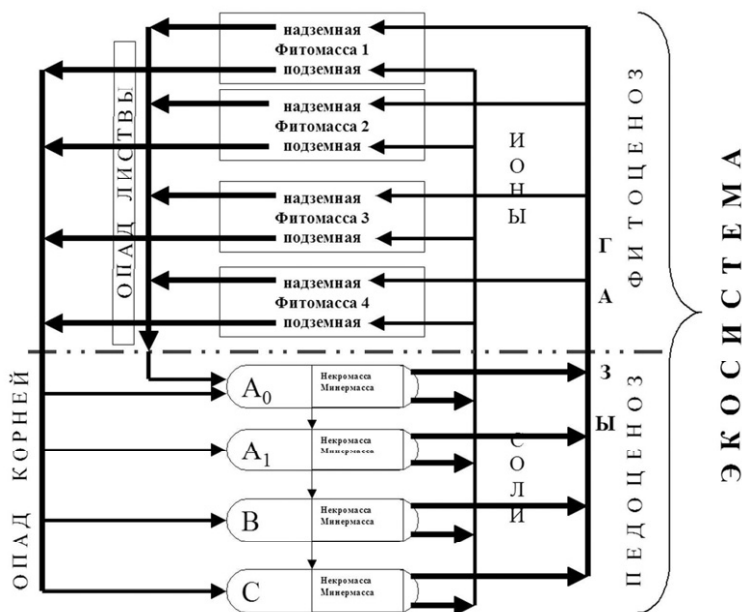


Рис.5. Структура экосистемы.

Вертикальная структура экосистемы (рис.5) формируется в процессе использования автотрофной, сапротрофной и гетеротрофной биотой ресурсов экотопа. Вертикальные надземные ярусы фитоценоза формируются в результате конкуренции растений за энергию света, а подземные – за ресурсы влаги, кислорода и элементов минерального питания (ЭМП). Надземные ярусы лесных экосистем размещаются в слое атмосферы 20-30 м, а подземные – в слое почвы 1,5-2,0 м. Ярусы типичных лесных экосистем формируются по градиенту освещенности из следующих жизненных форм: высокие и низкие деревья, высокие и низкие кустарники, высокие и низкие травы, напочвенные мхи и лишайники.

Деревья верхнего яруса имеют преимущество в максимальной освещенности, но вынуждены расходовать много энергии на доставку из почвы на большую высоту влаги и ЭМП. Травянистые растения нижнего яруса испытывают недостаток освещенности, но избыток CO_2 в приземном слое компенсирует дефицит света (Культиасов, 1982). Кроме того, травам не нужно расходовать вещество и энергию на синтез стволовой древесины.

Подземные ярусы фитоценоза приурочены к генетическим горизонтам почвенного профиля (педоценоза), которые обладают различными запасами ЭМП, режимом увлажнения и аэрации. В лесных экосистемах подземная фитомасса составляет примерно 30% общей фитомассы, а в травянистых экосистемах подземная фитомасса преобладает, достигая 70% общей фитомассы. Основная часть подземной фитомассы лесных экосистем (до 70-80%) приурочена к горизонту А почвенного профиля мощность которого колеблется в пределах 20-30 см. В луговых и степных экосистемах горизонт максимального скопления подземной фитомассы достигает 50-70 см. При этом корни отдельных растений проникают до глубины 5-10 м.

Вертикальная структура педоценоза формируется в процессе минерализации отмершей биомассы – некромассы. Горизонты почвенного профиля представляют собой различные сочетания начальных, конечных и промежуточных продуктов катаболизма экосистемы, который сочетает

процессы минерализации и гумификации отмершей биомассы. Различная скорость минерализации и гумификации фракций некромассы способствует их дифференциации во времени и в пространстве. Почвенный профиль можно сравнить с хроматографической колонкой, где разные вещества имеют свои координаты в пространстве.

Каждый тип вертикальной структуры имеет конкретную строго ограниченную площадь распространения. В горизонтальном направлении структурные элементы экосистем выглядят как дискретные участки различных размеров и конфигураций с однотипной вертикальной структурой. К элементам горизонтальной структуры экосистем относятся натурные и картографические выделы растительного и почвенного покрова: парцеллы, экосистемы, типы почв, фитоценозов, ландшафтов, провинций, зон, биомов и других территориальных единиц с однотипной вертикальной структурой данного масштаба. Горизонтальная структура экосистем характеризуется площадью выдела и его конфигурацией. Значимость конфигурации контуров как структурной характеристики экосистем значительно повышает объективность проведения границ контуров на местности и на карте. Однако на практике для оценки горизонтальной структуры используется обычно только площадь контура экосистем разного масштаба.

И.Н.Степанов (2006) разработал метод морфоизограф, который позволяет точно и объективно проводить границы контуров. В результате картографирования этим методом конфигурация контура приобретает информативность. Оказывается, в каждой природной зоне существует ограниченное число характерных конфигураций почвенных и геоботанических контуров, приуроченных к определенным сочетаниям факторов среды. Каждый тип рисунка контуров характеризует определенную категорию природных объектов. Незначительный объем типичных конфигураций позволяет формализовать их для широкого применения в практике картографирования.

Структура экосистемы (вертикальная и горизонтальная) характеризуется одновременно и относительной устойчивостью и изменчивостью. Устойчивость

экосистем формируется благодаря устойчивому сочетанию факторов среды на определенном участке земной поверхности. Автотрофная, сапротрофная и гетеротрофная биота адаптируется к этому сочетанию и формирует конкретные типы экосистем. Устойчивость структуры относительна, но она позволяет идентифицировать экосистемы в континууме экологического пространства, классифицировать многообразие экосистем в стройную иерархическую систему дискретных таксонов.

Изменчивость экосистем обусловлена непрерывным изменением факторов среды в суточном, годовом и многолетнем циклах. Она позволяет экосистеме адаптироваться к постоянно меняющимся условиям среды без существенных нарушений механизма функционирования. Структура каждой экосистемы формируется и поддерживается конкретным биологическим сообществом в процессе его функционирования под влиянием определенного сочетания факторов среды на конкретном участке территории.

Отбор видов и их соотношений в биоценозе осуществляется таким образом, чтобы максимально использовать ресурсы экотопа для синтеза биомассы. Сочетание факторов среды на конкретной территории служит ограничителем видового разнообразия экосистемы. Структуру биологического сообщества формируют виды, для которых данное сочетание условий среды является оптимальным. В оптимальном диапазоне факторов среды физиологические процессы биоты осуществляются в соответствии с генетической программой каждого вида и все стадии онтогенеза проходят без отклонений от нормы. При отклонении факторов среды от оптимального диапазона видовой состав меняется соответственно изменению условий. Виды, для которых новые условия оказались менее благоприятными, уступают место видам, более приспособленным к новым условиям. В итоге структура экосистемы корректируется так, чтобы функция метаболизма выполнялась в оптимальном режиме.

Устойчивость структуры экосистемы стабилизирует пространственную картину почвенно-растительного покрова конкретной территории (урочища,

экологического региона, природной зоны, биома, биосферы). Изменчивость структуры экосистемы во времени позволяет ей безболезненно реагировать на изменения факторов среды, сохраняя оптимальный режим функционирования. Поэтому изменение видового состава экосистемы – не катастрофа, а нормальная адаптивная реакция экосистемы на изменения факторов среды. Однако структура экосистемы может изменяться и при стабильных условиях среды.

Сукцессии экосистем

Очень часто в практике полевых исследований структуру экосистемы заменяют структурой фитоценоза, поскольку ее гораздо легче измерить и оценить, чем структуру педоценоза, скрытую от глаз наблюдателя. Однако границы почвенных и геоботанических контуров не всегда совпадают в пространстве. Главная причина несовпадения заключается в разной инерционности реакций фитоценоза и педоценоза на изменения факторов среды. При существенных изменениях факторов среды сначала изменяется структура фитоценоза, его фитомасса и видовой состав. Для изменения структуры педоценоза необходимо достаточно продолжительное существование нового фитоценоза на данной почве. Этот период реагирования зависит от характерного времени (ХВ) данной почвы. По нашим расчетам ХВ подзолистой почвы составляет 50-70 лет, серой лесной почвы – 100-120 лет, а чернозема – 300-500 лет.

При почвенном картографировании довольно часто обнаруживается несоответствие типа почвы типу растительности: березняки оказываются на подзолах, а ельники – на дерново-подзолистых или на серых лесных почвах. Такое несовпадение не обязательно указывает на миграцию границы природной зоны под влиянием изменений климата. Чаще всего это происходит в результате восстановительной сукцессии после уничтожения лесного полога в результате пожара, вырубki или инвазии сибирского шелкопряда. Ввиду того, что пожарам и инвазиям в большей степени подвержены припевающие и

спелые древостои, можно предположить, что эти стихийные бедствия являются естественным завершением стадии климакса лесных экосистем.

Наличие подзолов под березовыми лесами может означать, что сукцессия проходит ускоренными темпами с короткопериодной сменой пород, при которой почвенный профиль не успевает изменить морфологические признаки и перейти в другой таксон почвенной классификации.

В том случае, когда под ельниками обнаруживаются серые или темно-серые лесные почвы, можно говорить о крупных экологических катастрофах и длительной задержке сукцессии на начальных безлесных стадиях. Все это время почва, лишенная лесного полога, находится в условиях иного микроклимата с другим растительным покровом и другой почвенной биотой. Новые сочетания факторов среды изменяют режим функционирования экосистемы и формируют свойства и признаки почв, характерные для почв открытых пространств. Если это средняя и южная тайга, то подзолы становятся дерново-подзолистыми почвами, а дерново-подзолистые приобретают облик серых и даже темно-серых лесных почв. Если это происходит в северной тайге, то на месте подзолов могут сформироваться дерново-глеевые или лугово-болотные, а иногда и торфяно-болотные почвы. Это указывает на естественную изменчивость горизонтальной структуры экосистем без вмешательства человека.

Кроме явной изменчивости структуры экосистем существует скрытая изменчивость, которую наблюдатель не замечает вследствие большой разницы периода времени, необходимого для изменений структуры и времени жизни наблюдателя.

Нам удалось увидеть и описать такие явления в разных биоклиматических регионах: Западная Сибирь, Прикаспийская низменность и Восточное Забайкалье. Результаты наблюдений опубликованы в наших книгах и статьях.

Опыт полевого картографирования лесных почв показывает, что случаи соответствия и несоответствия типов почв типам леса встречаются примерно с

одинаковой частотой. И ничего удивительного в этом нет. Просто мы привыкли идеализировать представление о лесном пологе как гомогенном пространстве однотипного состава. На самом деле любой лесной массив, а тем более, лесная зона, представляет собой мозаику фитоценозов самого широкого спектра, характерного для данного гидротермического пояса.

У геоботаников существует GAP-парадигма А.Уатт (Watt, 1925, 1947). В.Н.Коротков, 1991. Цит. по Г.С.Розенберг, Д.П.Мозговой, Д.Б.Гелашвили. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара, 1999. 396 с. (с.290).

Она описывает принцип «мозаичного возобновления» лесных сообществ, который включает следующие основные положения:

- вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные леса имеют сходные принципы мозаично-ярусной организации;

- естественные леса представляют собой сукцессионную мозаику разновозрастных элементов мозаично- ярусной структуры;

- элементы мозаично-ярусной структуры выделяются по скоплениям синхронно развивающихся популяционных локусов древесных видов, скопления, в свою очередь, формируются в естественных лесах после нарушений, приводящих к образованию прорывов в сплошном пологе леса (размеры прорывов (gaps- окон) в пологе леса определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания);

- онтогенез древесных видов в лесных ценозах, включающий стадии молодости, зрелости, старения и смерти, определяет популяционную жизнь видов подчиненных синузий автотрофов и, в некоторой степени, популяционную жизнь гетеротрофов;

- устойчивое существование лесного массива возможно лишь при условии закономерного сочетания элементов мозаично-ярусной структуры, находящихся на разных стадиях развития.

По всей вероятности, гомогенный лесной полог не более, чем абстракция. Растительный покров должен быть пятнистым хотя бы потому, что это обеспечивает регулярное обновление ресурсов экотопа. В отличие от животных, которые перемещаются по территории в поисках необходимых организму пищевых ресурсов, растения для смены «пастбища» вынуждены перемещаться во времени. На конкретном участке территории регулярно происходит чередование типов леса (стадии сукцессии) аналогично чередованию культур в севообороте. При этом коренной тип леса регулярно меняет местообитание, перемещаясь в пределах ареала. Он возвращается на свое прежнее место после экологической катастрофы, через строго определенное время, необходимое для прохождения стадий сукцессии. В течение этого времени разные типы растительности последовательно готовят экотоп для очередной и климаксной стадии сукцессии.

Поэтому на территории конкретного экологического региона в каждый данный момент времени можно обнаружить набор экосистем, представляющих все стадии сукцессии коренной зональной экосистемы. Каждая стадия сукцессии, представленная определенным типом фитоценоза, занимает определенную площадь в течение определенное время. Затем она переходит в другую стадию сукцессии.

Общая площадь лесного массива и соотношение площадей, занятых всеми стадиями сукцессии почти не меняется во времени, однако, при повторном картографировании этой территории через 50 или 100 лет окажется, что многие типы леса, сохранив свою относительную площадь, сменили местоположение, перешли на другое пастбище. Разные типы фитоценоза являются разными стадиями сукцессии. Деревья конкретного вида эдификатора, закончившие биологический цикл на конкретном участке территории могут вернуться на этот участок только спустя определенное время, необходимое для обновления экотопа. В тропических лесах это относится к каждому дереву, а в бореальных ко всей популяции.

По многолетним наблюдениям В.В.Фурьева (1996) средняя повторяемость лесных пожаров на дренированных территориях Обь-Енисейского междуречья составляет 60 лет. Примерно с такой же периодичностью эта территория подвергается нападению сибирского шелкопряда. Это значит, что каждые 60 лет спелые лесные массивы выгорают и на их месте начинается сукцессия. В зависимости от интенсивности пожара и экологических условий восстановительного периода восстановительная сукцессия может пойти либо по коротко-производному, либо по длительно-производному типу.

Обобщенная схема стадий коротко-производной смены пород в ходе послепожарной сукцессии лесовозобновления выглядет так (Фурьев, 1996, с. 114):

- горельники с полностью разрушенным материнским древостоем, 5 лет;
- травяно-кустарничковые, часто кипрейные ассоциации, 20 лет;
- сомкнувшиеся лиственные молодняки, осинники или березняки разнотравные, 40 лет;
- сомкнувшиеся лиственные молодняки с подростом темнохвойных, 80 лет;
- лиственные насаждения со вторым ярусом хвойных, 120 лет;
- смешанные темнохвойно-лиственные насаждения с преобладанием в составе лиственных, 160 лет;
- смешанные лиственно-темнохвойные, 180 лет;
- чистые темнохвойные сообщества, 200 лет.

Приведенная схема говорит о том, что при самых благоприятных условиях восстановление коренного типа леса можно ожидать не раньше, чем через 200 лет. Причем почти половину этого периода почва функционирует без лесного полога или под разреженным пологом молодого лиственного леса. Это стимулирует процесс гумусонакопления и сдерживает процесс оподзоливания. Поэтому режим функционирования почвы в первую половину восстановительной сукцессии значительно отличается от оптимального режима

коренной климаксной экосистемы. В таком случае и результат функционирования должна быть другой, отличный от оптимального. Этим и объясняются несовпадения типов леса типам почвы при почвенном картографировании.

Допустим, что большой массив коренного типа леса Обь-Енисейского междуречья ельник кисличник был уничтожен в результате повреждения сибирским шелкопрядом и прохождения сильных многократных лесных пожаров. Экзогенная сукцессия продолжалась 200 лет и завершилась полным восстановлением исходного типа леса. На протяжении всего периода сукцессии сменилось пять промежуточных типов леса. Первая стадия бурьянистая продолжалась 3 года. Вторая стадия березового жердняка – 20 лет, третья стадия березняка разнотравного – 50 лет, Четвертая стадия березо-ельника с багульником – 100 лет. И последняя пятая стадия ельника черничника – 150 лет. После этого полностью восстановилась структура коренного типа леса и климаксная стадия продолжалась в настоящее время и существует уже 50 лет.

Теперь посмотрим, как менялась общая картина в пространстве всего лесного массива, общей площадью 100 тыс. га. Прежде всего, следует отметить, что шелкопрядом и пожарами были уничтожены только хвойные деревья, а массивы березовых и осиновых лесов с подростом хвойных пород, занимавших примерно 30% территории, почти полностью сохранились. Поэтому через 50 лет эти массивы перешли в ранг хвойных лесов с примесью березы и осины. За это время их статус приобрели массивы первой и второй стадии сукцессии. Еще через 50 лет исходные березняки перешли в стадию ельника черничника. Бывшие гари перешли в стадию березо-ельника. А часть хвойных массивов пострадала от очередного нападения (инвазии) сибирского шелкопряда и лесных пожаров, превратившись в гари. Этот беглый анализ говорит о том, что на данной территории экзогенная сукцессия проходит постоянно, все ее стадии присутствуют на территории массива в каждый данный момент. Соотношение площадей, занятых разными стадиями сукцессии

меняется незначительно. Однако местоположение отдельных пятен меняется во времени.

Симбиотическое взаимодействие фитоценоза с педоценозом со временем в процессе эволюции обеспечило автономию экосистемы, избавило ее от прямой зависимости добывания элементов минерального питания из геологической породы. Практически 99% вещества биологического круговорота возвращается по замкнутому циклу между фитоценозом и педоценозом. Естественные потери экосистемы составляют примерно 1% емкости круговорота. Максимум на ранних стадиях сукцессии может достигнуть 10%. В аграрных экосистемах дисбаланс вещества гораздо больше – от 20-30 до 40-50%. (рис. 7).

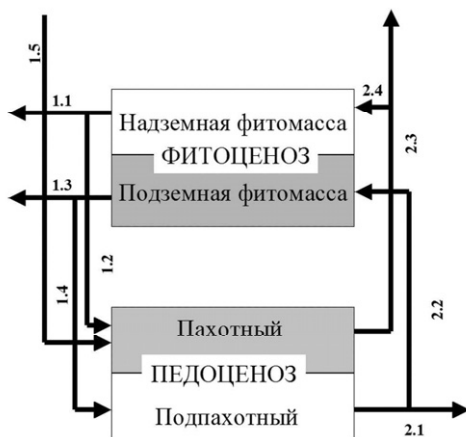


Рис.6. Аграрная экосистема.

Потоки вещества в процессе анаболизма: 1.1 – продукция надземной фитомассы; 1.2 – опад надземной фитомассы; 1.3 – продукция подземной фитомассы; 1.4 – опад подземной фитомассы; 1.5 - внесение удобрений (органических, минеральных, сидеральных).

Потоки вещества в процессе катаболизма: 2.1 – выход солей (ионов) при минерализации опада; 2.2 – поглощение солей (ионов) фитоценозом через корни; 2.3 – выход газов при минерализации опада; 2.4 – поглощение газов фитоценозом через листву (филлосферу).

По расчетам Г.И.Марчука и К.Я.Кондратьева (Марчук, Кондратьев 1992, с.44) степень разомкнутости круговорота веществ в естественных экосистемах составляет сотые доли процента. Если сопоставить эту цифру с точностью полевых методов измерения биомассы (20%), то можно смело считать естественную ненарушенную в стадии климакса экосистему замкнутой системой. Ошибка будет в пределах 1%.

К естественным потерям экосистемы относятся так называемые «шлаки» метаболизма - минеральные элементы, освобожденные в процессе катаболизма экосистемы, которые не были востребованы фитоценозом и не были связаны гумификацией. Часть их выносится стоком в поверхностные и грунтовые воды, а часть в форме коллоидов (кутан), вторичных и первичных минералов накапливается в почве. Постепенно, в геологическом масштабе времени, из этих отходов метаболизма экосистемы образуется слой рыхлой породы - «подпочвы», которую принято называть материнской или почвообразующей породой.

Если смотреть на горизонт С почвенного профиля с позиций механизма ее функционирования в экосистеме, то станет очевидным, что он образовался из почвенных седиментов – отходов метаболизма экосистемы, минеральных шлаков, перешедших необратимо из биологического круговорота в геологический. Масса всех горизонтов почвенного профиля в процессе катаболизма экосистемы постоянно обновляется с постоянной скоростью за счет поступления свежего опада. Каждый почвенный горизонт имеет собственное характерное время обновления своей массы в стационарном режиме функционирования экосистемы. И только один самый нижний горизонт С не обновляется, а накапливается все время, пока функционирует почва. Состав седиментов зависит от типа экосистемы и режима ее функционирования, а мощность слоя зависит от времени функционирования экосистемы в данном режиме.

Потери запасов ЭМП экосистемы резко возрастают при катастрофических экзогенных сукцессиях (пожары, обвалы, наводнения, распашка, землетрясения и другие). Однако экосистема в процессе эволюции выработала систему защиты своего «золотого запаса» элементов минерального питания.

Как известно, экзогенные сукцессии начинаются с бурьянистой стадии, когда площадь пожарища или заброшенной пашни зарастает бурьяном – сорным высокотравьем. В это время огромная масса минеральных элементов, лишенная потребителей становится беззащитной и вымывается из экосистемы поверхностным и внутрисочвенным стоком.

Сорные (рудеральные) растения обладают уникальной способностью при отсутствии конкурентов и обилии минеральной пищи увеличивать собственную фитомассу в десятки и даже сотни раз. В момент катастрофы они превращаются в «биологические насосы», которые буквально впитывают минеральные элементы в собственную фитомассу и спасают «золотой запас» экосистемы от неминуемых потерь.

В результате последовательной смены стадий экзогенной сукцессии, экосистема восстанавливает исходную структуру и функцию, которая характеризует стадию климакса экосистемы. Стадия климакса в наибольшей степени соответствует динамическому равновесию экосистемы с факторами окружающей среды. Климакс – это высшая стадия сукцессии, но и она когда-то заканчивается.

Главной причиной естественного завершения стадии климакса становится истощение минеральных ресурсов экотопа. Это происходит при одновременном достижении всей популяции эдификатора предельного возраста. В этот период фитоценоз, сформировавший все ярусы структуры, потребляет максимальное количество минеральных элементов и направляет их на создание генеративных органов (цветы, плоды, семена). В результате такого перераспределения, снижается поступление вещества с опадом в почву и

потребности фитоценоза некоторое время удовлетворяются только за счет минерализации почвенного гумуса.

По мере истощения минеральных запасов почвы, в связи с их переходом в фитоценоз, из состава фитоценоза начинают выпадать сначала чувствительные виды, потом более устойчивые к дефициту ЭМП. Наконец, в структуре фитоценоза остается самый сильный вид – эдификатор (ельник мертвопокровник), который постепенно истощает экотоп, снижает собственную жизнеспособность и обрекает себя на гибель. Ослабленный фитоценоз становится объектом активного нападения энтомовредителей, болезней, пожаров и других стихийных бедствий, ускоряющих полный распад фитоценоза. Последующая экзогенная сукцессия постепенно через смену пород, восстанавливает ресурсы экотопа до уровня потребностей коренной климаксной ассоциации и возвращает экосистему в прежнее состояние экологического равновесия с реальными факторами внешней среды.

Растения таким способом меняют «пастбище» (экотоп) во времени. Наблюдатель всегда видит мозаику пятен из всех стадий сукцессии, но он не в состоянии заметить перемену мест – мерцание пятен мозаики, поскольку продолжительность жизни человека, способного наблюдать эти изменения, слишком мала по сравнению с циклом сукцессии.

Структурные элементы экосистемы

Для целей математического моделирования функции экосистемы необходимо максимально формализовать структурные и функциональные параметры экосистемы. Структура экосистемы складывается из структурных элементов фитоценоза и педоценоза. Она представлена трехмерным анизотропным пространством. По вертикальной оси можно выделить ярусы растительного покрова и горизонты почвенного профиля. По горизонтальной оси можно выделить контуры, выделы, парцеллы почвенного и растительного покрова, которые характеризуют горизонтальные размеры экосистемы.

Объем экосистемы характеризуется общей массой ее вещества – экомассой, имеющей анизотропную структуру. Она состоит из трех компонентов: биомассы (фитомасса, зоомасса, микробиомасса), некромассы (опад, подстилка, гумус), минеральной массы (газы, соли, коллоиды). Все компоненты экомассы также имеют анизотропную структуру с различным изменением параметров в вертикальном и горизонтальном направлениях.

Структура экосистемы представлена экомассой, которая состоит из трех компонентов: биомасса, некромасса, минеральная масса. Объем которых имеет характерную вертикальную и горизонтальную структуру.

Биомасса – совокупность фитомассы, зоомассы и микробиомассы. Фитомасса – первичная биологическая продукция, синтезированная фитоценозом и трансформированная затем зооценозом в зоомассу, а микробиотой в микробиомассу. Конечной продукцией анаболизма является биомасса экосистемы, а не только одна фитомасса. Хотя общая продукция биоценоза, включая выделения биоты, приурочена к надземным и подземным ярусам фитоценоза.

После завершения биологического цикла вся биота экосистемы без исключения, в соответствии с индивидуальной программой онтогенеза и функции некроболизма с учетом факторов внешнего воздействия, отмирает и переходит в другое качественное состояние – в некромассу. Предварительно она переводит часть синтезированного вещества в зародыши будущих организмов.

Некромасса – отмершая биомасса в результате процесса катаболизма экосистемы (минерализация минус гумификация) трансформируется в минеральную массу, которая используется фитоценозом в процессе анаболизма, частично связываются в форме гумусовых соединений, накапливаясь в почве как стратегический запас элементов минерального питания. Не востребованные фитоценозом и не связанные гумусом минеральные элементы частично вымываются из экосистемы водными

потоками, а остальные образуют нерастворимые минеральные коллоиды (вторичные и первичные минералы) и осаждаются в почве.

В составе некромассы можно выделить три группы веществ:

- первичная некромасса: опад, отпад, валеж, ветошь, торф;
- вторичная некромасса: подстилка, гумус, сапрпель.
- третичная некромасса: органо-минеральные коллоиды, конкреции карбонатные и железо-марганцевые, вторичные (глинистые) и первичные, синтезированные в почве минералы.

Почва или педоценоз представляет собой совокупность гетеротрофной биоты, различных фракций некромассы, продуктов ее минерализации и гумификации. Это запасной фонд экосистемы, ставший в процессе эволюции основным и единственным источником элементов минерального питания для высших растений - фитоценоза. Структура педоценоза представлена почвенным профилем с набором генетических горизонтов, а функция – процессом катаболизма, который с помощью гетеротрофной биоты осуществляет минерализацию и гумификацию отмершей биомассы.

Минеральная масса – совокупность продуктов минерализации некромассы в форме газов, солей и коллоидов. Газы и соли (ионы) поглощаются фитоценозом в процессе анаболизма, а коллоиды постепенно накапливаются в почве в форме вторичных и первичных минералов и создают минеральную основу почвенного профиля, на которой функционирует педоценоз.

Минеральная масса, в отличие от биомассы и некромассы, не имеет физического носителя. Эта масса в свободном состоянии бывает очень короткое время, когда перемещается из педоценоза в фитоценоз. Только отходы метаболизма в виде минеральных «шлаков», газовых эмиссий и гидрохимического стока можно измерить и оценить количественно. Тем не менее, количество минеральной массы в структурных элементах экосистемы можно измерить с помощью химического анализа проб почвы, биомассы, эмиссии газов и лизиметрических вод.

Лекция 5. Метаболизм – механизм функционирования экосистем

МЕТАБОЛИЗМ – универсальный механизм функционирования живых систем: клетки, многоклеточного организма, экосистемы, биосферы.

Метаболизм – универсальный механизм функционирования всех живых систем (клетки, организма, экосистемы, биосферы) – представляет собой циклический необратимый процесс обмена веществ, энергии и информации в природных, аграрных и урбанизированных экосистемах, который включает три метаболические функции: анаболизм, некроболизм, катаболизм (рис.7).

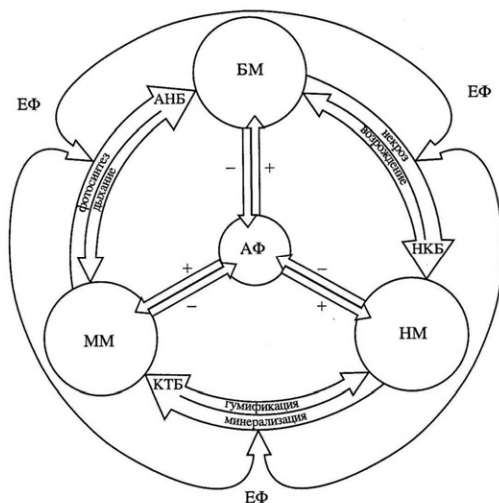


Рис.7. Метаболизм экосистемы.

Условные обозначения. БМ - биомасса; НМ - некромасса; ММ - минеральная масса; АНБ – анаболизм; НКБ - некроболизм; КТБ - катаболизм; фот – фотосинтез; дых – дыхание; нек – некроз; воз – возрождение; мин - минерализация; гум – гумификация; ЕФ – естественные факторы; АФ – антропогенные факторы.

Анаболизм – превращение простых минеральных веществ (газов и растворов) в живую биомассу путем взаимодействия противоположных процессов: фотосинтеза и дыхания.

Некреболлизм – превращение живой биомассы в мертвую некротассу путем взаимодействия противоположных процессов: некроты отработавшей ресурс биомассы и возрождения новой жизни.

Катоболлизм – превращение отмершей биомассы (некротассы) в минеральные вещества путем взаимодействия противоположных процессов: минерализации и гумификации.

Емкость метаболлизма – общая масса вещества экосистемы (экомасса), которая вращается в биологическом круговороте на данной территории в конкретном диапазоне факторов среды.

Скорость метаболлизма – характерное время обновления экомассы и ее компонентов в соответствии с динамикой факторов среды в суточном, годовом и многолетнем циклах.

Сущность метаболлизма заключается в преобразовании вещества и энергии. Реакция обмена веществ складывается из взаимосвязанных, но разнонаправленных процессов ассимиляции и диссимиляции, согласованность которых обеспечивает гомеостаз живых систем: клетки, организма, экосистемы, биосферы.

Генетический код – это эволюционно сложившаяся организация молекул ДНК и РНК, при которой наследственная информация о признаках и свойствах организма оказывается заключенной в последовательности нуклеотидов.

Энергетический обмен организма или клетки включает три этапа:

- 1) подготовительный – расщепление полимеров пищи до мономеров;
- 2) бескислородное расщепление до промежуточных продуктов;
- 3) кислородное расщепление до конечных продуктов. Только два последних этапа сопровождается образованием АТФ.

В живых системах (клетка, организм, экосистема, биосфера) непрерывно идут процессы биологического синтеза. С помощью ферментов из простых

низкомолекулярных веществ образуются сложные высокомолекулярные соединения. В клетке из аминокислот синтезируются белки, из моносахаридов – сложные углеводы, из азотистых оснований и сахаров – нуклеотиды, а из них – нуклеиновые кислоты. Совокупность реакций биосинтеза называется пластическим обменом или ассимиляцией. Совокупность реакций расщепления высокомолекулярных соединений называется диссимиляцией, которая выделяет вещества и энергию, необходимые для биосинтеза.

Обменные процессы обеспечивают постоянство внутренней среды клетки и организма в непрерывно меняющихся условиях среды – гомеостаз. В процессе биосинтеза энергия поглощается, а в процессе расщепления – высвобождается. Синтезированные вещества используются в процессе роста и размножения для построения клеток, тканей, органов и организмов. Для экономного расходования вещества и энергии организмы объединяются в специализированные биоценозы (фито-, зоо-, педоценозы), которые кооперируются в автономно функционирующие экосистемы, совокупность которых составляет биосферу – экосистему глобального масштаба.

Анаболизм – биологический синтез

Совокупность реакций биологического синтеза называется пластическим обменом или анаболизмом (от греч. *anabole* – подъем). Простые (минеральные) вещества, поступающие в живую систему извне, превращаются в сложные (органические) вещества, из которых состоит живая система. Функцию анаболизма экосистемы выполняет фитоценоза – совокупность автотрофной биоты. Эта функция представлена взаимодействием двух противоположных процессов: фотосинтеза и дыхания, поскольку часть синтезированной фитомассы расходуется на жизнедеятельность растений. Процессы метаболизма в клетке и организме протекают под контролем наследственного аппарата и являются результатом реализации генетической информации, имеющейся в клетке и организме. Метаболизм экосистемы и биосферы контролируется сочетанием факторов среды (свет, тепло и влага) и является

результатом реализации генетической информации в конкретном диапазоне гидротермических условий.

Катаболизм – энергетический обмен

Совокупность реакций расщепления высокомолекулярных соединений называется диссимиляцией или катаболизмом (от греч. *katabole* – разрушение). В процессе катаболизма или энергетического обмена выделяются вещества и энергия, необходимые для реакций биосинтеза – анаболизма. При разрыве пептидной связи выделяется до 12 кДж на 1 моль энергии. В глюкозе заключена потенциальная энергия 2800 кДж на моль. Катаболизм экосистемы и биосферы складывается из взаимодействия двух противоположных процессов: диссимиляции и вторичного синтеза. В процессе диссимиляции или минерализации отмершей биомассы высвобождаются минеральные элементы, необходимые для функции анаболизма. При этом часть минеральных элементов остается в свободном состоянии не будучи востребованной фитоценозом и может быть вынесена из экосистемы водными и воздушными потоками. Эти элементы взаимодействуют с органическими радикалами разлагающейся биомассы и превращаются в почвенный гумус – хранилище питательных элементов для будущих поколений фитоценоза.

Для живых природных систем всех уровней организации характерен один универсальный механизм функционирования – циклический обмен вещества и энергии или метаболизм. Как показано выше, классическая биология трактует метаболизм как способ проявления и поддержания жизни путем взаимодействия двух противоположно направленных процессов: анаболизма и катаболизма. Анаболизм – это процесс ассимиляции простых (минеральных) веществ в сложные (органические). Катаболизм – противоположный процесс, диссимиляции сложных (органических) веществ на простые (минеральные).

Метаболизм живых систем достаточно хорошо изучен на уровне клетки и организма. На более высоких уровнях организации живых систем (экосистема, биом, биосфера) принято изучать циклы отдельных химических элементов

(углерод, азот, сера и другие). Однако в реальных экосистемах происходит регулярный обмен всего набора химических элементов, входящих в состав биоты. У каждого химического элемента своя траектория и свое характерное время круговорота. Для того, чтобы понять законы, управляющие круговоротом химических элементов и достоверно прогнозировать их поведение, необходимо изучить механизм функционирования экосистем, его движущие силы и характер проявления в разных биоклиматических условиях.

Для осуществления функции метаболизма природная экосистема имеет не два (как принято для клетки и организма), а три функциональных блока (Рис.7):

- блок анаболизма;
- блок некроболизма;
- блок катаболизма.

Процесс некроболизма закодирован в генетической памяти каждого вида биоты. Он представляет собой вторую половину жизни каждого организма и начинается с момента включения генеративной фазы онтогенеза. К этому времени полностью сформированный морфологически организм способен добывать из внешней среды больше ресурсов, чем требуется для его собственного жизнеобеспечения. Этот избыток он направляет на зарождение новой жизни, на формирование и воспитание потомства.

У растений генеративная фаза наступает при достижении определенной массы. После этого начинается массовое цветение, образование плодов и семян с закодированной программой развития будущего растения и определенным запасом энергетического ресурса (эндосперма), необходимого для выведения к солнцу собственной антенны – проростка зеленого листа.

У животного, при достижении генеративного возраста, начинаются брачные игры, рождение, воспитание и обучение потомства. До наступления генеративной фазы организм работает на себя, обеспечивает собственное развитие до полного формирования морфологической структуры, заложенной в генетической памяти вида. С момента наступления генеративной фазы

организм начинает функционировать ради будущего, постепенно передавая собственную жизнеспособность будущему поколению. Поэтому функция некробиоза – это не только заключительная фаза завершения жизни отработавшего ресурс организма (некроз), но и начальная фаза возрождения новой жизни.

Каждый функциональный блок метаболизма экосистемы представляет собой взаимодействие двух противоположно направленных процесса. Блок анабиоза представлен взаимодействием процессов фотосинтеза и дыхания, а в общем случае - биосинтеза и экскреций. Блок некробиоза – взаимодействие процессов некроза и возрождение жизни. Блок катабиоза – взаимодействие процессов минерализации и гумификации некромассы.

По существу биологический круговорот в экосистеме представляет собой циклический процесс фазовых превращений вещества экомассы, которая включает кроме живой биомассы и мертвой некромассы, еще и минеральную массу - состояние вещества, переходящего от педоценоза (почвы) к фитоценозу (растительности).

Процесс обновления экомассы каждой экосистемы идет с определенной скоростью, которая зависит от гидротермических условий. Время полного обновления экомассы называется характерным временем (ХВ) экосистемы. Оно измеряется временем существования самой устойчивой фракции экомассы. В одних случаях самой устойчивой может оказаться фитомасса эдификатора (лесные экосистемы), в других случаях – некромасса (степные, болотные экосистемы), в третьих – минеральная масса (солончаки, такры). Например, жизненный цикл вида эдификатора определяет ХВ фитоценоза, время жизни фракции гуминов определяет ХВ педоценоза (почвы), геохимический цикл биогенных элементов определяет ХВ экосистемы.

Характерные времена (ХВ) самых разных экосистем биосферы измеряются довольно близкими величинами в пределах 300-500 лет. За это время происходит периодическое обновление фитомассы эдификаторов лесных экосистем, некромассы степных и болотных экосистем, солевого состава

солончаков и других засоленных почв. Если же ХВ экосистем измерять по времени обновления некромассы, то для подзолистых почв оно составит 60-70 лет, для серых лесных – 120-140 лет, для черноземов – 400-500 лет, для красноземов – 5-10 лет. Поэтому в любом гидротермическом диапазоне экосистемы функционируют в сходном ритме и в стационарном режиме, который согласуется с солнечно-земными ритмами.

Великое разнообразие живых существ с разными временными циклами онтогенеза (от 10 дней до 1000 лет), такое же разнообразие фракций некромассы с разными сроками жизни (от нескольких минут лизиса клеток до 1000 лет существования в почвах гуминов) создали гармонию взаимодействия живого и мертвого вещества экосистемы. Благодаря этому взаимодействию, экосистема функционирует практически автономно. Потери метаболизма не превышают 1-10% и компенсируются за счет атмосферных (в том числе метеоритных) выпадений и продуктов выветривания горных пород.

Концепция экосистемы как информационно-управляющей системы была разработана при непосредственном участии В.А.Ковды (Ковда и др., 1990) и апробирована в ходе международного эксперимента "Убсу-Нур" под руководством В.В.Бугровского. Этот, по существу, подготовительный этап работы занял 15 лет (1980-1995 гг.). Очень трудно было отрешиться от привычных представлений естественных наук и усвоить методологию и терминологию наук технического профиля. Это был принципиальный переход от изучения структуры экосистем к изучению их функций равный по значимости переходу от анатомии к физиологии организма.

Главная сложность перехода заключалась в том, что традиционно все компоненты экосистемы и все факторы внешней среды изучались раздельно, как бы независимо друг от друга самостоятельными научными дисциплинами (ботаника, почвоведение, микробиология, зоология, метеорология, геология). Параметры каждого компонента считались уникальными и измерялись разными методами в разных единицах, оценивались по разным не согласованным между собой критериям. Это оказалось серьезным препятствием при интегрировании

отдельных компонентов в единую и целостную экосистему. Пришлось искать такую позицию, такую точку видения объекта, из которой все компоненты представляют функциональное единство и проявляют уникальность в той роли, которую они выполняют в едином цикле метаболизма экосистемы. Именно функция метаболизма экосистемы оказалась таким объединяющим началом.

Схема, представленная на рис. 5, отражает одновременно структуру экосистемы и механизма ее функционирования, а также связи экосистемы с естественными и антропогенными факторами внешней среды. Многие процессы, термины и механизмы, указанные в схеме, давно известны в общей и молекулярной биологии, широко используются на уровне клетки и организма. Наша задача состоит в том, чтобы перенести их на уровень экосистемы. При этом надо учитывать принципиальную разницу между реакцией организма и экосистемы на внешние воздействия: организм при изменении внешних условий сохраняет структуру путем изменения режима функционирования, а экосистема наоборот, изменяет структуру ради сохранения функции.

Процесс функционирования экосистемы в самом общем виде представляет собой последовательное превращение биомассы в некромассу, некромассы в минеральную массу, минеральной массы в биомассу с помощью функций анаболизма, некроболизма и катаболизма. Разнообразные организмы с различными характерными временами онтогенеза, разной ритмикой и продолжительностью жизни (от нескольких дней до нескольких столетий) создают сложную, многослойную, цикличную и однонаправленную систему непрерывного процесса метаболизма экосистемы - ее главной функции.

Величина (масса) каждого структурно-функционального блока экосистемы зависит от соотношения скоростей противоположных (входных и выходных) процессов. Например, величина биомассы представляет собой разницу между результативностью функций анаболизма и некроболизма; некромасса - это результат преобладания скорости некроболизма над скоростью катаболизма. Величина минеральной массы находится в прямой зависимости от соотношения скоростей катаболизма и анаболизма.

Интенсивность всех трех процессов составляет режим функционирования экосистемы первого уровня, который формирует и регулирует общую структуру экосистемы, поддерживает ее морфологическое строение и диагностические признаки, позволяющие идентифицировать данную экосистему, отличить ее от других подобных.

Второй уровень функционирования составляют более частные процессы. Эффективность анаболизма, например, определяется соотношением интенсивности биосинтеза (фотосинтеза) и выделения (дыхания); эффективность некроболизма зависит от соотношения скорости отмирания и возврата ассимилятов из отмирающих органов и организмов в функционирующие, в том числе и в генеративные (плоды, семена); эффективность катаболизма определяется соотношением скорости минерализации некромассы и вторичного синтеза почвенного гумуса или интенсивности процесса гумификации.

Регуляторами всех частных процессов функционирования и общего метаболизма экосистемы являются факторы внешней среды, которые принято разделять на естественные, антропогенные и смешанные. Важнейшие естественные факторы среды: свет, тепло и влага. Главными антропогенными факторами можно считать: изъятие, привнос и трансформацию массы вещества каждого структурного блока экосистемы. К смешанным факторам следует относить искусственное изменение света, тепла и увлажнения, а также естественное изъятие, привнос и трансформацию массы вещества в результате жизнедеятельности биоты, а также вследствие стихийных катастроф и других нестандартных аномальных явлений.

Воздействия естественных, антропогенных и смешанных факторов имеют принципиально разные последствия для структуры и функции экосистем. Естественные факторы оказывают непосредственное влияние на процессы функционирования, стимулируя или сдерживая их интенсивность, а через них опосредованно эти факторы влияют на величину массы экосистемы и ее структурных блоков. Антропогенные факторы оказывают прямое воздействие

на величину массы экосистемы и ее структурных блоков, не затрагивая интенсивность процессов или, оказывая на них опосредованное влияние, через изменение массы (вырубка леса, сбор урожая, внесение органических и минеральных удобрений, выпас скота и т.п.).

Иногда естественные процессы оказывают прямое воздействие на массу экосистемы: пожары, инвазии энтомовредителей, землетрясения, наводнения, обвалы, оползни и другие стихийные бедствия. Некоторые антропогенные факторы оказывают прямое воздействие на процессы функционирования экосистем: распашка земель, орошение, осушение, мульчирование и другие факторы, стимулирующие или сдерживающие активность метаболизма экосистемы. Искусственно измененные скорости процессов могут, в свою очередь, изменить массу вещества того или иного структурного блока экосистемы. Именно таким способом происходит стимулирование урожайности сельскохозяйственных культур, увеличение или уменьшение запаса гумуса в почве и другое..

Из сказанного выше следует, что колебания естественных факторов, даже экстремальные, не способны резко изменить структуру экосистемы, поскольку для этого надо изменить соотношение скоростей сразу нескольких противоположно направленных процессов. Изменившиеся условия сначала изменяют скорость функционирования, а потом измененные скорости функционирования изменяют прежнюю структуру на новую, более адаптированную к новым условиям. Эта новая структура позволяет экосистеме успешно функционировать в изменившихся условиях внешней среды с прежней эффективностью.

Для восстановления нарушенного равновесия после возврата прежних условий бывает достаточно короткопериодных сукцессий, иногда даже без существенной смены видового состава. При длительном отклонении факторов среды от оптимального диапазона происходит метаморфоз экосистемы, то есть переход ее из одного таксона классификации в другой. Долговременные флуктуации условий среды в устоявшихся границах оптимального диапазона

сопровожаются уплотнением экологических ниш и повышением КПД экотопа, что приводит к образованию новых видов и формированию новых типов экосистем, то есть к их эволюционным изменениям.

Воздействие антропогенных факторов способно резко изменить структуру экосистемы, поскольку они оказывают прямое воздействие на ее массу (привнос, вынос, трансформация). Антропогенные факторы по силе воздействия сопоставимы со стихийными природными бедствиями, компенсировать последствия которых может только длительная экзогенная сукцессия со сложной многократной и длительной сменой видового состава (зарастание вырубки, гари и залежи).

Смешанные факторы могут оказывать прямое воздействие как на функции, так и на структуру экосистемы. Культура закрытого грунта, где искусственно регулируется весь набор естественных факторов среды: свет, тепло, влага, обеспечивая таким образом получение максимальной биомассы или наиболее полезной для человека ее части. Примером противоположного аспекта может служить уничтожение фитомассы в результате инвазии саранчи или сибирского шелкопряда, которые сопровождаются сменой микроклимата и соответствующими изменениями функций экосистемы с последующей длительной экзогенной сукцессией со сложной последовательной сменой фитоценозов.

Аграрная экосистема (Рис.7) отличается от естественной упрощенной структурой. Вместо многоярусного и многовидового фитоценоза функцию анаболизма выполняет монокультура (пшеница, рис, кукуруза, корнеплоды и другие). Вместо генетического почвенного профиля в процессе катаболизма аграрной экосистемы участвует только один пахотный горизонт. Процесс некроболизма в аграрной экосистеме сильно усечен. В нем участвуют пожнивные остатки, корни скошенных растений и внесенные человеком органические удобрения. Принудительная аэрация почвы рыхлением с помощью почвообрабатывающих орудий стимулирует процесс катаболизма, высвобождающий ЭМП, а минеральные удобрения добавляют к массе

катаболизмов еще несколько элементов (азот, фосфор, калий). Однако монокультура в состоянии использовать не более 20% этого избытка минеральной пищи, а остальные элементы обречены на потерю, поскольку сорным растениям в аграрной экосистеме нет места. Им категорически запрещено утилизировать избытки ЭМП как конкурентам культурных растений.

Многочисленные исследования И.Б.Арчеговой (Арчегова, Федорович, 2003) показали, что «культурная почва является новым образованием и не наследует свойств естественной почвы ... поэтому традиционное изучение почвоведомы пары целинная и освоенная (окультуренная) почвы не является корректным, поскольку освоенная почва – «земля» - не может быть аналогична ни одной из конкретных целинных почв» (Арчегова, Федорович, 2003, с.74). По мнению авторов, естественная почва «формировалась как результат (продукт) жизнедеятельности растительности и как условие ее непрерывного возобновления» (Арчегова, Федорович, 2003, с.81).

Именно здесь в нарушениях механизма функционирования почвы (катаболизма) надо искать симптомы заболеваний и невосполнимых потерь плодородия почвы, а на основе этих знаний разрабатывать методы диагностики и лечения (ремедиации, рекультивации) почвы от деградации. Основными препятствиями для реализации этой задачи является инерционность мышления и беспечность государственных чиновников, которые умеют активно действовать только в условиях чрезвычайных ситуаций. После наступления катастрофы они быстро находят средства для ликвидации катастрофических последствий экологически неграмотных решений. Наша задача – побудить их к активным профилактическим действиям гораздо раньше наступления экологической катастрофы.

Примером согласованности функций главных компонентов экосистемы может служить ее реакция на флуктуации условий среды. Согласованность функций фитоценоза и педоценоза базируется на адекватной реакции автотрофных и гетеротрофных организмов на изменения гидротермических

условий. Нарушают эту синхронность автономная реакция фитоценоза на свет, а педоценоза на аэрацию.

В идеальном случае педоценоз в каждый данный момент выделяет столько и таких минеральных элементов, сколько и каких требуется в данный момент фитоценозу. Различная инерционность реагирования педоценоза и фитоценоза на изменения условий среды приводит к тому, что почти всегда между ними существует дисбаланс. Педоценоз выделяет либо меньше минеральных элементов, чем требуется фитоценозу, либо больше. Если в результате флуктуаций факторов среды образуется избыток минеральных элементов, включается механизм гумификации, который связывает минеральные ионы свободными органическими радикалами. В случае дефицита минеральных элементов, фитоценоз выбрасывает в ризосферу корневые выделения, которые провоцируют вспышку активности микрофлоры околокорневой зоны и ликвидируют дефицит минеральных элементов полностью или частично. Динамическое равновесие экосистемы заключается в периодической смене процессов накопления и высвобождения минеральных элементов в педоценозе и поддержания баланса элементов в экосистеме.

Согласно алгоритму развития экосистемы в режиме непрерывной адаптации к флуктуациям среды, количество минеральных элементов в процессе эволюции экосистем постепенно и неуклонно возрастает. Природа создала механизм защиты массы минеральных элементов от катастрофических потерь. Это ярко проявляется в пирогенной сукцессии. Во время пожара высвобождается большое количество зольных элементов, которые могут быть вынесены за пределы экосистемы водными и воздушными потоками. Спасают положение "сорные растения", которые при отсутствии конкурентов и обилии пищи способны увеличить свои габариты до гигантских размеров и поглотить максимум свободных минеральных элементов, связать их, защитить от выноса из экосистемы. После отмирания сорняков минеральные элементы закрепляются в гумусе и остаются в фондах экосистемы.

Все известные технологии земледелия базируются на приемах искусственного провоцирования минерализации почвенного гумуса с целью выделения дополнительных порций элементов минерального питания для культурных растений. Однако в отличие от природных фитоценозов, наши монокультурные посевы потребляют только 20-30% выделенных с помощью плугов и других рыхлителей минеральных элементов. Остальная масса, как после пожара, обречена на вынос из экосистемы водными и воздушными потоками. Сорняки пытаются выполнить свою экологическую миссию, определенную природой, защитить минеральные элементы от нежелательных потерь, но земледельцы не позволяют им этого делать, уничтожают всеми способами и методами. С этой точки зрения беспашотное земледелие или система нулевой обработки почвы является более экологичной, чем паропропашная, поскольку уменьшают количество лишних элементов минерального питания.

Полидоминантные посевы значительно повышают коэффициент использования искусственно минерализованных питательных элементов. Сочетание этих принципов с разработкой соответствующих технических средств и учетом экологического потенциала каждого конкретного угодья позволит снизить негативный эффект сельскохозяйственного воздействия на функции экосистем и позволит оздоровить среду обитания человека как биологического вида, преодолевшего естественный лимит численности популяции.

Адекватная реакция автотрофных и гетеротрофных организмов на изменение гидротермических условий синхронизирует функции анаболизма и катаболизма в экосистеме. Автономная реакция фитоценоза на свет, а педоценоза на аэрацию нарушает синхронность функций. В качестве буферного механизма между противоположно направленными процессами анаболизма и катаболизма служит процесс запрограммированного отмирания особей всех видов биоты. Этот регулирующий механизм действует на всех уровнях организации жизни: клетка, организм, экосистема, биом, биосфера. Различия

носят количественный характер. На уровне клетки регулирующим процессом является «апоптоз».

Процесс онтогенеза контролируют «контрольно-пропускные точки», где определяется степень соответствия данной фазе развития и дается разрешение (пропуск) на переход в следующую фазу. В качестве стресса, провоцирующего изменения в онтогенезе, могут служить отклонения реальных условий среды от оптимального диапазона, то есть от условий, заложенных в генетической памяти вида, или другие факторы негативного воздействия.

Если по каким-то причинам клетка (или организм) оказывается некондиционной, не соответствующей генетическим стандартам данной фазы цикла, контролеры не выдают ей пропуск в следующую фазу, дают возможность исправиться. После исправления и достижения кондиционных характеристик, клетка (или организм) получает пропуск на переход в следующую фазу цикла развития. И так на каждой фазе до полного завершения биологического цикла - онтогенеза. Если же исправления не произошло или возникло повреждение, которое не может быть исправлено, включается процесс самоубийства клетки - апоптоз. Материальным носителем контрольных функций апоптоза в клетке служит ген p53.

Организм устроен сложнее, чем клетка, поэтому он не обязательно должен погибнуть при сбое в какой-то фазе онтогенеза. В таком случае он дает слабое потомство или вообще не дает его. И выпадает из сообщества только в следующем поколении.

Сообщество еще сложнее и у него принципиально иные механизмы реагирования на воздействия факторов среды. В организме при отклонении от оптимума факторов среды происходит изменение режима функционирования в сторону ускорения или замедления. В сообществе и экосистеме изменяется структура. Виды, для которых новые условия дискомфортны, ослабевают и выпадают из сообщества. Виды, для которых новые условия более благоприятны, чем прежние, получают преимущество и расширяют свой ареал. Это означает, что организм стремится сохранить структуру изменением режима

функционирования, а сообщество и экосистема сохраняют режим функционирования путем манипуляций структурными элементами. Это необходимо обязательно учитывать при разработке экологических прогнозов.

Для выяснения причин и характера изменений состояния экосистемы во времени необходимо сравнивать три кривые годового хода факторов среды, характеризующих три варианта поведения экосистемы: оптимальный, крайне замедленный и крайне ускоренный режимы функционирования. В многолетнем цикле возможна оценка отклонений от оптимума по величине и знаку (пессимальный, экстремальный):

Процесс метаболизма зависит от генетической программы составляющих ее видов и динамики условий среды. Генетическая программа переключает стадии онтогенеза, подготавливает форму для дальнейшего заполнения массой метаболитов. В зависимости от условий среды и состояния организма очередная фаза онтогенеза может наступить вовремя, рано, поздно или не наступить вовсе.

При оптимальных условиях очередная фаза наступит вовремя, при максимально благоприятных условиях она наступит раньше обычного, при неблагоприятных условиях очередная фаза может задержаться или не наступить вовсе.

Условия среды регулируют также заполнение формы содержанием, формируют биомассу организма в динамике развития. Заполнение формы массой вещества может быть полным или неполным, а точнее, оптимальным, минимальным или максимальным в зависимости от соотношения условий среды в период прохождения данной фазы. При максимально благоприятных условиях заполнение формы будет максимальным, биомасса данного этапа развития будет максимального размера. При неблагоприятных условиях среды естественно накопится меньшая биомасса, поскольку заполнение формы будет медленным и меньшим по количеству вещества. Оптимальная биомасса образуется при оптимальных условиях, на которые ориентирован генетический код данного организма.

При определённых критических значениях факторов среды может задержаться наступление очередной фенофазы или наступившая фенофаза может оказаться без ресурсов, то есть нереализованной или реализованной частично. Критические значения всех параметров необходимо знать при анализе функций экосистемы в разных условиях среды. Общий диапазон условий определяет набор организмов в экосистеме. Динамика условий определяет ход фенофаз, их полноту и результативность, что сказывается на итоге онтогенеза: общей биомассе, количестве и качестве семян.

Общие среднесуточные условия среды определяют тип экосистемы данной территории, распределение в пространстве разных типов экосистем, их фрагментов или вариаций (пестрота, топография, география). Динамика условий (суточная, годовая, многолетняя) определяет изменчивость экосистемы и её составляющих во времени (флуктуации, метаморфозы, эволюцию). В конечном итоге под влиянием изменчивости условий среды в определенном диапазоне, характерном для каждой конкретной территории, формируется определенный тип экосистем, адаптированный к этим условиям. Вариации сочетаний факторов среды в зависимости от широты и высоты местности, рельефа и геологической основы создает характерную картину изменчивости экосистем в пространстве (пестрота, топография, география). Многолетние колебания факторов среды и внутрисистемные процессы взаимодействия видов в сообществе стимулируют изменчивость экосистем во времени. Эти процессы протекают во всех экосистемах одновременно в непрерывном режиме. Вероятно существует единый закон пространственно-временной изменчивости экосистем, но его положения еще предстоит отследить и сформулировать.

Регулирующим моментом или объектом управления становится изменчивость экосистемы и её составляющих во времени. Меняя условия среды в определённую фазу онтогенеза, можно получить запланированные результаты: сформировать нужную мощность, густоту, ярусность, состав и структуру компонентов экосистемы на разных участках пространства.

Пространственная структура или изменчивость экосистемы в пространстве означает, что на данной территории устойчиво распределились условия среды, на каждом участке пространства сформировалась своя ритмика смены факторов среды и их сочетание. Амплитуда факторов определила набор видов, составляющих структуру экосистемы по принципу оптимума, то есть подобраны виды, для которых амплитуда условий данной территории оптимальна. Ритмика условий (суточная, декадная, месячная, сезонная, годовая, многолетняя), её соответствие фенологии ценозов (биоты), определяет на каждом отрезке времени полноту исполнения генетической программы каждого организма (вида), общую результативность функционирования системы (прирост биомассы).

Климаксная экосистема представляет собой наиболее полную структуру, реализуемую в данных условиях с максимальным набором видов флоры, фауны и микробиоты, ярусов филлосферы и ризосферы, максимальным КПД экотопа, то есть максимальной продуктивностью при минимальном использовании ресурсов за счёт сокращения потерь и полного использования свободных элементов питания, влаги, света, тепла.

С другой стороны, климаксная экосистема обладает минимальным запасом прочности, наименьшей устойчивостью во времени, поскольку существует на пределе возможностей и потребностей. Структура климаксной экосистемы обладает максимальными возможностями для использования ресурсов среды, что приводит к быстрому истощению одного из ресурсов жизнеобеспечения и по закону минимума обрекает экосистему на деградацию, распад или гибель.

Чаще всего в первом минимуме оказываются элементы минерального питания, когда фитоценоз истощает почву или запасы какого-то одного элемента минерального питания. Сначала выпадают наиболее чувствительные к дефициту элементу виды, затем, по мере увеличения дефицита, менее чувствительные и наконец настает очередь эдификатора. Именно в этот момент наступает экологическая катастрофа и начинается сукцессия. Катастрофой она

считается с точки зрения человека, теряющего запасы ценного сырья (дичи, древесины, кедровых орехов, смолы и другое). С позиций самой экосистемы происходит смена экотопа, его обновление.

После распада климаксной экосистемы образуется большая масса опада, которая содержит большое количество выведенных из биологического круговорота минеральных элементов. В процессе разложения опада элементы высвобождаются в изобилии и дают возможность широко распространяться сорным видам растений (иван-чай, борщевик, малина и другие). И снова следует оговориться, что сорными видами эти растения названы человеком несправедливо. На самом деле они выполняют роль экологических спасателей, пожарных, которые в развитой экосистеме не видны или дремлют в семенах, поскольку не выдерживают конкуренции. Зато в разрушенной экосистеме при отсутствии конкурентов и обилии ресурсов минеральной пищи только эти виды способны увеличить в десятки и даже сотни раз свои размеры и массу, чтобы поглотить освобождённые минеральные элементы и спасти их от неминуемых потерь, от выноса из экосистемы водными и воздушными потоками.

Экосистема в процессе эволюции накапливает в основном минеральные элементы, которые связывают углеводородную структуру в биологический каркас. Экосистема умеет накапливать и сохранять эти элементы, постепенно наращивая ёмкость биологического круговорота.

На пашне происходит то же самое. Обрабатывающие орудия аэрируют почву, провоцируют микрофлору на активную минерализацию почвенного гумуса, при которой высвобождается масса минеральных элементов, необходимая для культурных растений. Монокультура способна поглотить только 10-20% выделившихся элементов, обрекая остальную часть на потерю. Сорные виды быстро размножаются, пытаясь выполнить свою экологическую миссию защиты минеральных ресурсов экотопа от потерь, перевести их в биологически связанную форму, а мы их уничтожаем всеми доступными методами борьбы (агротехническими, химическими, биологическими).

Игнорирование этого момента ведёт к истощению почв, их деградации даже при очень бережном отношении, которое встречается довольно редко. Восполнение потерь внесением трехкомпонентных минеральных удобрений (азот, фосфор, калий) нельзя считать экологически достаточным, оно служит оправданием и успокоением земледельцам. Лучше других оценил роль такого рода удобрений известный специалист в области земледелия А.Г.Дояренко (Дояренко, 1966, с. 81): «Что же касается искусственных туков, то они ни коим образом не могут считаться удобрениями, так как ни в какой степени не улучшают почвы и не воздействуют на почву, а являются прямым и искусственным питанием растений (все равно как благотворительная кормежка голодных не улучшает условий их существования)».

Для восстановления природного потенциала нужна полная залежная сукцессия как в природе. Севообороты слишком примитивны вследствие ограниченности набора видов, хотя направление экологически верное. Ближе всего к природным экосистемам являются полидоминантные посевы, которые очень робко прививаются и очень активно отвергаются. Главная причина их неприятия заключается в отсутствии надёжных методов уборки и сортировки продукции полидоминантных посевов. Но это уже дело техники. Преодолеть это препятствие можно, если осознать его экологическую важность.

Лекция 6. Катаболизм – функция педоценоза (почвы) в метаболизме экосистемы

История науки о почве сменила две парадигмы и готовится принять третью. Каждая парадигма оставила свой след в виде определения почвы как главного объекта исследования. Все они существуют до сих пор, дополняют друг друга и употребляются одновременно в зависимости от ситуации. Итак, что такое почва. Почва - это:

- а) объект труда и средство производства;
- б) естественно-историческое биокосное тело природы;
- в) незаменимый компонент биосферы и каждой ее экосистемы.

За каждым из этих определений стоит своя особая точка зрения на почву - сложного природного объекта с особым набором параметров, характеризующих почву, с набором методов измерения и критериев оценки состояния почвы, с принципами классификации и диагностики.

Главным атрибутом почвы как объекта труда и средства производства является ее способность давать урожай. Поэтому первыми параметрами почвы служили:

- а) потенциальное плодородие (жирные, худые);
- б) предпочтительные для возделывания культуры (рисовые, пшеничные, капустные);
- в) трудоемкость их обработки (легкие, тяжелые);
- г) цвет пашни (подзолистые, серые, бурые, каштановые, пурпурные, черноземы, красноземы, желтоземы).

В современной генетической классификации почв России окраска почвенных горизонтов как диагностическая характеристика основных типов почв сохранилась и частично включена в легенду мировой почвенной карты. В почвенной литературе до сих пор популярна группировка почв по механическому составу на легкие, средние и тяжелые.

Главным атрибутом почвы, как уникального биокосного тела природы, является открытый В.В. Докучаевым почвенный профиль, который представлен набором генетических горизонтов ABC. Каждый горизонт характеризуется целым рядом устойчивых диагностических признаков: морфологических, физико-химических, минералогических, водно-физических, теплофизических, биологических. Все эти признаки положены в основу современной классификации и диагностики почв. С их помощью изучается изменчивость почвы в пространстве (география, топография, пестрота, структура почвенного покрова). Устойчивость во времени диагностических признаков почв позволила сформулировать закон природной зональности и его производные: законы широтной и высотной зональности, закон фациальности, закон аналогичных почвенных рядов.

Для характеристики почвы как неперенного компонента экосистемы необходимы другие параметры, основанные на изучении механизма функционирования почвы в метаболизме экосистемы. Метаболизм экосистемы (биологический круговорот) состоит из трех функций:

- 1) анаболизма - синтеза живой биомассы из минеральной массы;
- 2) некроболизма - превращение живой биомассы в мертвую;
- 3) катаболизма – превращения мертвой некромассы в минеральную массу, необходимую фитоценозу для выполнения функции анаболизма.

Экосистема представляет собой симбиотическую ассоциацию автотрофной, сапротрофной и гетеротрофной биоты или кооперацию фитоценоза и педоценоза, функционирующую автономно за счет обмена симбионтов отходами жизнедеятельности. Фитоценоз известен давно как сообщество автотрофных организмов, адаптированных к конкретному диапазону факторов среды на конкретной территории. Педоценоз – это новый объект, который представляет собой сообщество сапротрофных и гетеротрофных организмов на конкретной территории вместе с исходными, промежуточными и конечными продуктами катаболизма экосистемы. По существу, педоценоз - это и есть почва, функционирующая в составе

экосистемы (почва-момент, по Соколову-Таргульяну (Соколов, Таргульян, 1976).

Главная функция экосистемы – метаболизм объединяет фитоценоз и педоценоз в единый цикл биологического круговорота вещества. В метаболизме экосистемы фитоценоз выполняет функцию анаболизма – ассимиляции простых (минеральных) веществ в сложные (органические) вещества живой фитомассы, а педоценоз – осуществляет функцию катаболизма – диссимиляции сложных органических веществ отработавшей ресурс и отмершей биомассы в простые минеральные вещества, необходимые для осуществления фитоценозом функции анаболизма.

В метаболизме экосистемы осуществляется еще одна третья функция некроболизм – превращение живой биомассы в мертвую некромассу, которая выполняет своеобразную буферную функцию между жесткими функциями анаболизма и катаболизма.

Каждая функция экосистемы представляет собой взаимодействие двух противоположных процессов. Анаболизм – это сочетание процессов фотосинтеза и дыхания (биосинтеза и экскреций), некроболизм – сочетание некроза (отмирания) и возрождения жизни (плоды, семена), катаболизм – сочетание процессов минерализации и гумификации. В естественной экосистеме все процессы осуществляются в стационарном режиме динамического равновесия с конкретным диапазоном факторов среды.

Фитоценоз в стадии климакса, полностью адаптирован к данному диапазону факторов среды. После экологических нарушений он снова возвращается в прежний стационарный режим через смену нескольких стадий сукцессии. О климаксе педоценоза (почвы) известно мало, поскольку почва, как биокосное тело природы, по мнению специалистов, развивается в геологическом масштабе времени и в короткое время сукцессии не успевает изменить свои параметры. Это положение обычно подтверждается стабильностью свойств и признаков почвенного профиля, неизменного в течение многих тысячелетий. При этом упускается из виду, что стабильность

почвенных признаков обусловлена стационарным режимом, который обеспечивает непрерывное обновление экомассы в процессе функционирования педоценоза в составе экосистемы и в динамическом равновесии с устойчивым диапазоном факторов внешней среды.

При этом, каждый параметр почвы изменяется в своем характерном времени. Например, эмиссия CO_2 , состав и активность ионов почвенного раствора, pH, температура, влажность изменяются в суточном режиме, состав и количество гумуса – в годовом режиме, мощность, цвет, структура, плотность изменяются в многолетнем режиме.

Представление о длительности почвообразования и неизменности профиля почвы сложилось потому, что на первых этапах развития почвоведения предпочтение отдавалось инвентаризации почвенных ресурсов. Для целей картографирования выбирались наиболее устойчивые признаки почвы, позволяющие идентифицировать почву в любое время года в любых климатических условиях.

Изучение механизма функционирования почвы в экосистеме показало, что почвенные горизонты конкретного профиля имеют разное характерное время, которое возрастает от верхнего к нижнему горизонту профиля. Например, масса дернового горизонта типичного чернозема обновляется каждые 4 года, масса горизонта А – каждые 80 лет, горизонта АВ – 120 лет, горизонта В – 220 лет, а масса горизонта ВС – каждые 350 лет (Ковда и др., 1990, ДАН, т.312, №3, с.759-763).

С позиции метаболизма экосистемы, почвенный профиль (рис. 8) представляет собой биологический реактор, который перерабатывает отмершую биомассу (некромассу) в элементы минерального питания растений (ЭМП). На входе в реактор - масса надземного и подземного опада, на выходе – минеральная масса в форме газов, солей и коллоидов. Фитоценоз в процессе синтеза биомассы (анаболизма) поглощает газы с помощью листьев (филлосферы), а соли с помощью корней (ризосферы). Невостребованная фитоценозом часть солей взаимодействует со свободными органическими

радикалами разлагающейся некромассы и подвергается гумификации, образуя стратегический запас минерального питания для растений. Не востребованная фитоценозом и не гумифицированная часть солей выносится из почвы в атмосферу, гидросферу, литосферу. Минеральные коллоиды накапливаются в почве (кутаны, конкреции, вторичные, а возможно и первичные, минералы) и постепенно образуют массу подпочвенных седиментов, т.е. необратимо переходят в геологический круговорот. В сферу геологического круговорота переходят также газы и соли, не востребованные фитоценозом и не участвующие в гумификации. Они пополняют состав атмосферного воздуха и природных вод.

Механизм функционирования педоценоза как компонента экосистемы изображен на Табл. 1. Масса годового опада представляет собой сложную смесь органических веществ отмершей биомассы. Каждая фракция этой смеси имеет свое индивидуальное время жизни, которое зависит от ее устойчивости к деструкции и от сочетания факторов среды. Фракции некромассы различаются массой вещества и скоростью его деструкции.

На схеме показано совмещение двух процессов: деструкция каждой ежегодной массы опада до конечных продуктов и сложение разных фракций в годовом режиме. За время полного разложения первой порции годового опада формируется характерная масса органического вещества, которая остается неизменной при условии сохранения массы годового опада и скорости его разложения. Это и есть динамическое равновесие системы педоценоза с конкретным диапазоном факторов среды. Время, необходимое для полного обновления массы органического вещества педоценоза и есть характерное время почвы. У каждой фракции гумуса есть свое характерное время. Дифференциация фракций некромассы по глубине в соответствии с их характерным временем формирует характерный для данных условий почвенный профиль.

Параметры почвенного профиля сохраняют постоянство в течение длительного времени не потому, что в почве ничего не меняется, а потому, что

все в ней меняется с постоянной скоростью, т.е. в стационарном режиме. Именно здесь скрыта причина устоявшегося представления о развитии почвы в геологическом масштабе времени. Это объясняется тем, что почвоведение зародилось и начало развиваться в рамках геологии как верхний слой геологической породы, дающий урожай. Потом для изучения почвы сформировалась агрогеология и агрокультурхимия. Устойчивое представление о геологическом масштабе времени почв сохранилось до сих пор. Хотя успешное развитие мелиорации и рекультивации почв показало, что вполне возможно разработать технологии изменения свойств почв в считанные годы реального, а не геологического времени.

Классический пример В.В.Докучаева о формировании чернозема на стенах Староладожской крепости воспринимается как экзотика, исключение из общего правила. Многочисленные примеры формирования зональных почв на горных отвалах и терриконах, кардинальных изменений свойств и признаков почв в разных регионах под влиянием естественных и антропогенных факторов, успехи мелиорации почв пока не смогли убедить почвоведов в высокой динамичности почвы, сопоставимой с динамичностью фитоценоза.

С одной стороны, почвоведы не отрицают, что почва является незаменимым компонентом экосистемы, а с другой стороны – не желают признать очевидное, что равноправные компоненты экосистемы должны функционировать в едином временном масштабе, в едином ритме метаболизма экосистемы. Следовательно, почва, как и фитоценоз, должна развиваться в масштабе реального времени. Это никоим образом не мешает им обоим существовать бесконечно долго в масштабе геологического времени.

Постоянный состав фракций органического вещества в горизонтах почвенного профиля сохраняется в течение тысячелетий при динамическом равновесии функционирования почвы и экосистемы с конкретным диапазоном факторов среды. Его можно назвать характерной структурой педоценоза. Дифференциация почвенной массы на отдельные фракции и сочетания фракций на горизонты происходит вследствие различия характерных времен каждой

фракции некромассы, т.е. от времени обновления массы каждой фракции в процессе их разложения. Масса горизонта и масса профиля увеличивается до размеров, соответствующих состоянию динамического равновесия с местным диапазоном гидротермических условий. Точно так же в соответствии с местным сочетанием факторов среды ограничивается рост конкретного дерева и его морфологических частей: ствола, ветвей, корней.

Для дерева характерно, что масса листвы и сосущих корней обновляются ежегодно, а масса ствола постоянно нарастает с переменной скоростью до самого конца жизни дерева. В экосистеме регулярно обновляются все компоненты, поддерживая динамическое равновесие. И только масса подпочвенного горизонта С увеличивается ежегодно, пока экосистема живет. Изменение условий среды сопровождается изменением структуры экосистемы и режима ее функционирования, следствием которого становится изменение состава не только почвенных горизонтов, но также состава и количества подпочвенных седиментов.

Новые седименты «шлаки» накапливаются сначала в массе почвенных горизонтов, постепенно разбавляя их массу шлаками нового минералогического состава, а потом в геологическом времени формируют обновленный слой нового горизонта С – почвообразованной (а не почвообразующей), дочерней (а не материнской) породы. Эту гипотезу высказали в разное время Л.С.Берг, С.С.Неуструев, А.Л.Личков при поддержке В.И.Вернадского.

Мощность горизонта С обновленного состава (рис.8) будет зависеть от продолжительности периода функционирования данного типа экосистемы в данном диапазоне факторов среды. Огромные толщи лессов и красноцветных кор выветривания говорят о длительном существовании в геологическом масштабе времени данных экосистем злаковников и дождевых тропических лесов в стабильных климатических условиях. Слоистые отложения указывают на частую смену климатических условий, контролирующих режим функционирования экосистем в данном регионе. Состав горизонта С можно

использовать для идентификации типа сформировавшей их экосистемы, а мощность слоя седиментов данного состава должна соответствовать продолжительности периода функционирования данного типа экосистем в данном режиме на данном участке земной поверхности при данном диапазоне факторов среды.

Почва (педоценоз) – биологический реактор, выполняющий в метаболизме экосистемы функцию катаболизма – утилизации отмершей биомассы в элементы минерального питания фитоценоза и гумус (запасной фонд экосистемы).

Катаболизм - механизм функционирования почвы (педоценоза) как неперменного незаменимого компонента экосистемы, осуществляющего минерализацию отмершей биомассы и гумификацию невостребованных фитоценозом минеральных элементов.

Педоценоз и фитоценоз образуют автономное симбиотическое сообщество - экосистему, которое функционирует за счет взаимовыгодного обмена симбионтов отходами жизнедеятельности. Устойчивость экосистемы обеспечивается циклическим процессом метаболизма, адаптированного к конкретному диапазону факторов среды.

Структурные элементы педоценоза: некромасса, биомасса и минермасса.

Некромасса – опад, подстилка, гумус – отработавшая ресурс и отмершая биомасса растений, животных и микроорганизмов.

Биомасса – масса живых организмов сапротрофного и гетеротрофного биологического комплекса, функционирующего за счет деструкции и минерализации некромассы и ее компонентов.

Минермасса – масса минеральных веществ в форме газов, солей и коллоидов, которые высвобождаются в процессе минерализации некромассы сапротрофным и гетеротрофным биологическим комплексом (почвенной биотой).

Динамические параметры педоценоза: характерная масса (педомасса), характерная структура (профиль), характерное время (период обновления педомассы).

Характерная масса (педомасса) – масса органического вещества почвы (опад, подстилка, гумус), которая стабильно поддерживается и регулярно обновляется в процессе катаболизма экосистемы.

Характерная структура (профиль) – анизотропная дифференциация педомассы в процессе катаболизма по вертикали и горизонтали вследствие различия скоростей деструкции, гумификации и минерализации фракций педомассы.

Характерное время – период полного обновления педомассы и ее структурных элементов в процессе катаболизма экосистемы.

Изменчивость педоценозов в пространстве:

Топография почвенного покрова – документальное отображение на почвенной карте любого масштаба распределения в пространстве почвенных таксонов согласно методике почвенной картографии.

Пестрота почвенного покрова – изменчивость почвенного покрова внутри контуров почвенной карты, которая не нашла отражения на карте данного масштаба, вследствие незначительности занимаемой площади.

География почвенного покрова – закономерности распределения почвенных таксонов (педоценозов) в пространстве по градиентам факторов среды.

Изменчивость педоценозов во времени:

Флуктуации педоценозов – изменчивость параметров педоценоза в пределах диагностики данного таксона.

Метаморфозы педоценозов – изменения параметров педоценоза, связанные с потерей прежних и приобретением новых диагностических признаков и переходом в другой таксон классификации.

Эволюции педоценозов – изменчивость параметров педоценоза под влиянием внутренних процессов адаптации экосистемы к меняющимся

условиям среды, в результате которой формируются диагностические признаки нового таксона почвенной классификации.

Таблица 1

Стационарный режим функционирования почвы. Формирование и обновление почвенного профиля при разной скорости деструкции опада. Варианты 1: $n = 4,0 \times 0,5$, вариант 2: $n = 2,0 \times 0,5$, вариант 3: $n = 4,0 \times 0,75$

Номер фракции	Год поступления и экспозиции массы опада													
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	n+1	n+2	n+3	N+4	N+5	N+6	n+7
Вариант 1														
1	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0						
2		2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0					
3			1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0				
4				0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5			
5					0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3		
6						0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	
7							0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
Сумма	4.0	6.0	7.0	7.5	7.8	8.0	8.1	8.1	2.1	1.1	0.6	0.3	0.1	0.1
Вариант 2														
1	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0						
2		1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0					
3			0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5				
4				0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3			
5					0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2		
6						0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	
Сумма	2.0	3.0	3.5	3.8	4.0	4.1	4.1	4.1	2.1	1.1	0.6	0.3	0.1	
Вариант 3														
1	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0	4.0						
2		1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0					
3			0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3				
4				0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1			
Сумма	4.0	5.0	5.3	5.4	5.4	5.4	5.4	5.4	1.4	0.4	0.1			

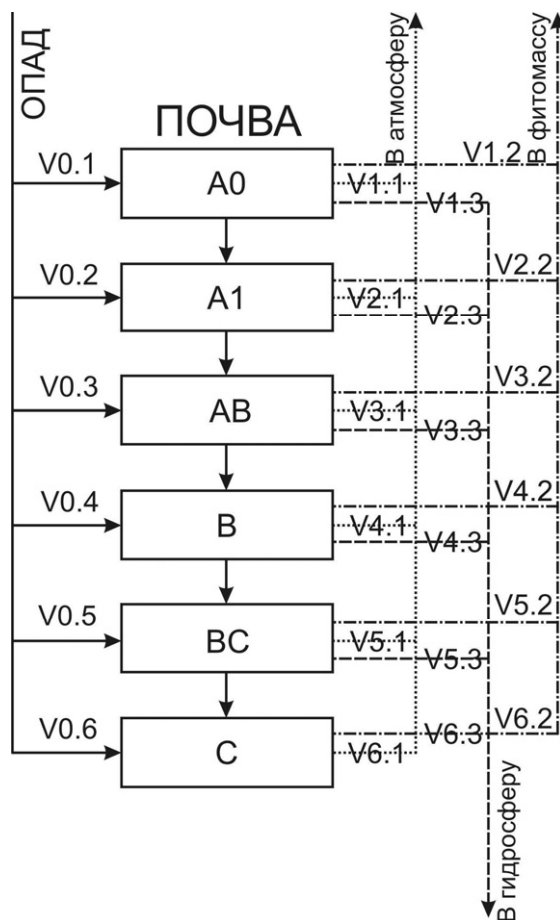


Рис. 8. Структурно – функциональная схема педоценоза.

Условные обозначения: A0, A1, AB, B, BC, C – горизонты профиля, потоки вещества в почву: V0.1 –V 0.6 – опад надземный и подземный, потоки вещества из почвы: V1.1 – V6.1 – газы в атмосферу; V1.2 – V6.2 – соли в фитомассу; V1.3 – V6.3 – соли в гидросферу; V1.4 – V5.4 – нисходящая миграция.

Лекция 7. Анаболизм – функция фитоценоза в метаболизме экосистемы

Функция анаболизма (рис.2) представлена сочетанием двух противоположных процессов: фотосинтез и дыхание (биосинтез и экскреции). Анаболизм - первичная (исходная) стадия метаболизма экосистемы, которая превращает минеральные элементы в форме газов и растворов солей в живую фитомассу, часть которой превращается в зоомассу.

Структуру функционального блока анаболизма составляет фитомасса, включающая три компонента:

- 1) ассимилирующие органы (листва, хвоя, сосущие корни, зелёные стебли, корневища);
- 2) конструктивно-проводящие органы (стволы, одревесневшие стебли и корни);
- 3) генеративные органы.(цветы, плоды, семена).

Масса ассимилирующих органов обеспечивает прирост всей фитомассы, включая конструктивно-проводящие и генеративные органы. Прекращение функции анаболизма приводит либо к отмиранию (апоптозу) организма или отдельных частей, либо к его временному замиранию (анабиозу). Зимой, например, многолетние растения находятся в состоянии анабиоза, а весной снова продолжают активно функционировать.

Однолетние растения, завершившие вегетацию в прошлом году, переходят в состав некромассы, то есть из блока анаболизма переходят в блок некробиоза, а затем в блок катаболизма. На одном дереве после смыкания крон нижние ветви, лишённые доступа света, постепенно отмирают и опадают. Фотосинтезирующая крона дерева поднимается с помощью ствола на высоту, выгодную для улавливания света. Пределом роста служит рентабельность доставки на эту высоту воды и растворённых в ней питательных веществ. Если затраты энергии на доставку воды и пищи окажутся равными затратам на продукцию фотосинтеза, дальнейший рост ветви и кроны

прекращается. Этим объясняется большое разнообразие габаритов растений (от карликовых до гигантских) даже в одном типе леса. Различие габитуса наблюдается и в пределах одного вида, например у берёзы, произрастающей в разных климатических условиях.

Масса ассимилирующих органов обновляется регулярно, а величина ее зависит от возраста (фазы развития) и реальных условий среды. Масса конструктивно-проводящих органов в течение жизни растения постоянно прирастает, только с разной скоростью, зависящей от возраста и реальных условий. Соотношение ассимилирующей и конструктивной массы постепенно меняется с возрастом. У молодого растения преобладает ассимилирующая масса, а на завершающем этапе онтогенеза господствует конструктивная масса. Реакция молодого дерева на изменения факторов среды отличается от реакции зрелого и приспевающего.

Особое место в общей фитомассе занимают репродуктивные органы. На создание репродуктивной массы цветов, плодов и семян организм затрачивает значительную часть свободной энергии и вещества. Вегетативная фаза – представляет собой своеобразную подготовку для генеративной фазы. Полностью сформированная структура организма способна синтезировать максимум анаболитов, необходимых для жизнеобеспечения самого организма, когда рост дерева фактически прекращается или снижается до минимума. Этот потенциальный излишек вещества организм направляет на синтез репродуктивных органов. Репродуктивная масса, при её незначительной доле в общей фитомассе, представляет собой концентрат вещества и энергии, который раскрывается при прорастании семени и позволяет зародышу существовать автономно вплоть до формирования его собственного ассимилирующего аппарата.

Механизм фотосинтеза, заключённый в зелёном листе, получает минеральные элементы в двух формах: в форме газов из атмосферы и в форме растворов солей из почвы. В результате фотосинтеза минеральные элементы превращаются с помощью солнечной энергии в органические соединения,

которые в соответствии с генетической программой распределяются между органами и тканями растения, формируя массу ежегодного прироста.

Еще до начала работы фотосинтетического аппарата с момента прорастания семени происходит физический, механический или физико-механический процесс набухания влагой и материалом эндосперма семенного зародыша и выведение его на дневную поверхность к свету. Этот процесс можно сравнить с выбросом антенны для приема энергии Солнца, после чего начинается функция анаболизма экосистемы, сочетающая процессы фотосинтеза и дыхания, поскольку часть синтезированной фитомассы расходуется на собственный рост растения.

После формирования предусмотренной генетическим кодом критической фитомассы организма, характерной для каждого вида, начинается процесс построения и работы генеративных органов и кардинальное перераспределение в их пользу потока анаболитов, синтезированных в процессе фотосинтеза. Так совершается акт воспроизводства организмов, в котором заключена целевая жизненная установка генетического аппарата, заложенного в семени.

Любой организм начинается с реализации генетического чертежа (кода) и должен заканчиваться созданием множества генетических чертежей (семян) будущих организмов таким тиражом, который надёжно обеспечит воспроизводства вида с учётом всех неблагоприятных факторов, подстерегающих семена (пожар, поедание животными, гниение, гибель на дне водоёма и другое). При этом должен быть предусмотрен наилучший способ доставки семян к месту их будущего произрастания (ветром, птицами, животными, человеком, водой). Запас вещества и энергии в семени должен быть достаточным для обеспечения удачного "выброса антенны" при максимальном учете возможных препятствий. Всем знакомы проростки растений, проникшие к солнцу через асфальт и бетон.

В конце вегетационного периода активный анаболизм сменяется отмиранием (пекрозом) или временным замиранием (анабиозом) ассимилирующих органов. Ассимилирующие органы, замершие на время

наступления неблагоприятных условий, оживают снова по мере возврата благоприятных условий и продолжают активный анаболизм в соответствии с программой онтогенеза. Отмершие органы, выполнившие свою анаболическую функцию, переходят в состав некромассы и становятся материалом для функции катаболизма.

Если сравнить функцию анаболизма или синтеза фитомассы с процессом строительства здания, то генетический код можно сравнить с технической документацией строительного объекта, для реализации которого нужны строительные материалы, рабочая сила с механизмами, прораб, который должен управлять ходом работ и контролировать их соответствие с проектной документацией. Качество будущего здания зависит от количества и качества стройматериалов, от количества, квалификации и технической оснащённости рабочих, квалификации прораба. Соответствие объекта его назначению зависит от квалификации архитекторов, разработавших проект, конструкторов и технических работников, составивших техническую документацию, от их понимания функций данного объекта, от способностей воплотить целевое назначение объекта, его функциональные задачи в форму строительных конструкций.

Сложность определения целевого назначения природной системы как строительного объекта затрудняет углубление аналогий между природными и техническими системами, хотя плодотворность такого сравнения очевидна. Все детали технических систем и все нюансы их взаимодействия в процессе функционирования нам известны и доступны. Аналогия с техническими системами позволит расшифровывать недоступные наблюдению процессы функционирования природных систем и если не объяснит сущность процесса, то, по крайней мере, поможет правильно поставить эксперимент для выяснения его деталей и сущности.

В качестве главной цели функционирования природных систем и каждой конкретной системы мы принимаем самообновление живого вещества путём воспроизводства себе подобных. Это касается всех уровней организации

природных систем (клетка, организм, экосистема, биом, биосфера). Каждая природная конструкция построена для реализации этой цели в конкретном диапазоне условий среды. Именно разнообразие условий среды определяет разнообразие жизненных форм и их сочетаний в биосфере Земли.

Главное отличие процесса природного строительства от гражданского - высшая квалификация участников природного процесса. «Коллектив» природных архитекторов, прорабов и рабочих в условиях дефицита строительных материалов, неполного их ассортимента и не всегда соответствующего качества, умудряется построить объект, максимально выполняющий заложенные в его программе функции. Если же типовый проект в данных условиях не способен реализовать возложенные на него функции или затраты на его строительство не окупаются, то в процессе функционирования вместо него создаётся новый проект, ориентированный на оптимальное функционирование в данных условиях – происходит адаптация к новым условиям. Этот новый проект становится типовым для конкретного диапазона условий среды, локализованных в конкретном ареале, у границ которого он в меньшей степени реализует возложенные на него функции и сменяется новым проектом. По такой схеме происходит смена природных систем в пространстве. На этом же принципе базируется закон природной зональности. Адаптация экосистем к новым условиям во времени приводит к изменению границ природных зон, их площади и конфигурации.

Фитоценоз как информационно-управляющая система

Фитоценоз как информационно-управляющая система, имеет три функциональных блока: ассимиляции, коммуникации и репродукции. Взаимодействия этих блоков друг с другом и с факторами окружающей среды, позволяют фитоценозу реализовать главную цель функционирования - репродукцию или воспроизведение себе подобных (размножение) путем оптимизации анаболизма (рис.2).

Блок ассимиляции минерального вещества и солнечной энергии для синтеза фитомассы или первичной биологической продукции включает филлосферу (листва, хвоя) и ризосферу (сосущие корни). Филлосфера ассимилирует минеральные вещества в форме газов из атмосферного воздуха, а ризосфера в форме ионов из почвенного раствора.

Блок коммуникации осуществляет внутренние связи между структурными элементами растения и включает конструктивные органы растений: стволы, стебли, ветви, проводящие корни.

Блок репродукции (цветы, плоды, семена) реализует главную цель фитоценоза: воспроизводство здорового потомства с учетом всех возможных потерь вследствие гибели цветов, плодов, семян и подроста от болезней, вредителей, погодных аномалий, пожаров, использование в пищу животными и человеком и другое.

Для достижения цели – репродукции в режиме оптимального анаболизма при изменчивых условиях среды, растение (фитоценоз) имеет несколько уровней управления процессом анаболизма, которые позволяют живой системе устойчиво функционировать в широком диапазоне флуктуаций факторов среды. Управление функцией анаболизма осуществляется на основе восприятия информации о динамике и ритмике изменений факторов среды при прохождении каждой фазы развития растений (онтогенеза).

Идеальная или генетически запрограммированная кривая смены фаз онтогенеза должна сопровождаться соответствующей кривой смены факторов среды. Отклонение факторов среды от оптимальной кривой на каждом этапе онтогенеза вызывает соответствующую реакцию функциональных блоков растения (фитоценоза), то есть отклонение данного отрезка кривой онтогенеза от нормы в сторону пессимума или экстремума. Сумма отклонений каждой фазы нарастающим итогом отражается на общем результате всего цикла развития растения - биопродукции. Механизм управления процессом функционирования имеет иерархическую структуру, в которой каждый уровень обладает определенной степенью свободы в рамках конкретных ограничений.

Самый нижний уровень управления может изменить строение (структуру) соответствующего функционального блока фитоценоза в зависимости от того, на каком этапе развития, в какую сторону от оптимума и на какую величину отклонились реальные условия среды от их стандартной (оптимальной) для генотипа кривой. Например, различия освещенности листьев в разных частях кроны на ранних этапах их роста незначительны и весенняя листва на кроне дерева однообразна. В середине лета четко проявляются различия листьев нижней и верхушечной, южной и северной, наружной и внутренней частей кроны, поскольку условия освещенности становятся различными.

Такая же дифференциация происходит и в других структурных элементах: корнях, стеблях, цветах, плодах и семенах. Их количество, размеры и масса формируются в строгом соответствии с отклонениями реальных условий среды от оптимальных на всех этапах онтогенеза. Каждый этап вносит свой вклад в общий итог онтогенеза и количественно отражается на общем результате вегетации.

Второй уровень управления может изменить ритмику функционирования каждого блока в зависимости от реального хода условий среды в суточном, сезонном, годовом и многолетнем циклах. Темпы дыхания, ритмика открытия и закрытия устьиц, скорость сокодвижения, время цветения, опыления и т.п. зависят от степени соответствия хода реальных условий характеру оптимальной кривой, запрограммированной в генетическом коде данного вида.

Третий уровень управления суммирует работу всех структурных ячеек каждого функционального блока в целостный результат. Благодаря совокупной работе всех листьев и корней с их различными индивидуальными размерами и массами, с учетом индивидуального режима функционирования каждого листа и корня, ствола и стебля на каждом этапе развития, формируется определенная крона (филлосфера) и корневая система (ризосфера) растения. Формируются видовые признаки растения, которые позволяют идентифицировать растения,

диагностировать степень их отклонения от стандартного габитуса, т.е. от нормы.

Четвертый уровень управления координирует функции отдельных блоков и формирует общую структуру растения с его видовыми признаками, координирует общую ритмику функционирования всех блоков системы как единого целого и обеспечивает последовательность прохождения фаз онтогенеза, гармонию формы всего растения на всех этапах его развития.

Пятый уровень управления осуществляет адаптацию всего растения к реальным внешним условиям данного экотопа в сравнении с оптимальным для данного фенотипа. Кедровый сланик, березовое криволесье, карликовые сосны - яркие примеры результатов адаптации видов к нестандартным условиям среды. Хотя стоит признать, что эти клоновые признаки уже закреплены в генетическом аппарате, т.е. уже стали оптимальными для растений, вегетирующих в данных условиях среды на протяжении многих поколений. Фенотип превратился в генотип.

Фитоценоз – это сообщество автотрофных организмов, объединенных по принципу максимального использования ресурсов экотопа. В сложившемся растительном сообществе преобладают не конкурентные, а кооперативные отношения, которые обеспечивают их участникам более благоприятные условия существования. Конкуренция начинает проявляться при изменениях факторов внешней среды. Каждый организм имеет свой диапазон оптимальных условий, в котором он обладает максимальной устойчивостью к внешним воздействиям и конкурентоспособностью. Если же условия среды вышли за пределы оптимального диапазона в сторону улучшения или ухудшения, то организм теряет прежнюю устойчивость и конкурентоспособность. Он вынужден уступать экотоп другим организмам, для которых новые условия являются оптимальными. В зависимости от степени и длительности изменения условий среды угнетенный организм может снизить или увеличить продуктивность, численность популяции или вообще выпасть из сообщества.

В этом заключается разница реакции организма и сообщества на изменения факторов среды. Организм в ответ на воздействие меняет режим функционирования ради сохранения структуры, а сообщество манипулирует структурой ради сохранения функции. Поэтому функциональные блоки фитоценоза остаются те же, что были у растения, а уровни управления приобретают новые свойства. Вместо формирования кроны и корневой системы дерева, фитоценоз формирует систему растительных ярусов (филлосферы) и горизонтов ризосферы. Кроме того, фитоценоз корректирует размещение в пространстве популяций видов, составляющих его структуру. Виды растений распределяются в пространстве фитоценоза таким образом, чтобы наиболее эффективно использовать ресурсы экотопа: свет, тепло, влагу и минеральные элементы. При этом выполняется главное правило формирования экосистемы – максимизация КПД экотопа, т.е. получение максимальной биомассы при минимальных затратах ресурсов.

Результативность анаболизма фитоценоза определяется разницей между результативностью фотосинтеза и затратами на дыхание. Растение формирует крону и корневую систему так, чтобы получать максимум ресурсов для фотосинтеза, а фитоценоз формирует для этого растительный полог (филлосферу) с его ярусами и ризосферу, где корни разных видов растений переплетаются так, чтобы, получая максимум ресурсов, не препятствовать делать то же самое другим видам.

В функции анаболизма экосистемы наравне с растениями участвуют животные и микроорганизмы, которые используют фитомассу как источник энергии. Они преобразуют фитомассу в зоомассу и микробиомассу в результате вторичного биосинтеза. Фитомасса в результате вторичного синтеза получает свое продолжение в зоомассе и микробиомассе. Поэтому живое вещество экосистемы функционирует гораздо дольше, чем фитоценоз, зооценоз и микробиоценоз в отдельности. Исходя из этого, можно сформулировать функцию анаболизма экосистемы как разницу между биосинтезом и выделениями (экскрециями) всего биоценоза.

Результативность анаболизма определяется величиной годового прироста биомассы, включая фитомассу, зоомассу и микробиомассу. Однако более корректно измерять величину прироста биомассы за период жизни вида эдификатора, по которому определяется характерное время биоценоза в экосистеме. За этот период, в результате многократного повторения прироста зоомассы и микробиомассы, их величина окажется сопоставимой с величиной фитомассы. Это обстоятельство важно учитывать при моделировании механизма функционирования экосистемы, а также при балансовых расчетах.

При изучении структуры экосистемы величиной зоомассы и микробиомассы обычно пренебрегают ввиду их малых значений по сравнению с фитомассой. Объясняется это тем, что измерения биомассы экосистемы, как правило, проводится в едином временном срезе на момент измерения и оценивается в годовом цикле развития. В структуре экосистемы все фракции биомассы сравниваются и оцениваются по единому критерию: наличию на момент измерения или накоплению в течение вегетационного сезона (года).

В процессе функционирования экосистемы фракции биомассы различаются не только величиной, но и характерным временем обновления. Древесина некоторых деревьев накапливает фитомассу в течение сотен лет, прежде чем перейти в некромассу. Однолетние травянистые растения накапливают фитомассу в течение нескольких месяцев, после чего она превращается в некромассу. Некоторые микроорганизмы накапливают биомассу в течение 10 дней и отмирают, превращаясь в некромассу. Если посчитать сколько микробной биомассы образуется за время жизни растения эдификатора (сотни лет), то окажется, что величины микробиомассы и фитомассы вполне сопоставимы. Надо иметь в виду, что в процессе функционирования экосистемы участвуют все фракции биомассы в соответствии со своим характерным временем. Каждая фракция выполняет свою функцию в общем согласованном метаболизме экосистемы и обеспечивает ее динамическое равновесие.

Функция анаболизма экосистемы закономерно сменяется функцией **некроболизма**, в результате которой живая биомасса, завершившая жизненный цикл, превращается в мертвую некромассу. Начинается функция некроболизма в момент полного завершения вегетативной фазы онтогенеза. К этому моменту организм, полностью сформировавший морфологическую структуру, способен добывать максимум ресурсов жизнеобеспечения при резком снижении интенсивности роста. Именно в этот момент включается генеративная фаза развития организма. Животное должно достигнуть половозрелого возраста, а растение накопить определенную фитомассу, а точнее, ассимилирующую поверхность филлосферы и ризосферы. Поэтому первая половина жизни организма посвящена строительству самого себя, а вторая половина посвящена созданию потомства. Завершая жизненный цикл, организм обеспечивает воспроизводство себе подобных.

Экогенетические сукцессии

Восстановительные сукцессии растительных сообществ известны давно и являются веским аргументом для оценки сравнительной устойчивости разных экосистем к факторам внешнего воздействия. Инициаторами сукцессий чаще всего являются экстремальные ситуации: пожары, инвазии энтомовредителей, распашка земель, обвалы, оползни, климатические аномалии и т.п. Как правило, анализ сукцессии завершается после полного или частичного восстановления видового состава фитоценоза. Подразумевается, что дальнейшая судьба экосистемы - бесконечно длительное пребывание в фазе климакса.

Однако экосистема, как и все живые организмы, составляющие ее биотическую компоненту, должна проходить все стадии развития: рождение, развитие, созревание, отмирание. Непрерывное повторение этих циклов во времени отражается в пространственной пестроте растительного покрова и поэтому создает впечатление неизменной стабильности экосистемы. В действительности же любая экосистема после достижения зрелости (климакса) обязательно вступает во вторую фазу жизненного цикла - неизбежного

отмирания, которую мы назвали процессом некробиоза. Этот процесс является полноценным составляющим общей функции метаболизма экосистемы, который представляет последовательную циклически повторяющуюся смену фазовых превращений биомассы, некромассы и минеральной массы с помощью функций анабиоза, некробиоза и катабиоза.

В случае стрессов из структуры биоценоза выпадают те особи, которые не успели пройти начальные фазы онтогенеза, а затем выпадают те виды, которые не успели вступить в репродуктивную фазу. В первом случае зародившиеся особи погибают на разных стадиях развития, а во втором - особи полностью завершают свою вегетативную фазу, но не дают потомства. Поэтому они выпадают в следующем поколении. Их место занимают виды, более соответствующие новым условиям среды. Таков общий механизм естественного отбора на уровне сообщества.

Отбор на уровне экосистемы контролируется соотношением результативности процессов анабиоза и катабиоза на всех стадиях ее развития. Экосистема в стадии климакса отличается наиболее сбалансированным соотношением процессов анабиоза и катабиоза. Флуктуации факторов среды могут изменить количественные показатели структуры и функции экосистемы, не выводя ее диагностические признаки за пределы таксономического диапазона.

Это означает, что разнообразие автотрофных видов и ритмика их развития в данных условиях позволяет максимально использовать весь потенциал экотопа, в том числе весь объем и ассортимент элементов минерального питания, выделенных педоценозом в процессе катабиоза. Это также означает, что разнообразие видов гетеротрофных и сапротрофных организмов, их численность и режим активности максимально обеспечивают потребности фитоценоза на всех стадиях его развития. Сбалансированность процессов анабиоза и катабиоза выражается в том, что емкость круговорота минеральных элементов становится максимальной, а потери

экосистемой минерального вещества - минимальными. Более совершенная экосистема отличается большей сбалансированностью вещества, замкнутостью цикла метаболизма и максимальным КПД экотопа. Однако фаза климакса не может продолжаться бесконечно, она завершается катастрофической гибелью перестойного фитоценоза в результате пожаров, инвазий энтомовредителей и болезней.

Стационарный режим функционирования экосистемы и результаты его регулярных флуктуаций постепенно начинают проявляться в снижении пула элементов минерального питания (ЭМП). Это происходит вследствие постепенного выноса ЭМП из экосистемы, а также ввиду консервирования их в долгоживущей части фитомассы (стволы, проводящие корни, ветви, семена), в форме устойчивых гумусовых веществ (гуминов), минеральных коллоидов, конкреций, стяжений, минеральных горизонтов. Уменьшение со временем количества и ассортимента доступных ЭМП приводит к постепенному выпадению из состава фитоценоза видов, наиболее чувствительных к их дефициту. Затем, по той же причине, выпадают и менее чувствительные виды. Заключительной стадией развития климаксовой экосистемы является абсолютное преобладание в структуре фитоценоза одного вида - эдификатора (ельник мертвопокровник), который постепенно сам истощает собственный экотоп и, ослабленный дефицитом, сам провоцирует массовое размножение энтомовредителей, болезни, массовые пожары, ветровалы, ветроломы и т.п.

После массовой гибели эдификатора начинается экзогенная восстановительная сукцессия, которая выполняет функцию обновления экотопа. По определению Ю.А.Злобина (Злобина, 1994. с.61) «сукцессия – это процесс подготовки благоприятной среды обитания одними видами растений для других видов растений». А по большому счету – это стратегия фитоценоза по регулярному обновлению экотопа после истощения его ресурсов коренным фитоценозом. (Керженцев, Трапеев, 2011).

Минеральные элементы, законсервированные в одревесневших органах фитомассы, хитине, роговой и костной ткани зоомассы, в почвенном гумусе,

опаде и подстилке, вновь пополняют актуальную массу биологического круговорота, увеличивают пул метаболизма экосистемы. Сукцессия производит транслокацию минеральных элементов экосистемы таким образом, что через определенное время, после нескольких смен видового состава, снова формируется климаксная экосистема с таким же богатым видовым составом и максимальной сбалансированностью метаболизма экосистемы. Обычно, продолжительность стадии климакса соразмерна с биологическим циклом популяции вида эдификатора, а продолжительность сукцессии – с биологическими циклами видов эдификаторов соответствующих стадий сукцессии (смены древесных пород).

Почвенный гетеротрофный биологический комплекс изменяется вслед за сменой растительности, поскольку после разрушения лесного полога резко изменяется количество и состав опада, а также гидротермические условия его разложения. Изменение состава, численности и активности почвенной биоты сопровождается изменением количества и состава почвенного гумуса, физико-химических свойств почвы. В ходе сукцессии почва подстраивается к потребностям фитоценоза и создает максимальный запас ресурсов для стадии климакса фитоценоза.

Лекция 8. Роль факторов среды в управлении метаболизмом экосистем

Факторы среды – внешние воздействия, оказывающие влияние на структуру и функцию экосистемы, делятся на естественные, антропогенные и смешанные:

- **Естественные** факторы (свет, тепло, влага) оказывают прямое воздействие на функцию экосистемы путем ускорения или замедления скорости метаболизма и опосредованное на ее структуру;
- **Антропогенные** факторы (привнос, изъятие, трансформация экомассы) оказывают прямое воздействие на структуру экосистемы путем увеличения или уменьшения экомассы и ее компонентов и опосредованное воздействие на ее функцию.
- **Смешанные** факторы (искусственное освещение, отопление, увлажнение) оказывающее прямое влияние на скорость метаболизма и естественные катастрофы (пожары, обвалы, землетрясения, наводнения и др.), увеличивающие или уменьшающие экомассу и ее компоненты

Естественные факторы. Гидротермический акселератор

Классический принцип оценки реакции живого организма на изменения факторов среды изображается в форме унифицированной колоколовидной кривой, которая публикуется во всех учебниках физиологии растений и экологии (рис.9а). Эта важная эмпирическая закономерность давно считается общепризнанной. Однако традиционная интерпретация кардинальных точек на этой кривой вызывает сомнение, поскольку трактует их с позиций фактора, а не организма.

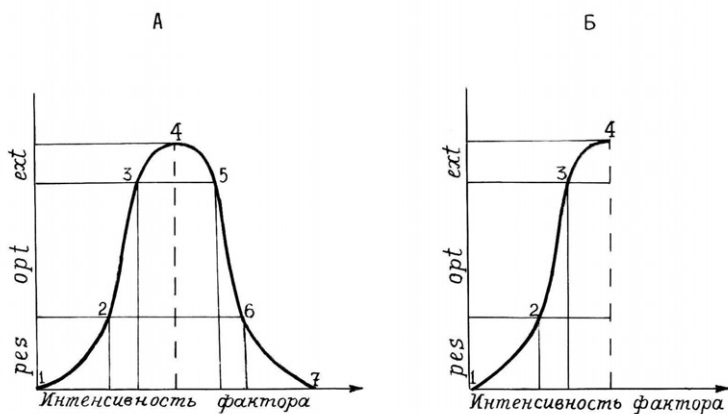


Рис. 9. Колоколовидная кривая воздействия факторов на организмы.

Между тем, трактовка кривой с позиций организма представляется более правомерной и перспективной в приложении к живым системам. На ее основе можно установить диапазоны оптимальных условий каждого фактора для данного типа экосистем, можно превратить разнокачественные факторы в безразмерные величины и интегрировать их в единый показатель, однозначно регулирующий механизм функционирования экосистемы.

Рассмотрим хрестоматийный пример (рис.10), иллюстрирующий изменение интенсивности роста проростков кукурузы в зависимости от температуры.

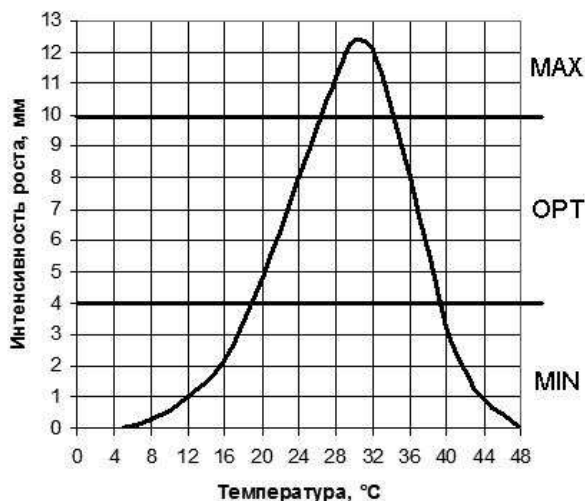


Рис. 10. Изменение интенсивности роста кукурузы в зависимости от температуры (по Люндегорду, 1937).

Принцип построения кривой довольно прост. Существует какое-то значение фактора (температура, влажность, освещенность, концентрация минеральных элементов и т.д.), при котором наблюдается максимальный рост, а ниже и выше этого значения рост замедляется вплоть до полного анабиоза.

С позиций фактора (ось абсцисс) эта общеизвестная кривая интерпретируется следующим образом. Первая точка пересечения кривой с осью абсцисс (4°C) называется точкой минимума. Последняя (48°C) – точкой максимума. Вершина кривой (30°C) называется точкой оптимума.

Если посмотреть на эту кривую с позиций организма (ось ординат), расположение и название кардинальных точек будет иным (Рис. 9б, 10, Табл.2). Точкой максимума должна называться та, в которой значение фактора соответствует максимальному росту организма (вершина кривой). Обе точки пересечения кривой с осью абсцисс следует называть точками минимума, поскольку в том и другом случае организм находится в состоянии анабиоза.

Точка оптимума, т.е. норма, должна находиться между крайними точками максимума и минимума.

В практической работе проще иметь дело не с кардинальными точками, а с диапазонами значений фактора среды и состояний организма. Для этого необходимо выделить на оси ординат три диапазона скорости роста организма (оптимум, пессимум и экстремум) и привязать их к диапазонам температуры, при которых наблюдается нормальная (средняя), повышенная или пониженная скорость роста.

В качестве критерия выделения диапазона оптимума можно использовать прямолинейные участки восходящей и нисходящей линии кривой (Табл. 2). Диапазон оптимума ограничен сверху и снизу перегибами кривой (интенсивность роста 4-10 мм). Такая интенсивность роста наблюдается в диапазонах температур 19-26 (восходящий участок) и 34-39°C (нисходящий участок). Ниже оптимума располагается диапазон пессимума с наименьшей интенсивностью роста 0-4 мм, которая наблюдается в диапазонах температур 4-19 и 39-48°C. Выше оптимума находится диапазон экстремума (высший предел возможностей организма) с максимальной интенсивностью роста 10-12,5 мм, которая наблюдается в диапазонах температур 26-30 и 30-34°C, т.е. в интервале температур 26-34°C.

Таблица 2

Изменение интенсивности роста кукурузы в зависимости от температуры (по Г.Люндегordu, 1937).

Зоны роста	Интенсивность роста, роста, мм	Интервалы температур, °C
Пессимум	0 – 4	4–19 39–48
Оптимум	4–10	19–26 34–39
Экстремум	10 – 12,5	26–30–34

Для большей наглядности можно сложить колоколовидную кривую вдвое по центральной оси и получить одну (сдвоенную) S-образную кривую (рис.1б). Тогда верхний конец этой кривой будет в точке максимума, а два нижние конца – в точках минимума. Средняя прямолинейная часть отрезка кривой будет характеризовать температурный оптимум данного организма, нижняя часть – диапазон пессимума, а верхняя – диапазон экстремума.

Такая позиция более перспективна для использования в экологии, поскольку позволяет определить оптимальный диапазон фактора для конкретного типа экосистем и преобразовать количественные значения любого фактора в безразмерную величину, независимо от единиц измерения. Для этого нужно установить в эксперименте верхние и нижние границы оптимального диапазона значений конкретного фактора, в пределах которого экосистема функционирует в оптимальном режиме. В этом диапазоне биохимические реакции и физиологические процессы совершаются с нормальной (средней) скоростью, позволяющей организму пройти все стадии онтогенеза и воспроизвести здоровое потомство.

Ниже оптимального диапазона находится диапазон пессимума, а выше – диапазон экстремума. Несколько безразмерных величин (факторов) несложно интегрировать в один общий показатель, однозначно управляющий механизмом функционирования экосистемы путем ускорения или замедления скорости ее функционирования на конкретной стадии развития.

Попытки сложить разнокачественные факторы предпринимались многократно. Известные гидротермические коэффициенты (Иванова, Селянинова, Будыко, Волобуева и др.) рассчитывались на основе многолетних данных суммы осадков, температуры, испаряемости, солнечной радиации. Они использовались для оценки пространственных различий регионального и глобального масштаба. Для контроля динамики и ритмики суточных, сезонных и многолетних фаз развития экосистем они оказались слишком грубыми.

Мы попытались совместить два основных фактора среды, управляющих скоростью функционирования биоты (температуру и влажность почвы) в

единый показатель, контролирующий динамику метаболизма экосистемы, который назвали **гидротермический акселератор метаболизма экосистемы (ГТА)**, поскольку его изменения могут однозначно ускорять или замедлять процесс функционирования экосистемы, так же как акселератор автомобиля ускоряет или замедляет обороты двигателя. Такое совмещение позволит избавиться от двусмысленности при оценке влияния факторов на экосистемы: воздействие температуры в зависимости от влажности, а воздействие влажности в зависимости от температуры.

Методика интеграции температуры и влажности почвы в единый показатель (ГТА), разработана на основе экспериментальных данных Забайкальского мерзлотного стационара ИАП АН СССР, Читинская обл.). Для каждого региона нужно определить свои границы оптимального диапазона, но сам принцип интеграции - универсален.

Метод интегрирования разнокачественных величин базируется на положении о том, что каждая экосистема существует в определенном диапазоне значений каждого фактора среды, который можно разделить на три субдиапазона: пессимум, оптимум и экстремум. Эта простая процедура позволяет рассматривать оптимальные значения всех факторов как сопоставимые, независимо от единиц измерения. Значения каждого фактора ниже оптимального диапазона относятся к пессимальным, а выше – к экстремальным. Все возможные сочетания двух факторов в трех диапазонах можно ранжировать по градиенту реакции экосистемы на гидротермические условия.

В диапазоне оптимума окажутся значения факторов, при которых экосистема функционирует со средней скоростью метаболизма. В диапазон экстремума попадут значения факторов, обеспечивающие максимум скорости метаболизма до предела его возможностей. В диапазоне пессимума локализуются значения факторов, при которых метаболизм испытывает торможение вплоть до анабиоза.

В природной обстановке наблюдается постоянная смена сочетаний факторов среды, как в пространстве, так и во времени. Биота каждой экосистемы адаптирована к оптимальному диапазону факторов среды. Отклонение значений любого фактора в диапазон экстремума стимулирует активность биоты до предела физиологических возможностей. Изменение значений любого фактора в сторону пессимума тормозит активность биоты до полного анабиоза.

Для травянистых, лесных и аграрных экосистем Восточного Забайкалья были установлены следующие 5 диапазонов температуры и влажности почв, соответствующие разной степени активности почвенной биоты, измеренной различными полевыми и лабораторными методами (табл.3).

Таблица 3

Биологически значимые диапазоны температуры и влажности почвы.

№	Диапазон	Температура, °С	Влажность, %НВ
1	Анабиоз	< 4	< 10
2	Пессимум (глубокий)	4-9	10-20
3	Пессимум (умеренный)	9-14	20-30
4	Оптимум	14-18	30-40
5	Экстремум	> 18	> 50

На основе анализа зависимости продуктивности фитоценозов, биологической активности почвы, а значит интенсивности метаболизма экосистемы, амплитуда многолетних колебаний температуры и влажности почвы разделена на 5 диапазонов:

1. Анабиоз, когда все биологические процессы замирают;
2. Пессимум (глубокий) при котором физиологические процессы сильно подавлены и проходят с минимальной скоростью;
3. Пессимум (умеренный), когда замедление метаболизма незначительно отличается от нормы;

4. Оптимум, когда все биохимические реакции и физиологические процессы идут с нормальной скоростью, соответствующей генетической памяти биоты;

5. Экстремум, когда биота функционирует с превышением нормальной скорости. В реальной экосистеме скорость метаболизма зависит не от каждого фактора в отдельности, а от их сочетаний, которые меняются чаще, чем факторы.

Таблица 4

Объединение диапазонов температуры и влажности.

№ гидротермических диапазонов	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Сочетание диапазонов температуры и влажности	1.1	1.2, 2.1	1.3, 3.1	1.4, 4.1	2.2, 5.1, 1.5	2.3, 3.2	2.4, 4.2	3.3, 5.2, 2.5	3.4, 4.3	4.4, 3.5, 5.3	4.5 5.4	5.5
Режим функционирования	Анабиоз (Anabiosis)					Pes			Opt		Ext	

В таблице 4 весь массив возможных сочетаний диапазонов температуры и влажности почвы распределен по градиенту влияния на активность метаболизма от минимума - 1.1 до максимума - 5.5. При этом влияние на биоту одной категории температуры и влажности считается равноценным. В итоге получилось 12 гидротермических сочетаний, которые мы объединили в 4 типа режима функционирования экосистемы: 1) анабиоз (все сочетания с категорией 1 (1.1, 1.2, 1.3, 1.4, 1.5); 2) пессимум (все сочетания с категорией 2 (2.2, 2.3, 2.4, 2.5); 3) оптимум (все сочетания с категорией 3 (3.3, 3.4, 3.5); 4) экстремум (сочетания 4.4, 4.5 и 5.5). Далее работаем с кривыми годового хода температуры и влажности почвы (рис. 3, 4.). На оси ординат каждого фактора откладываем значения верхней и нижней границы диапазона оптимума. Из этих точек проводим прямые параллельно оси абсцисс. Из пересечения кривых хода каждого фактора с прямыми линиями границ оптимального диапазона опускаем перпендикуляры на ось ординат, где отложены даты календаря. В результате

получим годовую смену режимов анабиоза, пессимума, оптимума и экстремума температуры и влажности почв. Сложив по календарю сочетания диапазонов температуры и влажности, получим годовой ход гидротермических условий, контролирующих смену режимов функционирования экосистемы: пессимума, оптимума, экстремума или анабиоза.

Исключаем категории анабиоза, уравниваем зеркальные сочетания температуры и влажности (2.3 и 3.2) и получим девятибалльную шкалу гидротермического акселератора (ГТА), увеличение которого от 1 до 9 адекватно повышает активность метаболизма, примерно также как нажатие педали акселератора автомобиля увеличивает его скорость. Значения ГТА= 1-6 баллов означает режим пессимума, значения 7-8 – оптимум, а значения 9 – экстремум.

Таким же способом можно интегрировать другие факторы воздействия на метаболизм экосистемы. Но тогда придется учитывать вес каждого фактора в интегральном показателе. И этого мало, поскольку оптимальные условия должны различаться для каждой фенологической фазы. Поэтому на календаре необходимо отметить время смены фенофаз и для каждой из них определить диапазон оптимума ГТА. Сложность процедуры не должна нас пугать, современная компьютерная техника должна справиться с этой задачей. Гораздо труднее количественно оценить изменения скорости метаболизма экосистемы в каждом гидротермическом диапазоне. Но и эту проблему можно решить на уровне инженерной задачи путем анализа регулярных измерений прироста биомассы при разных значениях ГТА.

Гидротермическое поле биоты

Практический опыт полевого картографирования почвенного и растительного покрова разных природных зон показал, что очертания контуров на почвенных и геоботанических картах определяются каким-то общим, но неочевидным фактором среды, чаще всего совпадающим с рельефом местности. С помощью сопряженного анализа почвенно-растительного покрова

и гидротермических условий было установлено, что природные контуры совпадают с очертаниями гидротермических полей (ГТП) – ареалом сочетаний ресурсов тепла и влаги в почвах, к которому адаптирована биота конкретных типов почв и растительных ассоциаций. Однако измерить количественно ГТП оказалось не так просто, поскольку температура и влажность почвы измеряются разными методами в разное время, в разных местах и оцениваются в разных единицах по разным критериям. Между тем, биота реагирует на совокупное воздействие всех факторов одновременно.

Концепция гидротермического поля (ГТП)

Гидротермическое поле (ГТП), ограничивает жизненное пространство (ареал) биосферы, а его диапазоны дифференцируют экосистемы в пространстве по градиенту дискомфорта экологических ниш.

Гидротермическое поле (ГТП) – амплитуда сочетаний температуры и влажности почвы, ограничивающий жизненное пространство (ареал) экосистем биосферы. В пределах ГТП могут осуществляться биохимические реакции и физиологические процессы биоты. Диапазоны ГТП ограничивают жизненное пространство конкретных экосистем и распределяют их в пространстве по градиенту дискомфорта экологических ниш. Изменение ГТП меняет режим функционирования экосистем и сопровождается их метаморфозом, в результате которого формируется новая структура экосистем, адаптированная к новым условиям среды. Поэтому при похолодании климата лес наступает на степь, а при потеплении степь – на лес. Концепция ГТП позволяет формализовать Закон природной зональности в виде математической модели, пригодной для решения практических задач и прогноза поведения экосистем при изменениях климата и антропогенной нагрузки.

Гидротермические поля образуются в результате сочетания многих факторов, регулирующих распределение в пространстве температуры и влажности почв: координат местности, удаленности от океанского побережья (континентальности), состава геологической породы, особенностей рельефа

(абсолютной высоты, экспозиции и крутизны склонов). Несмотря на то, что количественные значения ГТП регулярно меняются вследствие суточных, годовых и многолетних колебаний температуры и влажности почвы, их средние многолетние сочетания отличаются высокой стабильностью. К этим стабильным значениям факторов адаптирована биота экосистем, для которой важнейшим условием является стабильность функции метаболизма.

Биота наземных экосистем существует в строго определенном диапазоне факторов среды (рис. 11), которые ограничивают скорость биохимических реакций и физиологических процессов: температура почвы в пределах 4-56⁰С, влажность почвы 10-90% полной влагоемкости (ПВ). За пределами этого диапазона – анабиоз. Хотя есть организмы рекордсмены, существующие за его пределами. Наиболее благоприятны для жизнедеятельности биоты: температура 30⁰С, влажность 60% ПВ. В таких идеальных условиях существуют экосистемы дождевых тропических лесов, обладающие максимальной биомассой и продуктивностью. Они сложились в центральном диапазоне гидротермического поля, сложившегося в экваториальном поясе Земли.

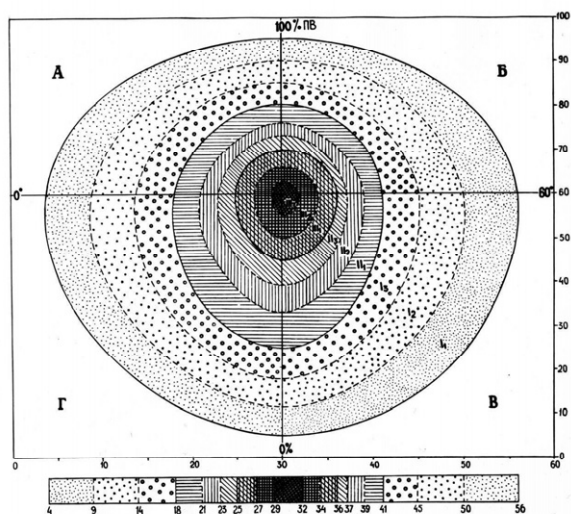


Рис.11. Гидротермическое поле биоты.

На рубеже архея и протерозоя в результате оледенения суши произошло резкое изменение температуры атмосферы и океанских вод от 50-60 до 8-10⁰С, что снизило скорость химических и биохимических реакций в 20 раз (Федонкин, 2008). В результате похолодания резко уменьшилась доступность химических элементов, вовлеченных в биокатализ. Главным их резервом стала сама биота, которая стала решать проблему дефицита элементов минерального питания тремя способами:

- 1) гетеротрофия – поглощение живых организмов с их богатым содержанием;
- 2) сапротрофия – поглощение отмершей биомассы с его содержанием;
- 3) образование симбиозов на основе обмена автотрофов и сапротрофов отходами жизнедеятельности.

На базе хемотрофии и автотрофии образовались продуценты. Гетеротрофия объединила консументов, а сапротрофия образовала редуцентов,

которых сейчас называют почвенной биотой. В каждой группе происходила узкая специализация жизненных форм по жизнеобеспечению в разных сочетаниях факторов среды.

Первые экосистемы формировались в центральном диапазоне ГТП (рис. 11) при самых благоприятных условиях: температура 30°C, влажность 60% ПВ. Со временем, благодаря экспансии жизни, роста видового разнообразия и плотности популяций, пространство ниши с идеально благоприятными условиями стало переполняться, что усилило конкуренцию и заставило биоту искать способы расширения жизненного пространства путем освоения менее комфортных условий.

В результате группового отбора и симбиогенеза автотрофных, сапротрофных и гетеротрофных биоценозов сформировались экосистемы – симбиотические ассоциации, функционирующие автономно за счет метаболизма – циклического обмена симбионтов отходами жизнедеятельности. Цикл метаболизма освобождает участников симбиоза от энергетических затрат на поиск и добычу пищевых ресурсов. Каждый участник получает их от партнеров в обмен на собственные отходы.

Степень замкнутости цикла метаболизма экосистемы достигает 90-99% общей массы (экомассы), а отходы метаболизма не превышающие 1-10%. Потери метаболизма в геологический круговорот компенсируются за счет атмосферных (в том числе метеоритных) выпадений и продуктов выветривания горных пород. Эта новая жизненная форма, обладающая автономией, позволила биоте осваивать новые пространства с менее комфортными условиями и постепенно, шаг за шагом, преодолевая границы дискомфорта, растекаться по земной поверхности до границ ГТП биоты.

Суточные, годовые и многолетние колебания факторов среды вынуждают биоту экосистемы функционировать в переменном режиме и регулярно переключать оптимальный режим функционирования на пессимальный или экстремальный. В нормальных средне многолетних условиях экосистема функционирует в режиме «оптимум», когда биохимические реакции и

физиологические процессы совершаются со средней скоростью, биота проходит все стадии онтогенеза и воспроизводит потомство.

При ухудшении условий она переходит в режим «пессимум», когда биохимические реакции и физиологические процессы замедляются. При этом часть видов не успевает пройти весь цикл онтогенеза, не дает потомства, теряет конкурентоспособность и выпадает из экосистемы. Их место занимают виды, для которых новые гидротермические условия оказываются оптимальными.

При улучшении условий экосистема переходит в режим «экстремум», когда метаболизм ускоряется. При этом часть биоты вынуждена функционировать на пределе физиологических возможностей, она быстро истощает ресурсы экотопа, теряет конкурентоспособность и выпадает из экосистемы. Ее место занимают виды, более приспособленные к новым условиям. Метаморфозы экосистемы, которые происходят в результате изменения климатических условий, являются адаптивной реакцией, позволяющей экосистеме постоянно функционировать в оптимальном режиме при самых различных изменениях климата.

Для комплексной оценки факторов среды, оказывающих влияние на зональные экосистемы, исследователи вводили различные коэффициенты: Иванова, Селянинова, Будыко, Волобуева. Основная трудность интеграции факторов заключается в том, что природные экосистемы всегда реагируют на совокупное воздействие всех факторов среды, а исследователи измеряют каждый фактор по отдельности и оценивают влияние каждого из них на каждый компонент экосистем по разным критериям. Упомянутые выше коэффициенты пытались увязать распространение природных географических зон с радиационным балансом, испаряемостью, температурой воздуха и атмосферными осадками. Они отразили закономерности самого высокого уровня, а на региональном и ландшафтном уровне они оказались слишком грубыми.

Мы попытались использовать дедуктивный подход на основе механизма функционирования экосистемы как симбиотической ассоциации фитоценоза с

педоценозом, функционирующей автономно за счет обмена симбионтов отходами жизнедеятельности (Керженцев, 2006, 2012). Цикл метаболизма экосистемы поддерживает ее динамическое равновесие с факторами среды – состояние гомеостаза. Уровень гомеостаза можно измерить величиной общей массы экосистемы (экомассы), стабильность которой поддерживается функцией метаболизма, адаптированной к конкретному диапазону гидротермических условий. Изменение условий меняет скорость метаболизма экосистемы, величину экомассы и уровень гомеостаза.

Флуктуации факторов среды в суточном, годовом и многолетнем циклах, вынуждают экосистему функционировать в режиме перманентной адаптации к их постоянным изменениям. Главным регулятором метаболизма экосистемы является сочетание тепла и влаги, которое зависит от множества условий: координат местности, высоты над уровнем моря, удаленности от океанского побережья, от характера рельефа (экспозиция и крутизна склонов), растительного покрова, механического состава и влагоемкости почв, времени года и даже суток. Для учета совокупного действия этой массы условий нужна определенная система комплексной оценки.

Перечисленные условия в разной степени участвуют в перераспределении тепла и влаги по земной поверхности. Их сочетания формируют локальные контуры диапазонов гидротермического поля (ГТП), к каждому из которых адаптируется биота, создавая мозаичную картину почвенно-растительного покрова. При изменениях климата изменяется значение диапазонов ГТП, а конфигурации контуров остается прежней, поскольку рельеф и местоположение конкретного участка территории не меняется и распределяет новые условия по тем же критериям. Это важно учитывать в прогнозах реакции экосистем на изменения факторов среды.

Методика построения карты ГТП

Карта гидротермических полей (ГТП) строится путем наложения карт среднегодовых значений температуры и влажности почвы. При отсутствии

данных температуры и влажности почв, можно использовать менее информативные карты среднегодовых температур воздуха и среднегодовых сумм осадков (рис. 12, 13).



Рис. 12. Распределение средних многолетних температур по территории РФ.

Пояснение в таблице 5.

Распределение средних годовых сумм осадков по территории РФ

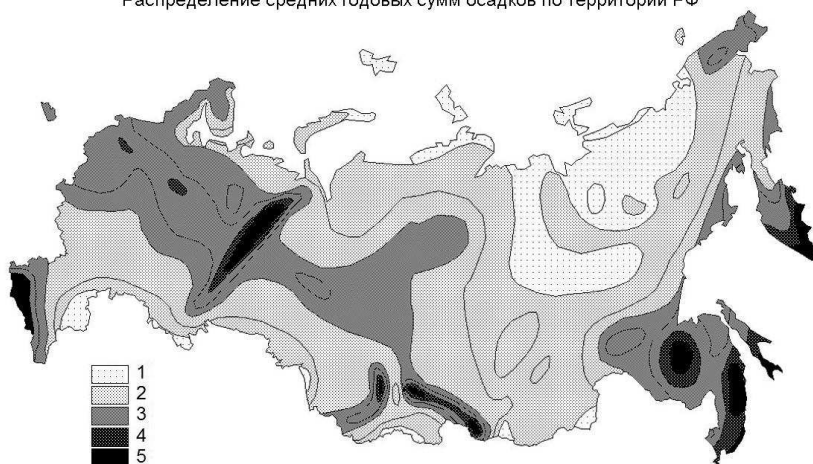


Рис. 13. Распределение среднегодовых сумм осадков по территории РФ.
Пояснение в таблице 5.

Распределение гидротермических полей по территории РФ

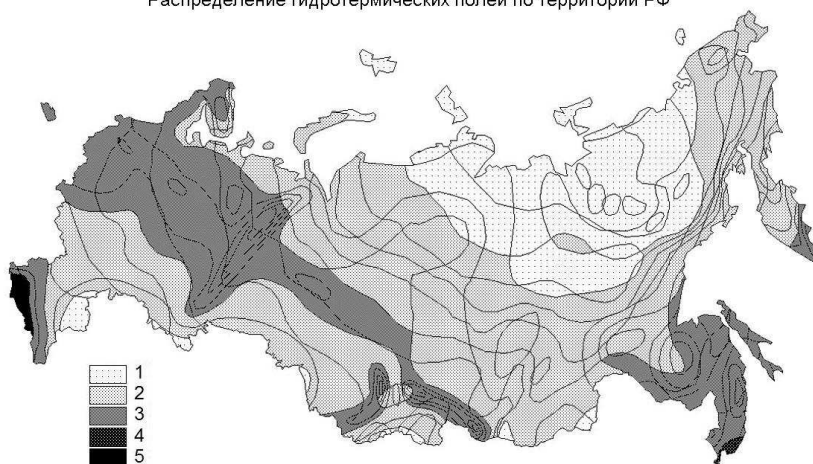


Рис. 14. Распределение гидротермических полей по территории РФ. Пояснение
в таблице 5.

Зоны и подзоны растительности



Рис. 15. Карта зон растительности РФ.

Для построения легенды карты ГТП) (рис. 14, таблица 5 мы разделили амплитуды температур и осадков на 5 диапазонов, из которых средний (3) приняли за оптимум, а по два крайних диапазона за пессимум (1,2) и экстремум (5,6). Карта гидротермических полей (рис. 4) получилась в результате наложения карт температуры (рис. 2) и осадков (рис. 3). Максимальную площадь в поле температур занимает диапазон «Оптимум» (685 млн.га), а в поле осадков – «Пессимум» 1+2 (1114,8 млн.га). Максимум гидротермического поля занимает «Пессимум» (1268,3 млн.га). Диапазон «Экстремум» (4+5) в поле температуры занимает площадь 136,4млн.га, в поле осадков – 91.4 млн. га, в гидротермическом поле – всего 9.4 млн.га. Это значит, что 75% территории России характеризуются гидротермическими условиями ниже средних значений. Оптимальное ГТП занимает только четвертую часть, а экстремальное – меньше 1% территории РФ.

Таблица 5

Гидротермические поля Российской Федерации.

Категория	Температура		Осадки		Гидротермические поля	
	Диапазон (°C)	Площадь (млн. га)	Диапазон (mm)	Площадь (млн. га)	Диапазон	Площадь (млн. га)
1	< -12	277,89	<300	225,83	Pes2	354,96
2	-12 .. -4	610,06	300-500	889,01	Pes1	913,30
3	-4 .. 4	685,51	500-700	503,58	Opt	432,18
4	4 .. 8	94,66	700-800	52,03	Extr1	2,39
5	>8	41,70	>800	39,37	Extr2	6,99
Итого:		1709, 82		1709, 82		1709, 82

Карта растительных зон (рис.15) в более значительной степени совпадает с картой ГТП (рис.4), чем с картами температуры (рис.12) и атмосферных осадков (рис.13). Конечно, для большей достоверности карты ГТП следует использовать более корректные, но более трудоемкие данные температуры и влажности почвы. Можно использовать методы дистанционного зондирования Земли с помощью космических аппаратов.

Благодаря способности экосистемы в ответ на внешние воздействия изменять структуру и видовой состав, ей удастся сохранять стабильный режим функционирования, который позволяет ей переносить без существенных потерь различные колебания внешних условий. Экосистема постоянно находится в состоянии перманентной адаптации к непрерывно меняющимся условиям среды.

Экосистема адаптируется и к локальным изменениям факторов среды, например, к подъему уровня грунтовых вод, пресных или соленых. Незначительное подтопление сопровождается образованием локальных очагов луговых почв и мезофильных фитоценозов - интразональных экосистем. Интенсивное подтопление сопровождается заболачиванием территории. Если

же грунтовые воды окажутся солеными, то на дневной поверхности образуются солонцы, солончаки, соленые озера. Такие изменения принято называть аazonальными за их резкое отличие от зональных экосистем.

Причиной аazonальных изменений могут быть и температурные аномалии, изменяющие природный ландшафт. Известный феномен «Окская флора» - степные ассоциации в таежной зоне образовался в локальных очагах температурных аномалий на отдельных участках Окской поймы. Эти очаги сформировались в результате сочетания нескольких природных факторов: общий южный склон каскада речных террас, обширные междунные западины «Долы», высокая стена соснового леса, защищающая «Долы» от северных ветров, песчаные почвы с низкой влагоемкостью. Эта совокупность условий создала локальную экологическую нишу, благоприятную для биоты степной зоны.

Феномен заключается в непривычном нахождении типичных степных ассоциаций в окружении лесных экосистем далеко (400 км) за пределами основного ареала. Однако В.И.Волковинцер (1978) описал каштановые почвы под ковыльно-типчаковыми степями на южных склонах Памира, Алтая, Алдана, Колымы, Чукотки. Природа осваивает те участки земной поверхности, где сложились благоприятные для нее условия среды. Гидротермические поля (ГТП) ограничивают природные зоны, а местные аномалии, вызванные разными локальными факторами, создают пятнистость ландшафта.

С какой скоростью происходят эти изменения, еще предстоит выяснить. Время, необходимое для метаморфоза экосистем должно быть соизмеримо с длительностью восстановительных сукцессий (100-300 лет). Сначала происходит отклонение ГТП от средних многолетних значений переключает оптимальный режим функционирования экосистемы на пессимальный или экстремальный. Вслед за этим происходит смена видового состава биоты на более адекватный новым условиям. В результате метаморфоза экосистема приобретает новые диагностические признаки, переходит в новый таксон классификации и начинает функционировать в оптимальном режиме,

соответствующем новым условиям. Если же время отклонения ГТП от оптимального диапазона окажется меньше жизненного цикла экосистемы, произойдут флуктуации – компенсирующие колебания свойств без изменения таксономического положения.

Для изучений реакций экосистем на изменения факторов среды в численных экспериментах нужна имитационная модель функционирования экосистемы в режиме перманентной адаптации к постоянно меняющимся условиям среды. Кроме того, нужен интегральный показатель, характеризующий однозначное воздействие всех факторов среды на скорость метаболизма, подобно акселератору автомобиля (Керженцев, 1992).

Для более точного совпадения карты ГТП с контурами почвенно-растительного покрова (рис. 15) желательно использовать карты температуры и влажности почв. Тогда появится возможность точно прогнозировать поведение экосистем при различных сценариях изменения климата и антропогенной нагрузки с учетом неоднородности ГТП.

Приведенные выше карта ГТП (рис. 14) наглядно показала, что биота реагирует не отдельно на температуру и отдельно на влажность, а на их сочетания. Абсолютного совпадения границ ГТП и почвенно-растительного покрова не бывает, поскольку регулярные флуктуации условий, хозяйственная деятельность человека, стихийные бедствия и связанные с ними сукцессионные процессы, сильно искажают идеальную картину почвенно-растительного покрова. Главная ценность предлагаемого подхода состоит в том, что на основе анализа гидротермических условий можно с высокой точностью прогнозировать изменение почвенно-растительного покрова территорий локального, регионального и глобального масштаба с учетом их внутренней неоднородности.

Продуктивность экосистемы – результат ее функционирования в течение всего жизненного цикла от всходов до созревания по принципу нарастающего итога. Каждая фенофаза может осуществляться в одном из трех режимов:

оптимальном, пессимальном или экстремальном, в зависимости от сложившихся в этот период гидротермических условий (ГТУ).

Исходным является годовой ход среднемесячных многолетних температур и месячных сумм осадков. В качестве оптимального диапазона можно принять амплитуду многолетних отклонений от средних значений (из климатических справочников). Данные ниже этого диапазона можно считать пессимальными, а выше – экстремальными. Ранжировать среднемесячные температуры проще, чем среднемесячные суммы осадков. Еще сложнее совместить карты температур и осадков в единый гидротермический показатель. Но в этом направлении надо работать для объективной оценки состояния и прогноза изменений экосистем при изменениях климата и антропогенной нагрузки.

Лекция 9. Перманентная адаптация экосистем к меняющимся факторам среды

Экосистема - внутренне согласованная симбиотическая ассоциация автотрофной, гетеротрофной и сапротрофной биоты, функционирующая автономно, благодаря обмену симбионтов отходами жизнедеятельности. Внутренняя согласованность видового разнообразия биоты в экосистеме поддерживается адаптацией биоты к конкретному диапазону факторов среды. Однако условия среды постоянно изменяются в суточном, годовом и многолетнем циклах вследствие солнечно-земных взаимодействий. Поэтому каждая экосистема вынуждена реагировать на все колебания всех факторов среды. В отличие от организма, который в ответ на внешние воздействия меняет режим функционирования, экосистема – меняет структуру, сохраняя режим функционирования. Измененная под влиянием внешних воздействий структура экосистемы, в свою очередь, меняет режим ее функционирования. При изменении климата экосистема приобретает новый облик и новый режим функционирования, соответствующий новым условиям среды. Происходит метаморфоз экосистемы – переход ее в другой таксон классификации.

В механизме метаморфоза можно выделить несколько фаз, последовательно сменяющих друг друга:

1. флуктуации - периодические смены режима функционирования экосистемы под влиянием колебания факторов среды в суточном, годовом и многолетнем циклах;
2. отклонение оптимального режима функционирования в зону пессимального или экстремального;
3. стабилизация нового режима функционирования в новом диапазоне факторов среды – адаптация биоты к новому диапазону ГТП;
4. формирование видового состава биоты, адаптированного к новому диапазону факторов как к оптимальному;

5. адаптированные флуктуации режима функционирования экосистемы в новом оптимальном диапазоне ГТП.

Пространственная дискретность почвенно-растительного (экосистемного) покрова строго зависит от дискретности ГТП. Видовой состав биоты распределяется в пространстве по градиенту комфортности для биоты сочетаний тепла и влаги. Видовой состав сохраняет стабильность в стабильном диапазоне ГТП. Выход условий за пределы этого диапазона сопровождается метаморфозами экосистем.

Отклонение условий от оптимального диапазона меняет режим функционирования существующей биоты: он либо ускоряется (экстремум), либо замедляется (пессимум), что создает дискомфорт для одних видов и стимул для других. В результате дискомфорта условий отдельные виды теряют конкурентоспособность и вытесняются из состава экосистемы видами, более приспособленными к новым условиям.

При изменении условий в экосистеме сначала происходит простая перегруппировка видов. Потом расширенную экологическую нишу нового оптимального диапазона заполняют виды из других соседних экосистем с близкими характеристиками ГТП. В результате таких перемещений происходит метаморфоз экосистемы, переход ее в новое качество, т.е. в новый таксон классификации. Этот процесс идет постоянно, он никогда не прекращается, поскольку никогда не прекращаются колебания значений ГТП. Но не все колебания ГТП сопровождаются метаморфозами экосистем, чаще всего происходят флуктуации – количественные изменения в пределах диагностических признаков данного таксона (изменение величины биомассы).

Поэтому так трудно установить жесткую классификацию экосистем, они всегда находятся в режиме перманентной адаптации. Исследователь фиксирует на картах ситуацию в определенный момент времени. Повторное картографирование через 20-30 лет отразит несколько иную картину в результате смены фаз развития экосистем. Но разница обычно объясняется различием методов картографирования и опыта картографа.

Для объективной оценки ситуации необходимо определить фазовое состояние экосистем и соотнести его с общим спектром возможных состояний в данном диапазоне ГТП. Внутри каждого типа экосистем можно найти признаки отдельных стадий сукцессии и учитывать их в качестве подтиповых, родовых, видовых признаков. Такой подход позволит прогнозировать динамику экосистем в данном ареале и точнее определить время для повторного картографирования.

Основные типы экосистем для анализа соотношений их параметров с диапазонами ГТП.

1. Темнохвойная тайга на подзолах.
2. Хвойно-широколиственный лес на дерново-подзолистых почвах.
3. Дубравы лесостепи на серых лесных почвах.
4. Мезофильные степи на типичных черноземах.
5. Сухие степи на каштановых почвах.

Характеристики ГТП: а) среднегодовой диапазон температуры почвы, б) среднегодовой диапазон влажности почвы, в) среднегодовой гидротермический диапазон почвы (интегральный показатель).

Параметры диагностики экосистем.

1. Величина экомассы (сумма ее компонентов: биомассы и некромассы).
2. Состав экомассы – соотношение ее компонентов: БМ/НМ.
3. Время обновления экомассы и ее компонентов: биомассы и некромассы.

Ниже приведено схематическое описание принципа перехода флуктуаций экосистем в метаморфозы.

В реальной экосистеме всегда присутствуют виды, по-разному адаптированные к конкретному диапазону условий среды (от-до), которые можно условно назвать: оптимисты, пессимисты и экстремисты. Оптимисты – виды, для которых данные условия оптимальны, они нормально развиваются, благополучно проходят все стадии онтогенеза и воспроизводят здоровое потомство. Пессимисты – пришельцы из более комфортных условий, в данных условиях они вынуждены функционировать в пессимальном (замедленном)

режиме, при котором не всегда могут пройти все стадии онтогенеза. Это снижает их конкурентоспособность и вытесняет из состава биоты. Экстремисты – это виды, которые пришли сюда из менее комфортных условий и вынуждены функционировать в экстремальном режиме на пределе физиологических возможностей. Высокая активность быстро истощает ресурсы их жизнеобеспечения, ослабляет иммунитет и вытесняет из состава биоты. Соотношение этих групп биоты в каждой экосистеме разное и оно постоянно меняется в зависимости от сочетания факторов среды в данный период времени. Конкурентным преимуществом всегда пользуются виды, функционирующие в оптимальном режиме.

Благодаря способности экосистемы в ответ на внешние воздействия изменять структуру и видовой состав, ей удается сохранять стабильный режим функционирования, который позволяет ей переносить без существенных потерь различные колебания внешних условий. Экосистема постоянно находится в состоянии перманентной адаптации к непрерывно меняющимся условиям среды. Происходит это следующим образом.

В любом диапазоне ГТП нормальная биота экосистемы состоит из четырех основных групп видов: эврибионтов (20%), видов, для которых данные условия оптимальны (60%), видов, для которых эти условия пессимальны (10%) и виды, для которых они экстремальны (10%). При улучшении условий среды соотношение этих групп типов биоты в экосистеме изменится следующим образом: эврибионты сохраняя свои 20%, оптимальные виды окажутся в экстремальных условиях, виды, бывшие в экстремальных условиях окажутся в оптимальных. А виды, бывшие в пессимальных условиях выпадут из экосистемы. Перегруппировка видов, изменение их соотношения в экосистеме изменит режим функционирования экосистемы и его результативность, то есть величину экомассы. В результате метаморфоза экосистема перейдет в другой таксон классификации.

При ухудшении условий произойдут обратные изменения: Виды, для которых данные условия были пессимальными окажутся в условиях

оптимальных, виды, бывшие в оптимальных условиях окажутся в пессимальных, а виды, бывшие в экстремальных условиях выпадут из экосистемы. Стабилизация новых условий заставит биоту полностью к ним адаптироваться. Спустя некоторое время, необходимое для перестройки структуры, состав биоты новой экосистемы восстановит прежние соотношения: эврибионты- 20%, оптимальные виды - 60%, пессимальные - 10%, экстремальные - 10%. Но это соотношение будет представлено другой биотой, в составе другой экосистемы, функционирующей в другом диапазоне факторов среды.

В стабильных условиях среды всегда лидируют виды, для которых данные условия оптимальны, а в переходные периоды (потепление или похолодание климата) они временно уступают лидерство пессимальным или экстремальным, в зависимости от направленности изменений. Поскольку эти переходы совершаются в течение длительного времени (сотни лет), их трудно заметить. Исследователи обычно констатируют увеличение или уменьшение биоразнообразия в данной экосистеме. А природа умеет гармонично вписывать функцию экосистем в любые сочетания факторов среды. Нам следует научиться использовать ее умение перманентной адаптации, чтобы вписать хозяйственную деятельность человека в глобальный цикл метаболизма биосферы и обеспечить благоприятный для человека выход из глобального экологического кризиса.

Экосистема адаптируется и к локальным изменениям факторов среды, например, к подъему уровня грунтовых вод, пресных или соленых. Незначительное подтопление сопровождается образованием локальных очагов луговых почв и мезофильных фитоценозов - интразональных экосистем. Интенсивное подтопление сопровождается заболачиванием территории. Если же грунтовые воды окажутся солеными, то на дневной поверхности образуются солонцы, солончаки, соленые озера. Такие изменения принято называть аazonальными за их резкое отличие от зональных экосистем.

Причиной аazonальных изменений могут быть и температурные аномалии, изменяющие природный ландшафт. Известный феномен «Окская флора» - степные ассоциации в таежной зоне образовался в локальных очагах температурных аномалий на отдельных участках Окской поймы. Эти очаги сформировались в результате сочетания нескольких природных факторов: общий южный склон каскада речных террас, обширные междюнные западины «Долы», высокая стена соснового леса, защищающая «Долы» от северных ветров, песчаные почвы с низкой влагоемкостью. Эта совокупность условий создала локальную экологическую нишу, благоприятную для биоты степной зоны.

Феномен заключается в непривычном нахождении типичных степных ассоциаций в окружении лесных экосистем далеко (400 км) за пределами основного ареала. Однако В.И.Волковинцер (Волковинцер, 1978) описал каштановые почвы под ковыльно-типчачовыми степями на южных склонах Памира, Алтая, Алдана, Колымы, Чукотки. Природа осваивает те участки земной поверхности, где сложились благоприятные для нее условия среды. Гидротермические поля (ГТП) ограничивают природные зоны, а местные аномалии, вызванные разными локальными факторами, создают пятнистость ландшафта.

Изложенное выше позволяет говорить о Законе перманентной адаптации экосистем к постоянным изменениям условий среды, существо которого заключается в следующем. Стабильность гомеостаза экосистемы поддерживается определенной скоростью ее метаболизма, соответствующей среднесноголетнему диапазону условий среды, в пределах которого происходят количественные изменения без смены диагностических признаков - флуктуации. Смещение гидротермических условий в другой диапазон меняет режим функционирования биоты и вынуждает ее изменять видовой состав на более адекватный новым условиям. Метаморфоз экосистемы меняет ее таксономическое положение и уровень гомеостаза на адекватный новым

условиям. Процесс адаптации происходит постоянно вслед за изменениями условий среды в суточном, годовом и многолетнем циклах.

С какой скоростью происходят эти изменения, еще предстоит выяснить. Время, необходимое для метаморфоза экосистем должно быть соизмеримо с длительностью восстановительных сукцессий (100-300 лет). Сначала отклонение ГТП от средних многолетних значений переключает оптимальный режим функционирования экосистемы на пессимальный или экстремальный. Вслед за этим происходит смена видового состава биоты на более адекватный новым условиям. В результате метаморфоза экосистема приобретает новые диагностические признаки, переходит в новый таксон классификации и начинает функционировать в оптимальном режиме, адекватном новым условиям. Если же время отклонения ГТП от оптимального диапазона окажется меньше жизненного цикла экосистемы, произойдут флуктуации – компенсирующие колебания свойств без изменения таксономического положения.

Закон перманентной адаптации имеет ряд преимуществ перед законом природной зональности, который просто констатирует совпадения отдельных параметров экосистем с определенными координатами пространства (широта, высота над уровнем моря, удаленность от океанского побережья, рельеф). Механизм функционирования экосистем при разных сочетаниях факторов среды позволяет определить причины происходящих изменений и прогнозировать их в будущем при разных сценариях изменений климата и антропогенной нагрузки. Можно формализовать этот закон в виде математической модели, пригодной для решения практических задач с учетом пестроты экологического ландшафта.

Лекция 10. Изменчивость экосистем в пространстве и во времени

Структура и функция экосистем тесно связаны динамическим равновесием с факторами среды, которые изменяются в соответствии с солнечно-земными взаимодействиями как в пространстве - по градиенту комфортности для биоты от экватора к полюсам, так и во времени - в суточном, годовом и многолетнем циклах.

Амплитуда колебаний сочетания факторов среды в разных диапазонах ГТП отличается значительно. Это создает различные условия для адаптации биоты к каждому диапазону гидротермических условий и является главной причиной дискретности континуума почвенно-растительного покрова на земной поверхности.

Регулярные флуктуации факторов среды в пределах каждого диапазона служат основой устойчивости зональных экосистем, стабильности их диагностических признаков.

Статичность и динамичность природных экосистем представляют собой две ипостаси их состояния. Благодаря статичности - устойчивости во времени структурных элементов, можно идентифицировать и классифицировать экосистемы, отличать одну экосистему от другой. Динамические свойства служат признаками проявления динамики жизненных функций экосистемы во времени. На уровне организма это положение общеизвестно, оно лежит в основе биологической науки. При этом, статические (морфологические) признаки являются объектом изучения анатомии (растений, животных, микроорганизмов), а динамические процессы и свойства являются объектом изучения их физиологии. Методы исследований анатомии и физиологии принципиально различны. Анатомия оперирует метрическими мерами, которые характеризуют размер, форму (габитус), массу организмов и их органов. Физиология использует динамические признаки, которые отражают скорость и ритмику жизненных процессов, их интенсивность и продолжительность.

Достижения анатомии используются в систематике, классификации и диагностике биологических объектов. Физиологические исследования являются информационной базой научной медицины, ветеринарии, фитопатологии, растениеводства и животноводства. Стимулом развития физиологии как актуальной области знаний стала востребованность практикой результатов ее исследований. Поэтому на уровне организма физиология изучена не хуже, чем ее анатомия (морфология). На уровне биологических сообществ – биоценозов, экосистем, биосферы пока преобладает анатомия, морфология, структура. Изменчивость природных систем в пространстве нашла отражение в законе природной зональности, а о законах изменчивости во времени практически ничего не известно. Вполне возможно, что этот диссонанс объясняется разной степенью востребованности со стороны практики.

Физическая география, биогеография, геоботаника, почвоведение, ландшафтоведение до сих пор заняты в основном инвентаризацией природных ресурсов с помощью картографирования. Благодаря картографии накоплен обширный фактический материал, достаточный для научного обобщения, формулирования закона природной зональности и его производных: закон широтной зональности, закон высотной поясности, закон фациальности, закон аналогичных почвенных рядов. Эти законы общеизвестны и широко применяются в науке и практике.

Изменчивость экосистем во времени изучена гораздо слабее. Малочисленные и короткопериодные полевые стационары, изучавшие динамику продуктивности экосистем на фоне динамики климатических показателей, позволили сформулировать эмпирические закономерности сезонной динамики экосистем, филогенеза, сукцессий фитоценозов. Главный закон изменчивости экосистем во времени, адекватный по масштабу закону природной зональности, до сих пор не сформулирован. В нем нет острой необходимости.

Однако резкое обострение проблем охраны окружающей среды, рационального природопользования и экологической безопасности поставило

перед наукой новую актуальную задачу - разработку теории, методологии и технологии управления качеством среды обитания и ресурсами жизнеобеспечения человека как биологического вида. Для ее решения придется сменить научные приоритеты, совершить переход от инвентаризации природных ресурсов к проблеме управления качеством среды обитания человека путем рационального природопользования (Керженцев, 2012). Для современной экологии это равнозначно переходу от анатомии к физиологии, который совершила биология в далеком прошлом.

Пока наука не располагает достаточным фактическим материалом, необходимым для формулировки законов изменчивости экосистем во времени. Нет общепринятой унифицированной методологии и материально-технической базы для проведения натурных и дистанционных измерений динамических параметров экосистем и получения статистически достоверного материала, пригодного для широкого обобщения. Нет общепризнанной и четко сформулированной теории функционирования экосистем, несмотря на обилие данных о динамике отдельных параметров (Горшков, 1995; Керженцев, 2010).

Поэтому необходимость ускоренного изучения законов изменчивости экосистем во времени очевидна. Изучать необходимо «метаболизм экосистем», который аналогичен по смыслу «физиологии экосистем». Но термин «физиология» привязан к уровню организма, а для экосистемы больше подходит термин «метаболизм». Хотя метаболизм – универсальный механизм функционирования всех типов живых систем: клетки, многоклеточного организма, экосистемы, биосферы.

Некоторые современные исследователи, например академик Н.Н.Моисеев (Моисеев, 1990), уподобляют экосистему живому организму. Этим лишь подчеркивается целостность экосистемы как объекта исследования и тесная взаимосвязь ее компонентов. Однако между организмом и экосистемой существует принципиальная разница не только в сопряженности структурных элементов, но и в механизме реагирования на изменения факторов внешней среды. Организм, в ответ на внешние воздействия, изменяет функцию для

сохранения структуры. Следовательно, механизм устойчивости организма базируется на его физиологии. Экосистема, под влиянием внешних воздействий, изменяет структуру, ради сохранения функции. Поэтому механизм устойчивости экосистемы заложен в ее структуре.

В связи с этим "физиология экосистем" или функциональная экология, как научная дисциплина, изучающая метаболизм экосистем, в отличие от «физиологии животных» (растений и микроорганизмов), должна оперировать понятиями "динамичной структуры" и "стабильной функции" экосистем.

Для изучения метаболизма экосистем необходимо абстрагироваться от привычных представлений о структуре и функции, справедливых для уровня организма. Необходимо наполнить привычные понятия новым содержанием, на основе изучения динамических параметров экосистем.

На рис.5 представлена структурно-функциональная схема экосистемы, отражающая механизм функционирования ее трех функциональных блоков и взаимодействие этого механизма с факторами внешней среды. Термины и понятия, процессы и механизмы, отображенные на схеме, известны и популярны в общей и молекулярной биологии применительно к клетке и организму. Мы постарались адаптировать эти знания к уровню экосистемы.

Общеизвестно, что главной функцией всех живых систем (клетка, организм, экосистема, биосфера) является обмен вещества и энергии или метаболизм - процесс обновления и поддержания массы живого вещества путем взаимодействия двух противоположных процессов: анаболизма и катаболизма. Анаболизм осуществляет переход минеральной массы в живую биомассу. Катаболизм превращает отмершую биомассу (некромассу) в минеральные элементы, необходимые фитоценозу для функции анаболизма. На уровне экосистемы, этих двух функций оказалось недостаточно, пришлось добавить функцию некролиза, осуществляющую переход живой биомассы в мертвую некромассу.

Анаболизм представлен сочетанием двух противоположных процессов: фотосинтеза и дыхания. Катаболизм - процессами деструкции (минерализации) и вторичного синтеза почвенного гумуса (гумификации).

Некроболизм осуществляет генетически запрограммированное завершение жизненного цикла всех живых организмов, его аналогом в общей и молекулярной биологии является «апоптоз». Функция некроболизма начинается сразу после вступления организмов в генеративную фазу, когда морфологически сформированный организм может направить часть биосинтатов на формирование новой жизни, а не только на собственное жизнеобеспечение. В процессе старения и отмирания организмов, жизненно важные вещества перемещаются в многолетние ткани, зародыши, плоды, семена. У животных в этой фазе происходит спаривание, рождение потомства, передача ему собственного молока, добытого корма, приобретенных навыков защиты, охоты, обустройства. До вступления в генеративную фазу организмы создают свою морфологическую структуру, которая позволяет им добывать ресурсы в количестве, превышающем собственные потребности, и расходовать эти «излишки» на формирование генеративных органов и возрождение потомства (Керженцев, 2012).

В метаболизме экосистемы некроболизм служит своеобразным буфером, который уравнивает жесткие функции анаболизма и катаболизма при изменениях внешних условий. Некроболизм сочетает в себе процесс отмирания организмов и процесс возрождения потомства путем транслокации полезных для потомства ассимилятов из вегетативных в репродуктивные органы.

Главным показателем структуры функционирующей экосистемы является постоянно обновляемая интегральная масса (экомасса), включающая живую и отмершую биомассу. Кроме того в состав экомассы входит минеральная масса, освобожденная из отмершей биомассы (некромассы), хотя она не имеет материального носителя и при своем появлении преобразуется либо в фитомассу либо в почвенный гумус - запасной фонд экосистемы.

Биомасса состоит из фитомассы, зоомассы и микробиомассы. Некромасса - из опада, подстилки и гумуса. Минеральная масса экосистемы включает газы, соли и коллоиды. Газы и соли поглощаются фитоценозом и пополняют химический состав атмосферы и гидросферы, а коллоиды выводят вещества из биологического круговорота в геологический, образуя кутаны, минеральные конкреции, пополняя массу подпочвенных седиментов (Личков, 1945).

Масса каждого структурного элемента экосистемы величина переменная, она регулярно обновляется за счет метаболизма - синтеза и распада новой биомассы. Скорости синтеза и распада зависят от динамики гидротермических условий. Величина биомассы представляет собой разницу между результативностью функций анаболизма и некроболизма; некротомасса является результатом преобладания результативности некроболизма над результативностью катаболизма. Величина минеральной массы находится в прямой зависимости от соотношения результатов катаболизма и анаболизма.

Метаболизм экосистемы характеризуется емкостью и скоростью. Емкость метаболизма измеряется величиной экомассы, а скорость (интенсивность) - характерным временем ее полного обновления, которое измеряется временем жизни самой устойчивой фракции экомассы. В одних случаях это время жизни растительного вида эдификатора, в других – время жизни самой устойчивой фракции гумуса. Третьей характеристикой экосистемы служит состав экомассы, измеряемый соотношением масс ее компонентов – биомассы, некротомассы, минермассы.

Каждая экосистема характеризуется соотношением трех главных параметров: экомасса, ее состав и время обновления. Они всегда находятся в динамическом состоянии стационарного режима метаболизма экосистемы, который контролируется динамикой факторов среды. Степень замкнутости метаболизма современных экосистем достигла 90-99% экомассы (Марчук, Кондратьев, 1992).

Факторы внешней среды регулируют метаболизм экосистемы и управляют изменчивостью ее структуры в пространстве и во времени.

Многообразие факторов можно объединить в три группы: естественные, антропогенные и смешанные. К естественным факторам относятся: свет, тепло и влага. Роль множества антропогенных факторов сводится к изъятию, привносу и трансформации экомассы. К смешанным факторам относятся: искусственное изменение света, тепла и увлажнения, а также естественное изъятие, привнос и трансформация экомассы и ее компонентов в результате экстремальных явлений (пожары, оползни, сели, наводнения и пр.).

Воздействия естественных, антропогенных и смешанных факторов имеют принципиально разные последствия для экосистем. Естественные факторы оказывают прямое воздействие на функцию метаболизма путем ее ускорения или замедления. Антропогенные факторы воздействуют непосредственно на экомассу и ее структурные элементы, изменяя их величину и состав.

Иногда естественные процессы оказывают прямое воздействие на массу экосистемы: пожары, инвазии энтомофитов, наводнения, обвалы, оползни и другие стихийные бедствия. Некоторые антропогенные факторы оказывают прямое воздействие на процессы функционирования экосистем: распашка земель, удобрение, орошение, осушение, мульчирование и другие меры, стимулирующие метаболизм экосистем.

Естественные факторы поддерживают стабильность структуры экосистем. Они могут изменить ее только в случае долговременной смены, способной изменить режим функционирования экосистемы. Новая структура позволяет экосистеме оптимально функционировать в изменившихся условиях среды.

Антропогенные факторы способны резко изменить структуру экосистемы, поскольку оказывают прямое воздействие на величину и состав экомассы. Воздействия на экосистемы антропогенных факторов сравнимы с природными катастрофами.

Смешанные факторы могут оказывать прямое влияние на функции и на структуру экосистемы. Типичным примером может служить культура

закрытого грунта, где искусственно регулируется не только свет, тепло, влага, но и масса почвы и состав элементов минерального питания.

Примером противоположного плана является уничтожение фитомассы в результате инвазии саранчи или сибирского шелкопряда, которые сопровождаются сменой микроклимата и скорости метаболизма экосистемы.

Изучение метаболизма экосистем и его реакций на внешние воздействия позволяет сформулировать теорию управления функциями природных экосистем, которую можно использовать для управления метаболизмом аграрных и урбанизированных экосистем. С помощью такой теории станет возможным решение сложных экологических проблем на уровне инженерных задач, прогнозирование ближайших и отдаленных последствий управленческих решений в области природопользования.

Однако для этого нужна принципиально новая экспериментальная база, основанная на математическом и физическом моделировании механизма функционирования экосистем, применения методов дистанционного измерения параметров экосистем для контроля результатов математического моделирования. Полевые стационарные исследования и эксперименты требуют длительного времени, больших материальных затрат. Кроме того, они связаны с большим риском экологических нарушений. Поэтому более предпочтительными являются методы математического и физического моделирования функций экосистем с последующим выборочным контролем результатов моделирования в природных условиях. Они позволяют исследовать сложные закономерности с большими характерными временами и переносить полученные результаты на реальные процессы.

Главным критерием изменчивости и устойчивости экосистем является совокупность диагностических признаков, определяющая их принадлежность к определенному таксону классификации. Изменчивость экосистем в пространстве оценивается по трем категориям: география, топография, пестрота. Топография – это реальное отображение экосистем, почвенного и растительного покрова на карте любого масштаба. Пестрота –

внутриконтурные изменения покрова, не нашедшие отражения на карте вследствие малых размеров контуров. География – закономерные изменения таксонов классификации по градиентам факторов среды.

Изменчивость во времени также оценивается по трем категориям: флуктуации, метаморфозы, эволюции. Флуктуации – изменения параметров экосистем и их компонентов в пределах диагностического диапазона данного таксона классификации. Метаморфозы – обратимые изменения параметров экосистем связанные с переходом из одного таксона в другой. Эволюции – необратимые изменения параметров экосистем, связанные с образованием новых таксонов классификации.

Флуктуации экосистем можно считать их устойчивостью, поскольку они означают изменчивость в пределах диагностического диапазона. Экосистема изменяет экомассу и ее состав, но сохраняет признаки прежнего таксона классификации. Амплитуда флуктуаций может служить показателем потенциала устойчивости экосистем к внешним воздействиям. За пределами этой амплитуды начинаются метаморфозы.

Метаморфозы экосистем означают их переход в другое качественное состояние, т.е. в другой таксон классификации. Это происходит при долговременном одностороннем отклонении факторов среды от среднегодового (оптимального) диапазона. Новые условия вынуждают биоту экосистемы переключаться с оптимального режима функционирования на пессимальный или экстремальный и адаптировать структуру к новому диапазону условий среды, чтобы и в новых условиях стало возможным функционировать в оптимальном режиме. Экосистема меняет видовой состав на адекватный новым условиям.

Эволюция представляет собой процесс формирования новых таксонов классификации в масштабах геологического времени. Закон изменчивости экосистем во времени, который должен быть по значимости равным закону природной зональности, пока не сформулирован, его предстоит

сформулировать на основе массовых измерений динамических параметров экосистем, функционирующих в разных регионах биосферы.

Современные классификации природных экосистем оперируют устойчивыми во времени физиономическими параметрами, которые позволяют объективно оценивать их изменчивость в пространстве методом картографирования. Для оценки изменчивости во времени статичные параметры не пригодны. Здесь нужны динамические показатели, информативные во времени, способные фиксировать количественные изменения функций экосистем в суточном, сезонном, годовом и многолетнем циклах.

Жизненный цикл организма представлен чередованием стадий онтогенеза. Жизненный цикл экосистемы представлен чередованием стадий восстановительной сукцессии. Для того, чтобы под влиянием факторов среды фенотип превратился в генотип, т.е. образовался новый вид, необходимо, чтобы новые условия среды продолжались в течение нескольких циклов онтогенеза, чтобы каждая его стадия проходила под влиянием новых условий.

Для того, чтобы на очередной стадии климакса появилась новая экосистема, необходимо, чтобы новые условия продолжались в течение как минимум двух жизненных циклов экосистемы, т.е. двух периодов восстановительной сукцессии от климакса до климакса, чтобы каждая стадия сукцессии этих двух циклов проходила в новых условиях. Если новые условия продержатся в течение нескольких стадий сукцессии, произойдут флуктуации, если в течение более одного полного цикла сукцессии – метаморфозы. Новый тип экосистемы может появиться в результате долговременного отклонения условий от оптимального диапазона на протяжении нескольких циклов сукцессии. На каждой стадии сукцессии происходит коррекция структуры экосистемы в сторону адаптации к новым условиям среды. По завершении сукцессионного цикла стадия климакса будет соответствовать новым условиям среды и экосистема продолжит функционирование в оптимальном режиме, адаптированном к изменившимся условиям.

Кратковременные экстремальные воздействия разных факторов компенсируются в ходе флуктуаций экосистем, каждая очередная стадия сукцессии сглаживает последствия негативных воздействий и восстанавливает нарушенные функции метаболизма.

Закон природной зональности и его производные: законы широтной и высотной зональности, закон фациальности, закон аналогичных почвенных рядов – результат эмпирических обобщений, отражающих наблюдаемые совпадения пространственной мозаики почвенно-растительного покрова с отдельными факторами среды (широта, высота, континентальность, рельеф). Есть основания полагать, что основой природной зональности является единый Закон перманентной адаптации метаболизма экосистем к регулярным изменениям условий среды. Это позволит формализовать закон природной зональности в виде имитационной модели, пригодной для решения практических задач.

Лекция 11. Метаморфозы экосистем в пространстве и во времени

Изменчивость экосистем проявляется в пространстве и во времени. Как сказано выше, изменчивость в пространстве принято оценивать по трем категориям: география, топография, пестрота. Изменчивость во времени оценивается по трем другим категориям: флуктуации, метаморфозы, эволюции. Те и другие показатели качественные, они не имеют количественных параметров и критериев оценки.

Категории изменчивости экосистем в пространстве различаются по диагностическим признакам классификации следующим образом. Отображение на карте конкретного масштаба (любого) картины экосистемного покрова называется топографией. Внутриконтурная изменчивость экосистем, не получившая отражение на карте данного масштаба вследствие незначительных размеров контуров определяется как пестрота. География экосистем означает закономерное их распределение в пространстве по градиентам факторов среды.

Категории изменчивости экосистем во времени оцениваются также по изменению диагностических признаков классификации в течение времени функционирования при изменениях факторов среды. Флуктуации экосистем отражают изменчивость их параметров в рамках диагностического диапазона данного таксона. Метаморфозы – означают потерю прежних и приобретение новых диагностических признаков, связанных с переходом экосистемы в другой таксон классификации. Флуктуации и метаморфозы экосистем явления обратимые. В отличие от них эволюционные изменения необратимы. Они возникают в процессе долговременных периодов функционирования в ходе перманентной адаптации экосистем к колебаниям условий среды, связанных с появлением новых видов и образованием новых диагностических признаков, позволяющих выделить новый таксон классификации.

Отсутствие количественных критериев оценки изменчивости экосистем затрудняет использование количественных методов моделирования и прогнозирования поведения экосистем при различных естественных и

антропогенных воздействия. Не лучшим образом влияет на объективность экспертных оценок разобщенность областей знания, имеющих общие корни. Примером может служить тройка близких по значению терминов, используемых по-разному в разных научных дисциплинах: круговорот веществ, обмен веществ, метаболизм.

Круговорот веществ – многократно повторяющиеся процессы превращения и перемещения веществ в природе, имеющие более или менее циклический характер. Общий круговорот веществ складывается из отдельных процессов (круговорот воды, азота, углерода и других химических элементов), которые не являются полностью обратимыми, т.к. происходит рассеяние вещества, его изъятие, захоронение, изменение состава и т.п. Различают биологический, биогеохимический, геологический круговорот, а также круговорот отдельных элементов и воды. (Снакин, 2008, с.355).

Обмен веществ – совокупность всех химических изменений и всех видов превращения веществ и энергии в организмах, обеспечивающих развитие, жизнедеятельность и самовоспроизведение организмов, их связь с окружающей средой и адаптацию к изменениям внешних условий. Основу обмена веществ составляют взаимосвязанные процессы анаболизма и катаболизма, направленные на непрерывное обновление живого материала и обеспечение его необходимой энергией. (Советский энциклопедический словарь, Изд. 3-е., 1985).

Метаболизм – (от греч. *Metabole* – перемена, превращение) – диалектический процесс, охватывающий усвоение пищевых веществ и построение из них тела организма (анаболизм) и распад в нем (катаболизм). (Реймерс, 1988. 319 с.).

В научной литературе эти термины часто встречаются по разному поводу, хотя они обозначают, по существу, одно природное явление – фазовое превращение вещества в процессе жизнедеятельности живых систем. Например, *круговорот веществ* указывает на глобальный масштаб цикличности этого процесса и применяется чаще в лексиконе геологов,

геохимиков, географов, почвоведов. *Обмен веществ* подчеркивает их перемещение между разными органами живого организма и применяется в биологии и медицине. *Метаболизм*, обозначает механизм этого явления как взаимодействие двух противоположных процессов: анаболизма и катаболизма и популярен в молекулярной биологии и биологии клетки. Не всегда строгое применение этих терминов в разных областях знания заставляет читателей и слушателей обращаться к специальным словарям за разъяснением содержания каждого термина.

Наибольшей универсальностью и информативностью обладает термин «метаболизм», который объясняет не только цикличность круговорота веществ на разных уровнях организации живых систем, но и механизм этого процесса в локальном, региональном и глобальном масштабах. А различие в масштабах явления можно отразить дополнениями: метаболизм клетки, организма, экосистемы, биосферы.

Во всех случаях этот процесс представляет собой единство противоположностей - синтеза и распада живого вещества на разных уровнях организации жизни. При этом, для описания метаболизма клетки и организма биологам вполне достаточно двух метаболических функций: анаболизма и катаболизма. А экологам для описания метаболизма экосистем и биосферы потребовалась третья функция – некроболизм, которая, во-первых, служит своеобразным буфером между жесткими функциями анаболизма и катаболизма, а во-вторых, определяет место в цикле метаболизме, где зарождается новая жизнь.

Функция некроболизма стартует вместе с генеративной стадией онтогенеза. Она начинается после полного формирования морфологической структуры организма, когда организм обретает способность добывать максимум ресурсов жизнеобеспечения. К этому моменту животное достигает половозрелого возраста, а растение накапливает определенную фитомассу. Образовавшийся потенциальный излишек ресурсов организм использует для воспроизводства потомства. Растение формирует споры, цветы, плоды, семена,

а животное начинает брачные игры, рождение и воспитание потомства. Иными словами, первую половину жизни организм строит самого себя, а вторую половину жизни на фоне затухания жизненной активности и уменьшения потребностей он посвящает воспроизводству себе подобных.

Растение в генеративной фазе формирует зародыш будущего организма с генетической программой его воспроизводства и минимальным запасом энергии в форме эндосперма, необходимого для достижения проростком солнечного света. Животное вынашивает будущего потомка, производит его на свет, кормит, охраняет, воспитывает, обучает навыкам защиты, добывания и запасаения пищи.

Каждая из трех функций метаболизма представляют собой взаимодействие двух противоположных процессов: анаболизм – это фотосинтез и дыхание, поскольку часть синтезированной фитомассы организм расходует на собственную жизнедеятельность и возвращает отходы в минеральную массу; некроболизм – это некроз и возрождение, поскольку увядающая и отмирающая особь возвращает в биомассу зародыши будущих потомков; катаболизм – это минерализация и гумификация, поскольку часть минеральных элементов, освобожденных при минерализации некромассы остается не востребованной фитоценозом. Эти свободные элементы взаимодействуют с органическими радикалами разлагающейся некромассы и образуют почвенный гумус – стратегический запас экосистемы, который возвращается в некромассу как более устойчивая фракция.

Различные минеральные элементы, связанные разными фракциями гумуса, высвобождаются по запросу фитоценоза. Каждое растение, испытывающее дефицит определенных элементов минерального питания (ЭМП), впрыскивает в почву свои корневые выделения, которые провоцируют размножение определенной группы почвенной микрофлоры. Резко возросшая численность микрофлоры очень быстро усваивает массу корневых выделений, а потом, для продолжения жизни, вынуждена использовать доступные ей фракции гумуса, высвобождая недостающие растениям ЭМП. Так работает

механизм саморегуляции метаболизма экосистемы, который позволяет ей постоянно адаптироваться к изменениям факторов среды в суточном, годовом и многолетнем циклах.

Благодаря механизму саморегуляции, экосистема функционирует в стационарном режиме перманентной адаптации к изменениям факторов среды и постоянно поддерживает динамическое равновесие метаболизма экосистемы с конкретным диапазоном факторов среды, то есть состояние гомеостаза. Серьезным недостатком удачного термина «гомеостаз», обозначающего устойчивое динамическое состояние живых систем, является его безразмерность, он не имеет количественных параметров и критериев оценки.

Изучение механизма функционирования экосистемы – ее метаболизма позволило найти возможность превращения термина «гомеостаз» в количественный показатель. Метаболизм экосистем характеризуется емкостью и скоростью процесса. Устойчивость емкости метаболизма экосистемы обусловлена согласованностью функций анаболизма, некробиоза и катаболизма, благодаря адаптации автотрофной, сапротрофной и гетеротрофной биоты, объединившейся в экосистему, адаптированную к конкретному диапазону факторов среды.

Стабильность данного диапазона факторов среды на данной территории сохраняет величину общей массы экосистемы – экомассы, которая на протяжении периода оптимальных условий практически не изменяется (табл. 6). Отклонение факторов среды от оптимального диапазона в сторону пессимального или экстремального диапазона приводит к изменению режима функционирования экосистемы с последующим изменением структуры ее функциональных блоков (биомассы, некромассы и минермассы). В итоге происходит изменение состава и величины экомассы, которая снова становится неизменной при стабильном состоянии нового диапазона условий среды. Поэтому можно использовать величину экомассы для количественной оценки уровня гомеостаза экосистемы, который меняется при изменении диапазона факторов среды.

Экомасса экосистем, а следовательно и уровень гомеостаза изменяются в пространстве и во времени (Табл.7). Изменчивость во времени проявляется в ходе восстановительных сукцессий, а также при изменениях климата и антропогенной нагрузки. Изменчивость в пространстве определяется законом природной зональности, который на этой основе так же можно выразить в количественных величинах.

Таблица 6

Экомасса типичных экосистем Европейской территории России (ЕТР)

Экосистема	Фитомасса, т/га	Некромасса, т/га			Экомасса
		опад	подстилка	гумус	
Лесотундра на глее-подзолах	59,7	5,1	27,7	59,2	151,7
Северная тайга на сильноподзолистых суглин.	150	6,2	28,5	84,9	269,6
Средняя тайга на дерново-подзолистых супесчаных	300	10,8	26,9	156,6	494,3
Южная тайга на серых сугл.	350	12,7	20,8	248,6	632,1
Лесостепь на темно-серых суглинистых	400	16,8	17,4	321,4	755,6
Луговая степь на черн. выщ.	25	15	5,3	720,0	765,3
Наст. степь на черн. тип. мощных тяж. сугл.	20	12,7	5,0	763,1	800,8
Сухая степь на темно-кашт. тяж. суглинистых	13	12,1	4,7	179,0	208,8
Полупустыня на св. кашт. тяж. сугл.	4,2	3,4	3,8	62	73,4
Тропический лес на красно-желтой ферраллитной почве	520	26,5	0,6	230,1	777,2

Таблица 7

Запас экомассы и уровень гомеостаза (ГМС) природных экосистем

№	Природная зона	Биомасса, т/га	Некромасса, т/га	Экомасса, т/га	Площадь, млн.га	ГМС зоны, Гт
1	Гилеи	500	250	760	1991,9	1513.84
2	Широколиственные и жестколиств. леса	350	270	620	523.9	324.82
3	Тайга и субтайга	300	200	500	1263,4	631.70
4	Степи, лесостепи, саванны	25	740	765	3429,0	2623.18
5	Тундры и лесотундры	60	70	130	453,4	58.94
6	Холожные и жаркие пустыни	4	70	74	5057,0	374.22
	Всего				12718,6	5526.70

Максимальной экомассой (500 т/га) обладают дождевые тропические леса (Гилеи), минимальной (4 т/га) – холодные и жаркие пустыни. Максимальная некромасса (740 т/га) характерна для степных экосистем, минимальная (70 т/га) для тундр и пустынь. Экомасса степных экосистем и тропических лесов примерно одинакова (765 и 760 т/га), а экомасса пустынь на порядок ниже (74 т/га). Однако площади пустынь оказались максимальными (5057 млн.га), а площади широколиственных лесов и тундр – минимальными (523,9 и 453,4 млн. га). В итоге уровни гомеостаза экосистем распределились по природным зонам в следующем порядке уменьшения: Степи – 2623,18 Гт, гилеи – 1513, 84 Гт, тайга – 631,70 Гт, пустыни – 374,22 Гт, широколиственные леса – 324,82 Гт, тундры и лесотундры – 58,94 Гт.

Лекция 12. Эволюция экосистем и управляемая эволюция биосферы в ноосферу как разумный выход из глобального экологического кризиса

Наибольшей популярностью в научной литературе пользуется классическое определение термина «Эволюция»: **БИОЛОГИЧЕСКАЯ эволюция - необратимое и, в известной степени, направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом** (Яблоков, Юсуфов, 2006).

Данное определение представляет собой набор эмпирических наблюдений. Оно не объясняет мотивации, стимулов, механизмов формирования адаптаций, изменения генетического состава популяций, образования и вымирания видов, преобразования биогеоценозов и биосферы в целом, вектора необратимой направленности исторического развития живой природы. На самом деле эволюции свойственны и мотивация, и стимулы, и механизмы формирования адаптаций, преобразования экосистем и биосферы в целом, и выбора векторов развития живой природы.

Мотивация – совершенствование жизненных форм (структуры) для повышения эффективности метаболизма (функции) живых систем: клетки, многоклеточных организмов, экосистем, биосферы.

Стимулы – экспансия жизни на всех уровнях развития.

Механизмы перманентной адаптации живых систем к факторам внешней среды – специализация и кооперация живых систем в форме алломорфозов и ароморфозов жизненных форм при расширении жизненного ареала по градиенту дискомфорта экологических ниш.

На основе изучения механизма функционирования природных экосистем нам удалось сформулировать более содержательный термин:

ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ – непрерывный процесс повышения эффективности их метаболизма в конкретном диапазоне факторов среды

путем перестройки структуры (жизненных форм). Эволюционные изменения экосистем – это постоянная настройка их структуры на эффективное использование ресурсов в конкретном диапазоне факторов среды путем перманентной адаптации экосистем к изменениям факторов среды в суточном, годовом и многолетнем циклах.

Общий принцип эволюционных изменений живых систем заключается в последовательной смене уровней специализации и кооперации биоты по отношению к использованию пищевых ресурсов. Прокариоты образовали гигантское множество узко специализированных особей, использующих разные минеральные ресурсы. Потом они скооперировались в эукариотную клетку с универсальным почти замкнутым циклом метаболизма. Эукариотные клетки специализировались по использованию пищевых ресурсов как минеральных, так и органических. Потом они объединились в многоклеточный организм с системой органов, обеспечивающих регулирование общего процесса метаболизма. Организмы создали биологические царства, специализированные по способу добычи пищевых ресурсов на продуценты, консументы и редуценты. Потом эти царства объединились в симбиотическую ассоциацию – экосистему, объединенную общим циклом метаболизма с максимальной замкнутостью круговорота веществ на основе обмена симбионтов отходами жизнедеятельности.

Экосистемы создали множество природных зон, специализированных на основе использования разных диапазонов факторов среды (гидротермических условий). Потом они объединились в биомы с более широким спектром гидротермических диапазонов. Биомы специализировались на основе максимально эффективного использования ресурсов среды. После освоения всего гидротермического поля биоты сформировалась биосфера – экосистема глобального масштаба с общим циклом глобального метаболизма, который стал поддерживать и регулировать гомеостаз и качество среды обитания всей биосферы.

Человек с помощью Разума и Техники нарушил закон, ограничивающий рост численности популяции, резко увеличил численность населения Земли с непомерными потребностями и нарушил гармонию глобального метаболизма. Он стал главной причиной глобального экологического кризиса, угрожающего существованию не только популяции самого человека, но и всех живых существ биосферы.

Для выживания в биосфере Земли люди должны специализироваться по технологиям жизнеобеспечения и согласованному участию в выполнении экологических функций продуцента, консумента и редуцента. Это позволит человеку с помощью Разума, Техники и Технологий гармонично вписать свою деятельность в единый цикл глобального метаболизма с максимальной замкнутостью биологического круговорота – в Ноосферу.

Перенос эволюционных закономерностей природы на социальную сферу проблематичен, но попытаться это сделать можно. Здесь должен быть тот же набор факторов и механизмов, ограничивающих метаболизм как функцию жизнедеятельности человеческого сообщества, его аграрных и урбанизированных экосистем: конкуренция, специализация, кооперация.

Главная угроза жизни популяции человека разумного – глобальный экологический кризис, инициированный человеком – уникальным биологическим видом, сумевшим нарушить закон природы, ограничивающий рост численности популяции. Неограниченный ресурсами рост населения Земли с его запредельными потребностями привел к истощению накопленного в биосфере запаса ресурсов, к накоплению мизбытка отходов и к ухудшению качества среды обитания человека как биологического вида. Наибольшую опасность для существования человека представляет ухудшение качества среды его обитания, которое способно уничтожить всю популяцию, поскольку человек не способен адаптироваться к среде иного качества. Даже незначительные изменения химического состава воздуха, воды и пищи вызывают патологические нарушения в организме человека.

Именно качество среды обитания человека должно стать главным фактором беспокойства общества о состоянии экологической безопасности и проблемы самосохранения, которая завуалирована великими достижениями научно-технического прогресса. Угроза тотальной гибели человечества (экипажа космического корабля по имени Земля) вследствие нарушения качества среды обитания, должна заставить правителей отказаться от милитаризации, пожирающей материальные и интеллектуальные ресурсы человечества ради уничтожения конкурентов за обладание чужой территорией и чужими ресурсами. Нет смысла делить ресурсы и территории, если угроза гибели исходит от традиционных технологий производства и потребления.

Освобожденный от милитаризма интеллектуальный и материальный потенциал человечества должен быть направлен на решение проблемы выживания человека в испорченной им биосфере. Тогда конкуренция будет направлена на специализацию стран и народов в сторону эффективности выполнения конкретных видов жизнеобеспечения и разделения труда (наука, культура, производство, потребление, торговля, медицина, сельское хозяйство и пр.). На этой основе произойдет самая эффективная кооперация человеческого сообщества с естественной биосферой в форме новой глобальной экосистемы – ноосферы, которая будет устойчиво функционировать в строгом соответствии с законами природы.

Ноосфера – разумный выход из глобального экологического кризиса

Современный экологический кризис отличается от предшествующих глобальным масштабом, гигантским дефицитом ресурсов и беспрецедентным избытком отходов жизнедеятельности человека (Керженцев, 2012). Прегние кризисы, хотя и имели меньший масштаб, возникали неожиданно и потому сопровождалась большими человеческими жертвами. Не ведая причин этих бедствий, люди относили их к карам небесным за многочисленные прегрешения перед Богом. Конечно, без нарушения этики тут дело не обходится, но прежде всего – это прегрешения перед природой.

Экологические кризисы преследуют человека с самого начала коллективного природопользования в первобытных племенах. Охота и собирательство носили массовый, но локальный характер, поэтому быстро опустошали местные ресурсы. Совершенствование технологий коллективной охоты на крупных животных привело к тому, что в пределах местообитания племени объекты охоты со временем были уничтожены или откочевали в более безопасные места. Это стало причиной первых экологических кризисов «перевыпаса», которые удалось разрешить с помощью сельскохозяйственной революции. Люди научились возделывать почву и сеять злаки, приручили животных и стали пользоваться их продукцией длительное время. Но революция не могла случиться сразу в одно мгновение после кризиса, её должен был кто-то подготовить. Скорее всего, подготовили её изгои племён, которых отлучение от коллектива заставило искать другие способы жизнеобеспечения. Это они придумали скотоводство и земледелие. А когда случился кризис «перевыпаса», наработки изгоев пригодились тем, кто лишился этих людей опеки коллектива.

Следующий кризис случился в период расцвета орошаемого земледелия, когда в результате нарушений норм полива при отсутствии дренажа плодородные почвы подверглись вторичному заболачиванию и вторичному засолению, то есть превратились в бесплодные. Массовый голодомор удалось преодолеть с помощью освоения богарной системы земледелия. Продуктивность этой новой, подсечно-огневой системы оказалась ниже орошаемой, зато появился широкий простор для освоения новых территорий. Наверное, и эта революция была подготовлена изгоями общества, которым не хватило орошаемых земель или которые лишились их по разным причинам, а поэтому были вынуждены искать альтернативный способ жизнеобеспечения. А когда грянул кризис, обречённые на голодную смерть люди быстро освоили опыт богарного земледелия и заселили Европу. Тогда за 100 лет её население выросло в 10 раз. Так уж исторически повелось, что изгои общества, отверженные по разным причинам, всегда спасали общество от вымирания.

Современные экологи находятся на положении древних изгоев. Их также считают паникёрами, отвергают выдумываемые ими «страшилки» железными аргументами «покорения природы» с помощью традиционных технологий, проверенных длительным временем применения. Именно с отстаивания такой позиции начинались все известные экологические кризисы.

В сознании человека до сих пор господствуют устойчивые традиционные представления о природе как источнике ресурсов и вместилище отходов жизнедеятельности. Они настолько прочно сидят в человеческом менталитете, что проникли даже в религиозную веру. Люди до сих пор считают, что Бог создал Землю и её богатства для блага человека и отдал их в его полное распоряжение. Отрицающая религию советская власть только усилила эту догму своей собственной: «Нам нечего ждать милостей от природы! Взять их у неё – наша задача!». Этот лозунг висел в каждом классе любой советской школы и воспитал несколько поколений «героев» – «покорителей» природы.

Современный кризис уже многократно посылал сигналы грядущего бедствия и продолжает их посылать в форме болезней, эпидемий, стихийных и техногенных катастроф. Но человек, вооружённый техникой и мощнейшим оружием массового поражения, утратил инстинкт самосохранения. Он вообразил себя властелином мира и не может поверить, что его жизнь зависит от каких-то нежных и бесполезных букашек-ромашек.

Неразумное дитя природы готово уничтожить ради своих амбиций не только себя, но и породившую его мать-природу. Современный кризис может оказаться последним, поскольку потребности человека достигли предела возможностей природы. Жизнеобеспечение вида этого воцарившегося над всеми другими существами монополиста осуществляется за счёт неразумной эксплуатации всех других биологических видов и среды их обитания.

Избыток отходов его жизнедеятельности нарушил глобальный биологический круговорот вещества и резко ухудшил качество среды обитания самого человека. При этом, со всеми своими достижениями, он оказался не способным адаптироваться к среде иного качества. Даже незначительная

флуктуация химического состава воздуха, воды и пищи вызывают патологические изменения в организме человека. Ещё в 70-е годы уже прошлого, XX столетия американский эколог Луи Баттан сказал: «Одно из двух – или люди сделают так, что на Земле станет меньше дыма, или дым сделает так, что на Земле станет меньше людей!».

Изменение качества среды обитания – самая главная современная угроза существованию человека на Земле. Ради выживания на борту космического корабля по имени Земля, человек должен изменить образ жизни и отношение к природе – хранителю благоприятных условий его жизнедеятельности, а не только источнику ресурсов иместилищу отходов.

Проявление жизненных процессов вообще возможно в строго ограниченном диапазоне гидротермических условий, в котором могут совершаться биохимические реакции. Изначально жизнь, как считается, появилась в водной среде при изобилии пищи, в благоприятных условиях температуры (рис. 11).

Колонизация суши эукариотными организмами уменьшила приток биофильных элементов в океан ввиду уменьшения скоростей механической эрозии и появления наземных замкнутых биогеохимических циклов. На рубеже архея и протерозоя произошло резкое снижение температуры атмосферы и океанических вод от 50–60 до 8–10⁰С. На каждые 10⁰С понижения температуры скорость химических и биохимических реакций снижается в 3–4 раза. В данном случае она снизилась в 20 раз (Федонкин, 2008). Это уменьшило доступность химических элементов, связанных с биокатализом, до уровня микроэлементов. Главным резервуаром их стала сама биота, сохранившая в биохимии клетки реликты геохимии первичной биосферы.

Геохимическое истощение биосферы при понижении температуры в архее и раннем протерозое – особенно металлами, вовлечёнными в биокатализ – вынудило биоту решать проблему тремя путями: образованием специфических симбиозов на основе обмена отходами жизнедеятельности,

поглощением живых организмов с их геохимически богатым содержимым, деструкцией отмершей биомассы с высвобождением минеральных элементов.

Оксигенизация (буквально «окислородивание», если перевести с латыни) биосферы в результате похолодания стала катастрофой для прокариотной анаэробной биоты и вынудила её к поиску защиты от кислорода архаичных типов метаболизма, вместе с решением проблемы утоления геохимического голода. Эукариотная клетка образовалась в результате симбиоза прокариот на основе обмена отходами жизнедеятельности.

Биосфера – это область жизни на планете, её земная оболочка, населённая всевозможными существами, включающая ресурсы и продукты их жизнедеятельности. Стабильность её гомеостаза – самой большой экосистемы глобального масштаба – поддерживается в течение миллиардов лет цикличностью её метаболизма. Степень замкнутости круговорота вещества в любой нормальной экосистеме достигает 90 – 99% её общей массы (Марчук, Кондратьев, 1992).

Бесконечное чередование процессов синтеза и распада биомассы создало почти замкнутый цикл биологического круговорота вещества в биосфере за счёт взаимного обмена отходами жизнедеятельности великого множества видов биоты. Разнообразие пространственных сочетаний факторов среды создало «мерцающую» мозаику экосистем биосферы. Экосистема всей Земли – результат группового симбиоза фитоценоза и педоценоза на основе обмена отходами.

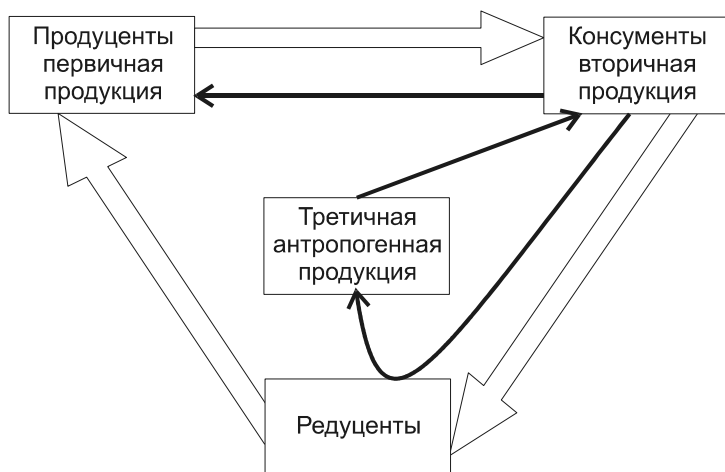


Рис.16. Метаболизм биосферы-ноосферы.

Что касается *ноосферы*, созданной активностью людей новой оболочки планеты, то можно сказать, что это – та же биосфера, нарушенная человеком и продолжающая функционировать (Вернадский) за счёт его разумных усилий по поддержанию глобального гомеостаза путём управления системой природопользования и другими видами хозяйственной деятельности в полном соответствии с законами природы. Но человек, преодолевший лимит численности своей популяции, довёл собственные потребности до предела возможностей биосферы и создал условия для проявления глобального экологического кризиса – дефицита ресурсов жизнеобеспечения, избытка отходов жизнедеятельности и ухудшения качества среды своего обитания.

Человек в метаболизме биосферы (рис.16) выполняет функцию консумента (потребляющего готовые органические вещества), который периодически нарушает закон природы, регулирующий численность популяции. Разум и созданная с его помощью техника значительно увеличили физиологические возможности организма человека и позволили ему находить и осваивать ресурсы, недоступные другим видам биоты. Тем самым он сумел преодолеть главное ограничение роста численности популяции любого биологического вида – дефицит ресурсов. Неограниченный рост численности

популяции человека периодически прерывался экологическими кризисами перенаселения, что преодолевалось путём изменения образа жизни и освоения новых ресурсов и территорий, недостижимых для остальных видов. Выход из очередного кризиса стимулировал бурный рост численности популяции, который прерывался наступлением следующего кризиса – дефицита ресурсов.

Для успешного преодоления глобального экологического кризиса и поддержания гомеостаза биосферы, сохраняющего благоприятное качество среды обитания, человек должен с помощью разума и техники взять на себя ответственность за выполнение дополнительных функций продуцента и редуцента. При этом ему неизбежно придётся сохранить максимум площадей природных экосистем, автоматически регулирующих качество среды собственного обитания.

В отличие от других видов, выполняющих ту же экологическую функцию консумента (а это другие теплокровные животные, использующие для существования в биосфере первичную и вторичную биологическую продукцию) человек сумел освоить ресурсы, недоступные другим видам, непомерно увеличил численность популяции и создал новый класс вещества в биосфере – третичную (антропогенную) продукцию, с которой не в состоянии справиться природные редуценты. Поэтому масса третичной продукции постоянно накапливается и негативно воздействует на качество среды обитания человека.

Для преодоления дефицита ресурсов жизнеобеспечения человек должен создать супермощную и безотходную индустрию производства первичной и вторичной продукции (что есть функция продуцента). Для возврата в биологический круговорот изъятых веществ третичной (антропогенной) продукции человеку придётся создавать заново мощную индустрию её рециклинга. Все взятые у природы вещества надо вернуть в глобальный цикл метаболизма биосферы (тем самым осуществив функцию редуцента) для восстановления нарушенного гомеостаза и благоприятного качества среды обитания.

У человека защитным механизмом служит его разум, который надо ещё нацелить, озадачить на преодоление конкретных опасностей. К сожалению, опыт истории показывает, что разум человека просыпается после катастроф, когда уцелевшие остатки популяции вынуждены искать способ выживания.

Человек разумный, сумевший нарушить закон природы, ограничивающий рост численность популяции всех видов – единственный на планете виновник экологических кризисов. Мудрая природа выработала множество защитных механизмов, помогающих ей успешно функционировать миллиарды лет, преодолевая самые разные катаклизмы. Она пытается оказать сопротивление экспансии человека. Эпидемии, эпизоотии, экзотические болезни – всё это попытки биосферы ограничить рост численности нашей популяции. Однако успехи медицины пока позволяют человеку избежать такой катастрофы созданной им ноосферы, хотя критическая точка невозврата с каждым годом все ближе. Американский эколог Луи Батан (Батан, 1967) очень образно отразил проблему отношения человека к природе: «Одно из двух: или люди сделают так, что на Земле станет меньше дыма, или дым сделает так, что на Земле станет меньше людей». Хорошо бы этой емкой фразой заменить популярный лозунг, которым воспитали несколько поколений советских людей: «Нам нечего ждать милостей от природы! Взять их у нее – наша задача!»

Прямым следствием роста численности населения Земли стали вышеупомянутые экологические вызовы: **дефицит природных ресурсов жизнеобеспечения, избыток отходов жизнедеятельности, ухудшение качества среды обитания** человека как биологического вида. Разберём эти опасности, подстерегающие человечество, по порядку. Первой и единственно обсуждаемой угрозой является дефицит природных ресурсов. Профессор Харальд Свердруп (Свердруп, 2012) подготовил таблицу «выгорания» разведанных запасов полезных ископаемых при разных технологиях их использования (рис.17). Из приведённой таблицы видно, что при существующей системе природопользования значительная их часть «выгорит»

в ближайшее столетие. Даже при условии переработки 95% ресурсов время «выгорания» для большинства из них наступит через 1000 лет.

Элемент	BAU	50%	70%	90%	95%	95% +3млн	95% +3млн +1/2
Конструкционные металлы							
Железо	79	126	316	316	632	1263	2526
Алюминий	132	184	461	461	921	1842	3684
Никель	42	42	209	419	838	1675	3350
Медь	31	31	157	314	628	1256	2512
Цинк	20	37	61	61	123	245	490
Стратегические металлы и материалы							
Марганец	29	46	229	457	914	1829	3668
Индий	19	38	190	379	759	1517	3034
Литий (Zn)	25	49	245	490	980	1960	3920
Редко-земельные	455	864	4318	8636	17273	34545	69000
Иттрий	61	121	607	1213	2427	4854	9608
Цирконий	67	107	533	1067	2133	4267	4554
Олово	20	30	150	301	602	1204	2408
Кобальт	113	135	699	1355	2710	5419	10838
Молибден	48	72	358	717	1433	2867	5734
Рений	50	50	125	250	500	1000	2000
Свинец	23	23	90	181	361	722	1444
Вольфрам	32	52	258	516	1031	2062	4124
Тантал (Nb)	171	274	1371	2743	5486	10971	22000
Ниобий (Ta)	45	72	360	720	1440	2880	5760
Гелий	9	17	87	175	349	698	1396
Хром	225	334	1674	3348	6697	13400	26800
Галлий	500	700	3500	7000	14000	28000	56000
Мышьяк	31	62	309	618	1236	2473	4946
Германий	100	140	700	1400	2800	5600	11200
Титан	400	400	2000	4000	8000	16000	32000
Теллур (Cu)	387	387	1933	3867	7733	15467	30934
Сурьма	25	35	175	350	700	1400	2800
Селен	208	417	5208	10417	20833	41667	83000
Драгоценные металлы							
Золото (Ag)	48	48	71	357	714	1429	2858
Серебро (Cu)	14	14	43	214	429	857	1714
Платина (Ni)	73	73	218	1091	2182	4364	8728
Палладий (Ni)	61	61	183	913	1826	3652	7304
Родий (Pt)	44	44	132	660	1320	2640	5280
Уран	31	119	597	5972	11944	23887	47500
Торий	187	367	1837	18375	36750	73500	14700
Лимитирующее питательное вещество для всего живого							
Фосфор	80	128	640	3200	6400	12800	25600
Годы	0-50	50-100	100-500	500-1000	1000-5000	>10000	

Рис.17. Время «выгорания» разведанных ресурсов (Свердруп, 2012).

Вторая опасность оказывается с противоположным знаком – избыток отходов жизнедеятельности человека. Человек в погоне за комфортом создал новый класс вещества в биосфере – третичную (антропогенную) продукцию, которая включает искусственные вещества и материалы, машины и механизмы, здания и сооружения, отходы производства и потребления. Эта продукция стала накапливаться, поскольку природные редуценты оказались не в состоянии её утилизировать и возвращать в глобальный цикл метаболизма биосферы. В итоге, из глобального биологического круговорота было изъято огромное количество ценных для биоты биофильных элементов. Кроме того, гигантские скопления изъятого вещества стали нарушать качество среды обитания человека, и это третья угроза его существованию.

По степени опасности для человека на первое место надо бы перенести ухудшение качества среды обитания. Выше говорилось, что человек как самый молодой биологический вид не способен адаптироваться к среде иного качества. Даже незначительные изменения химического состава воздуха, воды и пищи вызывают патологические нарушения в его организме и даже летальный исход. Поэтому главное внимание в деле обеспечения экологической безопасности надо сосредоточить на этой позиции. А поскольку грамотно управлять качеством среды обитания мы ещё не можем, поскольку с трудом осваиваем прогноз погоды, надо оставить на Земле максимально возможную площадь природных экосистем, которые без нашего участия в автоматическом режиме регулируют благоприятное для человека качество окружающей среды. Для этого необходимо определить «неснижаемый запас» площадей природных экосистем биосферы, способный поддерживать безопасный уровень гомеостаза, и неукоснительно его соблюдать. А на остальной территории придётся вести хозяйственную деятельность в строгом соответствии с законами природы по поддержанию неснижаемого уровня глобального гомеостаза всей планеты. Его тоже надо определить.

Источниками двух последних глобальных опасностей стали традиционные промышленные и аграрные технологии. Их модернизация

потребуется вложения больших материальных и интеллектуальных ресурсов, которые можно получить от конверсии – переключения милитаризации на мирные рельсы. Нет никакого смысла воевать за передел территорий, если в результате мирного изменения химического состава воздуха, воды и пищи погибнет каждый человек на Земле, независимо от национальности, общественного статуса и размера капитала. Среда обитания для всех людей одна, от изменения её качества погибнет вся популяция человека разумного. Эта общая глобальная угроза должна будет в конце концов пробудить в людях инстинкт самосохранения на уровне популяции.

Пока никого не беспокоят гигантские масштабы потери почвенных ресурсов, которые уже достигли 20 млн га в год вследствие их отчуждения, загрязнения и деградации. Через 50 лет мы лишимся 1 млрд га плодородных почв, при наличии 1.5 млрд га в сфере мирового сельского хозяйства. За этот же период предполагается удвоение населения Земли. Но угроза мирового голода даже не значится в перечне глобальных приоритетов. Современная цивилизация уже потеряла 2 млрд га плодородных почв, превратив их в пустыни. А между тем снизить темпы потерь почвенных ресурсов можно уже сейчас общими усилиями, если осознать реальную опасность.

Чтобы уменьшить масштабы отчуждения плодородных почв под строительство, затопление и другие несельскохозяйственные нужды, достаточно включить в стоимость землеотвода упущенную выгоду за 100 лет. В случае острой необходимости размещения строительных объектов на плодородной почве надо компенсировать обществу вытекающие из этого потери. Снизить масштабы загрязнения почв можно (не дожидаясь организации дорогостоящей системы их мониторинга и нормирования) ужесточением контроля торговли загрязнённой продукцией. Тогда сами производители будут заинтересованы в очистке загрязнённых почв. Человечество способно, даже ничего радикально не меняя, применить экономические меры, выправляющие ситуацию.

Для снижения потерь от деградации почв придётся кардинально менять традиционные аграрные технологии, основанные на глубокой пахоте и монокультуре, которые стимулируют эту деградацию. Глубокая отвальная вспашка активизирует почвенную микрофлору для минерализации органического вещества почвы и обеспечения культурных растений элементами минерального питания. Однако монокультура способна усвоить не более 20% минерального питания, выделенных почвой, обрекая остальные на вымывание из неё. Противостоять этим потерям могут известные альтернативные технологии: беспашотное земледелие (нулевая и минимальная обработка) и полидоминантные посевы (пермакультура). Первые минимизируют при обработке выделение почвой элементов минерального питания, а вторые обеспечивают их полное усвоение многовидовым фитоценозом. Надо только усовершенствовать данные технологии для широкого использования в разных регионах на основе имеющегося успешного опыта их применения. Так что наряду с экономическими мерами совершенствования технологий сельского хозяйства, конечно, не избежать. Это касается и индустриальных технологий, которые следует сделать безотходными.

Только тогда состоится бесконфликтный переход биосферы в ноосферу, и у человека появится шанс выживания. Как мы видим, для этого он должен сократить расходы ресурсов до уровня физиологических потребностей, сохранить максимум площади естественных экосистем, регулирующих качество окружающей среды, и взять на себя ответственность за выполнение экологических функций продуцента и редуцента. Для разумного управления собственной жизнедеятельностью человек должен изучать законы природы и строго их соблюдать, а не пытаться управлять природными процессами. Ещё рано.

Завоеванию природы очень активно помогала религиозная догма о том, что Бог создал Землю для блага людей и отдал им ее в полное распоряжение – плодитесь, размножайтесь. И вдруг... Совсем недавно (21.05.2014 г.) в

Ватикане закончилась 6-дневная конференция по проблемам изменения климата и устойчивого развития, где ученые, экономисты, философы, юристы обсуждали возможности Церкви в решении проблем, вызванных изменением климата. В конце конференции с заключительным словом выступил Глава Римско-католической церкви Папа Франциск, который призвал людей сохранять Мироздание, ибо, если мы его разрушим, оно разрушит нас. Мироздание – это не собственность, которой можно распоряжаться по своему желанию, Мироздание - это подарок Бога людям, о котором они должны постоянно заботиться с большим уважением и благодарностью. Разрушая Мироздание, люди уничтожают признак любви Бога к ним. Это грех!

Своим выступлением Папа Франциск полностью поддержал экологическую парадигму выживания человечества на планете Земля. Его выступление - принципиально важный момент в изменении отношения человека к среде своего обитания.

Сейчас мы все вместе пытаемся найти ответ на главный вопрос современности: способен ли человек разумный остановить рост антропогенной деградации биосферы, который он сам и спровоцировал? Ответ предполагается положительный, ибо отрицательный ответ означает гибель человека разумного как биологического вида. Пусть этот вариант ответа останется за кадром как напоминание о грозящей опасности, которую надо преодолеть.

Заключение

Главное отличие живой природы от неживой заключается в том, что в живой природе лидирует процесс созидания, а в неживой - процесс разрушения. Живая природа появилась в недрах неживой возможно в форме кристаллов-вирусов, которые со временем объединились в прокариотную клетку. Узкая пищевая специализация прокариот привела к их кооперации в эукариотную клетку. Многообразие эукариот по типам питания позволило создать многоклеточные организмы с их сложными органами и тканями. На этом заканчивается эмбриональная эволюция и начинается первичная.

Специализированные по типам питания организмы (автотрофы, сапротрофы, гетеротрофы) на принципе мутуализма (группового симбиоза) создали экосистему, где компоненты (фитоценоз, зооценоз и педоценоз) освободились от энергетических затрат на поиск и добывание пищи, каждый компонент получал ее от партнеров в форме отходов в обмен на свои отходы. Весь этот процесс созидания новых жизненных форм происходил в самых благоприятных и стабильных условиях среды, которые образовались в экваториальном поясе Земли. В этих благоприятных условиях сформировались экосистемы с максимальной продуктивностью и видовым разнообразием продуцентов, консументов и редуцентов. За пределами территорий с максимально благоприятными условиями простиралась безграничная зона анабиоза, где жизнь отсутствовала или была представлена случайными видами, сумевшими выжить в суровых условиях. Этот процесс совершенствования жизненных форм биоты, длившийся миллионы лет, можно назвать первичной эволюцией жизни. Она завершилась формированием биомов дождевых тропических лесов с их максимальной продуктивностью и видовым разнообразием фитоценозов, зооценозов и педоценозов.

Вторичная эволюция началась под давлением экспансии жизни, которая привела к заполнению земного пространства с максимально благоприятными условиями и стала вытеснять периферийные виды в хону анабиоза. Этому способствовал «приливно-отливный» характер колебания климата,

обусловленный солнечно-земными взаимодействиями. В периоды «прилива» благоприятных условий в приграничную полосу зоны анабиоза перемещались периферийные виды, уже приспособленные к подобным условиям и не встречающие конкурентного сопротивления. К ним добавлялись мутанты, которые адаптировались изначально к данным условиям. В периоды «отлива» благоприятных условий, часть видов выпадала из состава экосистемы и замещалась мутантами, адаптированными к новым условиям. В итоге формировалась новая экосистема с пониженной продуктивностью и меньшим биоразнообразием. Таким способом, шаг за шагом, постепенно биота освоила всю, пригодную для жизни земную поверхность и образовала биосферу – экосистему глобального масштаба, которая оказалась способной к саморегуляции.

Третичная эволюция началась с появлением человека как биологического вида, наделенного разумом и сумевшего нарушить закон, ограничивающий рост численности популяций всех других видов. Неограниченный рост численности населения Земли, индивидуальных потребностей и массы отходов жизнедеятельности создал условия глобального экологического кризиса, угрожающего гибелью всей популяции. Если человек не научится управлять глобальными процессами в соответствии с законами природы, он исчезнет, как исчезли тысячи видов, не вписавшиеся в реалии условий среды. Третичная эволюция должна завершиться формированием ноосферы – биосферы, в которой антропогенная деятельность контролируется и регулируется разумными действиями человека в соответствии с требованиями законов природы.

Многообразие живых систем – результат длительного процесса эволюции живого вещества в меняющихся условиях среды. Первыми живыми существами были прокариоты – узко специализированные безъядерные клетки. Дефицит минеральных ресурсов, возникший при похолодании климата, заставил их кооперироваться в бактериальные маты – слоистые живые пленки, где отходы одного слоя служили пищей для другого. Это был первый акт замены

конкуренции биоты на кооперацию ради создания цикла метаболизма, многократно использующего добытые ресурсы. Позднее прокариоты на этом же принципе кооперации создали автономную систему метаболизма в форме эукариотной клетки, где органеллы (бывшие специализированные прокариоты) стали обмениваться между собой отходами жизнедеятельности по максимально замкнутому циклу и отгородили свой анаэробный механизм функционирования от агрессии кислорода мембранной оболочкой.

В 1867 г. академик А.С.Фаминцын и его ученик О.В.Бараницкий (Кузнецов, Дмитриева, 2010) доказали в эксперименте, что лишайник представляет собой «сожительство» гриба и зеленой водоросли. Зеленая водоросль поставляет грибу органические вещества и кислород, а гриб снабжает водоросль минеральными веществами и водой. Это открытие легло в основу теории эндосимбиоза, впервые предложенной К.С.Мережковским и впоследствии, спустя много лет, развитой в США профессором Линн Маргулис (Маргулис, 1983). Постепенно разнообразные комбинации прокариотных и эукариотных клеток образовали многоклеточные организмы с их специализированными органами и тканями, объединенные циклом метаболизма. Разнообразные многоклеточные организмы стали специализироваться по типам питания, образовали классы автотрофных, гетеротрофных и сапротрофных организмов, которые стали выполнять соответствующие экологические функции продуцентов, консументов и редуцентов. Специализация биоты по типам питания оказалась выгодной для кооперации биоценозов (фитоценозов, зооценозов и педоценозов). Она освобождала партнеров от энергетических затрат на поиск и добычу пищевых ресурсов. В результате группового симбиоза автотрофных, сапротрофных и гетеротрофных организмов сформировалась экосистема – симбиотическая ассоциация биоты с единым циклом метаболизма, где каждый компонент выполняет свою специфическую функцию и получает ресурсы от партнеров без дополнительных энергозатрат в форме отходов в обмен на свои собственные отходы.

Продуценты с помощью солнечной энергии превращают минеральные элементы в первичную биологическую продукцию (фитомассу), консументы используют фитомассу для создания вторичной продукции (зоомассы), а после завершения жизненного цикла отмершая биомасса растений, животных и микроорганизмов (некромасса) используется в пищу редуцентами (сапротрофными организмами), которые утилизируют некромассу и выделяют в форме отходов минеральные элементы, необходимые продуцентам. В результате взаимной кооперации специализированных биоценозов возникло почти безотходное производство биомассы, которое контролируется сочетанием факторов среды (свет, тепло, влага). Степень замкнутости цикла метаболизма в современных экосистемах достигает 90-99% величины экомассы. (Горшков, 1995; Марчук, Кондратьев, 1992). Это значит, что необратимые потери метаболизма в геологический круговорот составляют 1-10% экомассы, которые экосистема компенсирует за счет атмосферных (в том числе метеоритных) выпадений и продуктов выветривания горных пород.

Пространственная дискретность метаболизма экосистем обеспечивается дискретностью гидротермического поля (ГТП), к диапазонам которого адаптируется биота каждой экосистемы.

Экосистема представляет собой симбиотическую ассоциацию фитоценоза, зооценоза и педоценоза, которые функционируют согласованно в конкретном диапазоне факторов среды путем взаимного обмена отходами жизнедеятельности. Структура экосистемы представлена несколькими ярусами растительного полога и набором генетических горизонтов почвенного профиля в границах контуров геоботанической или почвенной карты. (рис. 4).

Функция экосистемы – метаболизм представляет собой циклический процесс фазовых превращений компонентов экомассы (биомассы, некромассы, минермассы) с помощью трех последовательно сменяющих друг друга функций (анаболизма, некроболизма, катаболизма). Анаболизм превращает минеральную массу в живую биомассу, некроболизм превращает живую биомассу в мертвую некромассу, катаболизм превращает мертвую некромассу в

минеральную массу, необходимую фитоценозу для выполнения функции анаболизма. Этот цикл повторяется бесконечно долго, пока существует экосистема. Цикл метаболизма экосистемы можно сравнить с циклом работы двигателя внутреннего сгорания (всасывание, сжатие, рабочий ход, выхлоп), который многократно повторяется, пока работает двигатель. Результатом как того, так и другого цикла является движение.

Каждая из трех функций метаболизма экосистемы (рис. 5) представляет собой взаимодействие двух противоположных процессов. Анаболизм – это взаимодействие фотосинтеза и дыхания; некроболизм – сочетание некроза и возрождения жизни; катаболизм – это минерализация и гумификация. Вторые процессы как бы возвращают часть использованных главным процессом ресурсов обратно в форме отходов: анаболизм возвращает минеральные ресурсы, затраченные на самообеспечение в процессе дыхания и других выделений; некроболизм возвращает в биомассу плоды, семена, зародыши будущих организмов; катаболизм возвращает в некромассу минеральные элементы, не востребованные фитоценозом и прочно упакованные от потерь в форме разных фракций почвенного гумуса. В результате создается и регулярно пополняется запасной фонд вещества экосистемы (экомассы).

Скорость и емкость метаболизма экосистемы контролируются конкретным диапазоном факторов среды (свет, тепло и влага) путем ускорения или замедления скорости функционирования экосистемы, а соотношение скоростей функционирования отдельных блоков метаболизма (анаболизма, некроболизма, катаболизма) определяет величину экомассы и ее компонентов (биомассы, некромассы, минермассы). Степень изменчивости экосистем во времени зависит от амплитуды колебаний условий среды и продолжительности периода отклонения условий от средних многолетних условий (от нормы).

Изменчивость экосистем во времени делится на три категории: флуктуации, метаморфозы, эволюции. Флуктуации – обратимые количественные изменения параметров экосистем в рамках диагностики данного таксона. Этот тип изменчивости можно считать критерием

устойчивости, поскольку изменения не выходят за рамки исходного таксона в результате колебаний климата в определенных рамках. Метаморфозы – это обратимые качественные изменения параметров экосистем, которые переводят экосистему в другой таксон классификации. Эволюции – необратимые качественные изменения параметров экосистем, связанные с образованием нового таксона классификации с новым набором диагностических признаков.

Для оценки влияния факторов среды на живые системы обычно используют колоколовидную кривую, которая первоначально отражала результат опыта по оценке зависимости скорости роста проростков кукурузы от температуры (Люндегод, 1937), а потом вошла во все учебники экологии и физиологии растений. (рис.10). На кривой имеются три кардинальные точки: минимум, оптимум, максимум, которые соответствуют количественному изменению фактора. Для оценки восприятия биотой воздействий фактора нужны совсем другие кардинальные точки. Для биоты точки 1 и 3 означают анабиоз, отсутствие жизненных процессов, следовательно, обе они являются точками минимума. На вершине кривой находится точка максимума, поскольку при этом значении фактора биота функционирует на пределе физиологических возможностей с максимальной скоростью. Именно эту точку с позиций биоты следует именовать точкой максимума (а не оптимума). А оптимум находится между этими крайними точками минимума и максимума и должен обозначаться не точкой, а диапазоном условий, при которых все биохимические реакции и физиологические процессы совершаются с оптимальной, средней скоростью.

Данная позиция имеет явное преимущество перед общепринятой. Во-первых, четко выделяет диапазон значений любого фактора среды, в пределах которого может существовать данная живая система. Во-вторых, позволяет в количественных показателях выделить диапазон оптимальных значений каждого фактора и контролировать его выход за пределы оптимального диапазона с изменением оптимального режима функционирования экосистемы на пессимальный и экстремальный. В-третьих, количественное определение границ оптимальных диапазонов всех факторов среды, позволяет превратить их

в безразмерные величины и оценивать совместное воздействие на экосистему в форме единого интегрального показателя - «акселератора метаболизма экосистемы».

Экосистема функционирует устойчиво в диапазоне условий среды, позволяющем ей функционировать в оптимальном режиме, когда все биохимические реакции и физиологические процессы совершаются с нормальной, средней скоростью. Переход на пессимальный режим замедляет функцию метаболизма и часть биоты не успевает пройти все стадии онтогенеза, остается без потомства и выпадает из экосистемы. При переходе на экстремальный режим скорость метаболизма возрастает, биота функционирует на пределе физиологических возможностей, быстро истощает ресурсы экотопа и деградирует. Поэтому при любых изменениях факторов среды экосистема выстраивает такую структуру, которая позволяет ей в данных условиях устойчиво функционировать в оптимальном режиме. Поэтому перестройка видовой структуры для экосистемы не является катастрофой, это ее защитная адаптивная реакция на изменения условий среды.

Естественные факторы среды (свет, тепло и влага) контролируют границы распространения экосистем по земной поверхности и режим их функционирования. Фактор света практически не лимитирован, а факторы тепла и влаги имеют довольно четкие границы жизненного ареала экосистем (рис. 11 ГТП). Температура ниже 4 и выше 56⁰С означает анабиоз. Самая комфортная температура для большинства живых систем примерно 30⁰С. Крайние значений влажности почвы 10 и 90% ПВ (полной влагоемкости), а самая комфортная влажность – 60% ПВ или наименьшая влагоемкость (НВ). На основе этой шкалы построена схема гидротермического поля биоты (ГТП), ограничивающего жизненное пространство биоты и определяющего границы дискретных ареалов конкретных экосистем. В центре ГТП находится диапазон максимального комфорта, а в направлении к периферии по всем направлениям условия меняются по градиенту дискомфорта до самой границы анабиоза.

Первые экосистемы возникли в диапазоне максимального комфорта, где биота постепенно заполнила пространство комфортной экологической ниши и в результате экспансии жизни и возросшей конкуренции стала вытеснять периферийные виды в соседний диапазон ГТП с менее комфортными условиями, то есть в зону анабиоза. Новую нишу без конкуренции стали занимать периферийные виды с широким адаптивным потенциалом, а под их прикрытием к новым условиям адаптировались и менее приспособленные виды. Под влиянием стресса возросло число мутаций, выживали мутанты, адаптированные к данным условиям. Эти виды становились аборигенами данного диапазона ГТП на данной территории. Известно, что во время стрессов гены, которые находились в угнетенном состоянии, становятся частью видового феномена (Rutherford, Lundquist, 1998). Поэтому пока окружающая среда оказывает стресс на биоту, последняя постоянно производит новые виды, обладающие широким спектром свойств.

После захвата следующего ареала жизненного пространства, экосистема начинает совершенствовать структуру для повышения эффективности функции метаболизма в данных условиях путем уменьшения потерь вещества и энергии, повышения степени замкнутости цикла метаболизма. Дополнительные энергозатраты на реализацию метаболизма в менее комфортных условиях приводят к снижению продуктивности экосистем и уровня их гомеостаза, который должен быть уравновешен с реальным диапазоном гидротермических условий.

Новая экосистема постепенно заполняет свою экологическую нишу и начинает вытеснять периферийные виды за пределы ареала в менее комфортные условия. Так шаг за шагом поочередно осваивались диапазоны ГТП вплоть до границы современного анабиоза. По мнению Ю.В.Гамалея (2010), для освоения пространств с низким увлажнением растениям пришлось выработать новый менее эффективный механизм транспорта фотосинтатов с использованием апопласта, который резко увеличил энергетические затраты на их трансмембранный перенос, зато освободил травянистые растения от

климатической зависимости. В этот период (23-5 млн. лет назад) произошло быстрое распространение лугово-степной растительности в Евразии, саванн в Африке, прерий и памп в Америке, бушей и чепоралей во флорах средиземноморского типа (Гамалей, 2010, с. 488).

Распределение экологических ниш или диапазонов ГТП по реальной земной поверхности связано со многими факторами, влияющими на пространственную дифференциацию ресурсов тепла и влаги: широта местности, абсолютная высота, удаленность от океанского побережья, особенности рельефа (экспозиция и крутизна склонов, направление простираения хребтов и долин). Поэтому очертания диапазонов ГТП на земной поверхности напоминают очертания береговой линии водоема, где линия уреза воды причудливо копирует все складки и изгибы берегового рельефа. Поэтому так извилисты границы природных зон и поясов на географических картах.

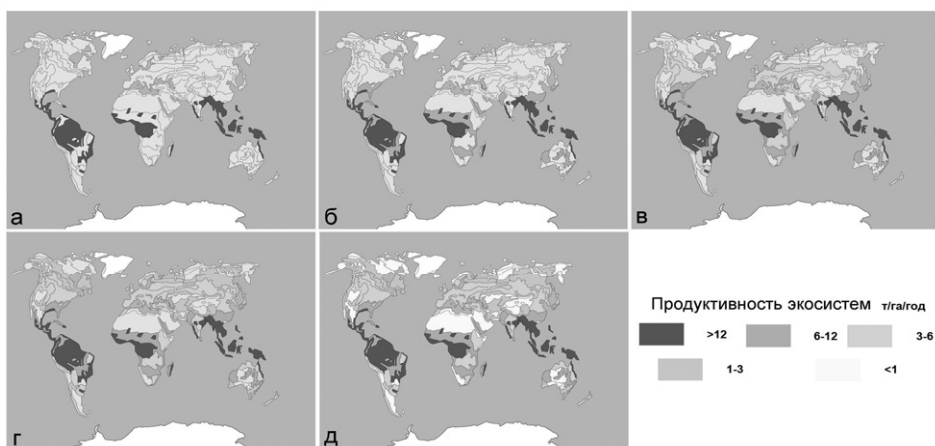


Рис. 18. Последовательность заселения растительностью земной суши.

На карте продуктивности растительного покрова Земли (рис. 18 а-д) показана предполагаемая последовательность освоения растительностью различных экологических ниш (диапазонов ГТП) в направлении от максимального комфорта условий до современных границ анабиоза. В качестве исходных типов растительности приняты гилеи – дождевые тропические леса,

занявшие самую комфортную нишу, расположенную в экваториальном поясе Земли с наиболее благоприятными для биоты сочетаниями ресурсов тепла и влаги. В этих комфортных условиях зародилась жизнь и произошла первичная эволюция биоты от прокариот до дождевых тропических лесов. За пределами этого ареала была бескрайняя зона анабиоза, где жизнь не могла существовать из-за ограничения биохимических реакций.

Заселение каждого следующего диапазона ГТП было связано с понижением комфортности ниши, что увеличивало энергетические затраты на производство единицы биомассы. Поэтому следующий по градиенту дискомфорта тип экосистем стал отличаться пониженной продуктивностью, сокращенным периодом вегетации, меньшим видовым разнообразием. Каждый шаг эволюции отвоевывал пространство у зоны анабиоза. Со временем после освоения всего пространства ГТП до черты современного анабиоза сформировались дискретные единицы географической зональности, которые мы привыкли видеть на географических картах.

Дискретность динамического континуума почвенно-растительного (экосистемного) покрова определяется дискретностью диапазонов ГТП (рис.18). При освоении каждого диапазона ГТП в биоте происходит взаимодействие процессов: конкуренция-специализация-кооперация. Последовательность операций захвата нового пространства становится стандартным: а) конкурентное вытеснение периферийных видов за пределы ареала переполненной комфортной ниши; б) формирование новой экосистемы и ее нового видового состава в новом ареале; в) настройка структуры экосистемы на эффективное выполнение метаболизма и поддержания уровня гомеостаза в условиях данного гидротермического диапазона. Эта процедура повторяется при каждом захвате растительностью нового плацдарма и формировании новой экосистемы в новом ареале нового диапазона ГТП вплоть до линии анабиоза.

Биота на всех уровнях организации жизни постоянно вырабатывает механизмы повышения рентабельности производства биомассы в ограниченном

диапазоне условий среды. В экосистеме происходит уплотнение экологических ниш за счет включения в трофические цепи видов, которые способны использовать в качестве пищевых ресурсов отходы последнего звена трофической цепи. При изменениях условий среды экосистема вынуждена переключать оптимальный режим функционирования на пессимальный или экстремальный. Дальнейшее ее состояние зависит от длительности периода с новыми условиями в сравнении с продолжительностью жизненного цикла: для особей - это цикл онтогенеза, а для экосистемы – цикл восстановительной сукцессии. Если новые условия продолжаются в течение нескольких стадий онтогенеза или сукцессии, происходят обратимые флуктуации, в результате и особи, и экосистемы остаются в рамках прежнего генотипа и таксона. Такую изменчивость без смены генотипа и таксона следует называть устойчивостью и использовать ее характеристики в качестве эталона для нормирования внешних воздействий на данную экосистему.

Если новые условия продолжаются дольше полного цикла онтогенеза или сукцессии, то на уровне особи происходит переход фенотипа в генотип, а на уровне экосистемы – метаморфоз - переход ее из одного таксона классификации в другой. Дело в том, что на изменения факторов среды реагирует каждая стадия онтогенеза и каждая стадия сукцессии, а результативность этих стадийных изменений проявляется только на заключительных стадиях онтогенеза и сукцессии. Если стадийные изменения компенсируются, происходит флуктуация, а если они с каждой фазой накапливаются и усиливаются – происходит метаморфоз.

Эволюционные изменения могут произойти при изменениях климатических условий продолжительностью в несколько полных циклов онтогенеза и сукцессий. За это время должен сформироваться новый генотип или новый таксон экосистемы с новым набором диагностических признаков, адаптированных к новому диапазону ГТП. Иными словами, за этот период должна быть построена новая структура (жизненная форма), позволяющая

особи или экосистеме функционировать в оптимальном режиме, адаптированном к новым условиям среды.

Диапазон факторов среды, в котором функционирует биота экосистемы, включает три субдиапазона по степени комфортности: средний (оптимальный), минимальный (пессимальный) и максимальный (экстремальный). К каждому из них адаптирован свой набор видов, для которых какой-то из этих диапазонов является оптимальным. Регулярные колебания факторов среды в суточных, годовых и многолетних циклах вынуждают биоту менять режимы функционирования: виды, функционирующие в оптимальном режиме могут оказаться в пессимальных или экстремальных условиях, а виды функционирующие в пессимальном и экстремальном режиме могут оказаться в оптимальных условиях в зависимости от реального тренда изменений условий.

В пессимальном режиме биота не всегда успевает своевременно пройти все стадии онтогенеза, снижает иммунитет или остается без потомства. В экстремальном режиме биота функционирует на пределе своих физиологических возможностей, быстро истощает ресурсы и деградирует. Поэтому при любых изменениях факторов среды преимущество получают виды, для которых новые условия оказались оптимальными. В экосистеме такая перестройка видовой структуры является адаптивной реакцией на перманентные изменения факторов среды в годовых и многолетних циклах.

Более того, организмы, объединившиеся в экосистему, в совокупности создают более благоприятный микроклимат, по сравнению с климатом открытого пространства. Они создают общие запасы пищевых ресурсов в форме почвенного гумуса. Сложная видовая структура экосистемы дает возможность использовать пищевые ресурсы не только по вертикали (от одного организма к другому), но и по горизонтали (использование разных ресурсов в разное время).

«Биогенная миграция химических элементов идет быстрее в длинных детритных звеньях трофической сети, в которых организмы могут более эффективно делиться между собой необходимыми им питательными

веществами. Циклы этих питательных веществ во всей системе ускоряются «по мере того, как развиваются новые формы жизни, которые заполняют экологические ниши, имеющиеся в разновидностях детрита с различной степенью деградации» (Volk, 1998, с.187). Поэтому эволюция новых видов, которые могут сосуществовать с остальной частью сообщества, должна быть связана с интенсификацией биогеохимических циклов и увеличением разнообразия трофических цепей.

Биота экосистемы всегда реагирует на любые изменения факторов среды, однако наши технические возможности не всегда позволяют количественно измерить и оценить эти реакции. Традиционные полевые методы исследования в качестве основных параметров экосистемы используют характеристики фитоценоза: его видовой состав, фитомассу, массу годового прироста и опада. Очень редко измеряется эмиссия CO_2 из почвы («дыхание почвы») и состав лизиметрических вод. Значения зоомассы и микробиомассы в вещественных балансах не учитываются вследствие малости их величин по сравнению с фитомассой и массой гумуса в пределах ошибки измерений, которыми можно пренебречь.

Для изучения структуры экосистемы это вполне допустимо, поскольку предпочтение отдается стабильным статичным параметрам. Для изучения функции экосистем такое допущение является грубой ошибкой. В метаболизме экосистемы участвуют на равных все ее компоненты, а их динамика строго согласована и уравновешена с факторами среды. При этом каждый компонент выполняет в метаболизме экосистемы строго определенную функцию.

Однако все динамические процессы уравновешены не в годовом, а в жизненном цикле экосистемы, продолжительность которого измеряется периодом восстановительной сукцессии. Например, в дубраве древесная масса вида эдификатора становится опадом один раз в 500 лет. За это время масса ветвей станет опадом 50 раз, а масса листвы, сосущих корней и травяного покрова 500 раз. Можно представить сколько раз за 500 лет станет опадом микробная биомасса педоценоза при жизненном цикле 10 дней. Поэтому в

механизме функционирования экосистемы все компоненты биомассы одинаково важны и значения этих масс вполне сопоставимы и гармонично уравновешены с учетом характерного времени каждого компонента.

Климатические условия колеблются в определенном ритме, который зависит от солнечной активности, от наклона земной оси, расстояния от Земли до Солнца и других космических факторов. Согласно законам Брикнера и Чижевского климатические ритмы начинаются с 11-летнего цикла и кратно увеличиваются: 33, 100, 300, 1000, 3000, 10000 лет. Самый продолжительный климатический цикл ограничен периодами оледенения.

От максимума последнего оледенения до среднеголоценового термического максимума прошло 15 тыс. лет, следовательно, очередное оледенение должно наступить через 15 тыс. лет. От термического максимума голоцена до наших дней уже прошло 6 тыс. лет. (Амосов и др., 2013), значит, до следующего периода оледенения осталось 9 тыс. лет. За этот период произойдут три климатических цикла с амплитудой 3000 лет, в каждом из которых будет по три цикла с амплитудой 1000 лет, а в каждом из них - по три цикла с амплитудой 300 лет. В их пределах будут циклы с амплитудой 100, 33, 11 лет.

Каждый шаг изменений климатической ситуации будет сопровождаться адекватной реакцией экосистем путем изменения режима функционирования и перестройки структуры для адаптации этого режима к новым условиям среды. В истории Земли переходы от оледенений до термических максимумов и обратно происходили регулярно. Биота была вынуждена постоянно шаг за шагом адаптироваться к каждому из этих изменений. В процессе адаптации она вырабатывала механизмы перестройки структуры для эффективного выполнения функции метаболизма в каждом конкретном диапазоне факторов среды. Эти регулярные колебания факторов среды стали главным двигателем эволюционных преобразований живого вещества.

Основные постулаты эволюции

1. Эволюция - бесконечный процесс поиска жизненных форм, более эффективных для выполнения функции метаболизма в конкретных условиях среды (в конкретном диапазоне гидротермического поля (ГТП) с конкретным запасом элементов минерального питания (ЭМП).
2. Движущая сила эволюции – экспансия жизни, которая вынуждает биоту расширять ареал жизненного пространства за счет освоения новых территорий с менее комфортными гидротермическими условиями.
3. Ограничитель эволюции – пространственные границы гидротермических условий анабиоза для существующего видового разнообразия биоты.
4. После захвата новых территорий (расширения ареала) экосистема формирует структуру, позволяющую ей оптимально функционировать в новых условиях среды с максимальным КПД метаболизма, который измеряется затратами вещества и энергии на производство единицы биомассы.
5. Изменения климата меняют пространственную структуру ГТП и его диапазонов. Вслед за этим начинается адаптация экосистем к новым очертаниям диапазонов ГТП, в результате которой меняется пространственная картина почвенно-растительного покрова и границы таксонов экосистем разного масштаба.
6. Изменение структуры экосистемы под влиянием внешних воздействий зависит не только от интенсивности воздействия, сколько от продолжительности периода воздействий на протяжении всех стадий сукцессии. При отклонении условий от оптимального диапазона в течение нескольких стадий сукцессии происходят флуктуации – обратимые изменения в пределах диагностики прежнего таксона. При односторонних отклонениях условий в течение полного цикла (всех стадий) сукцессии происходит метаморфоз (алломорфоз), связанный с переходом экосистемы в другой таксон классификации. Отклонения условий в течение нескольких сукцессионных циклов сопровождается

формированием диагностических признаков нового таксона классификации экосистем (ароморфозом), то есть эволюцией.

Благодарности

Я выражаю глубокую благодарность всем людям, которые помогали мне на разных этапах реализации нового научного направления «Функциональная экология». Прежде всего я благодарен моим мудрым учителям В.А.Ковде и В.В.Бугровскому за их инициативу, добрые советы и непосредственное участие в разработке концепции «Функциональной экологии».

Я благодарю сотрудников Лаборатории функциональной экологии Института фундаментальных проблем биологии РАН за критические замечания при многократных обсуждениях разных положений функциональной экологии.

Я благодарен к.г.н., в.н.с. Н.Н.Зеленской за ее активное участие в работе по формированию концепции функциональной экологии и разработке блока «Анаболизм» в общем цикле метаболизма экосистемы.

Огромную благодарность я выражаю научным сотрудникам Лаборатории функциональной экологии Р.В.Тращеву и Б.К. Сону за неоценимую техническую помощь в компьютерном оформлении рукописи, в разработке рисунков и их преобразовании в соответствии с требованиями Издательства.

Особую благодарность я выражаю Издательству «LAMBERT Academic Publishing» и персонально Елене Сергеевне Барба за предоставленную мне возможность опубликовать в единой книге накопленный и разбросанный по отдельным статьям и лекциям материал по тематике «Функциональной экологии». Благодаря их помощи появилась эта книга.

Литература

1. Амосов М.И., Москаленко И.Г., Муханова М.В., Сыромятина М.В. Изменение границ природных зон Африки в позднем плейстоцене – голоцене. Изв. РГО, 2013, т.145, вып. 4. с. 12-24.
2. Арчегова И.Б., Федорович В.А. Методологические аспекты изучения почв на современном этапе. Екатеринбург, УроРАН, 2003. 91 с.
3. Баттан Л. Дж. Загрязненное небо. М.:Мир, 1967. 126 с.
4. Бугровский В.В., Керженцев А.С., Мокроносов А.Т. Об аналогии явлений в жизни и технике с позиций информатики. Пушино, ОНТИ ПНЦ РАН, 1990. 19 с.
5. Волковинцер В.И. Степные криоаридные почвы. Новосибирск, СО «Наука», 1978. 208 с.
6. Гамалей Ю.В. Эволюция клеточных систем и жизненных форм растений. //Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Междунар. научн. конф. СПб.: Нестор-История, 2010. – С.479-496.
7. Дояренко А.Г. Факторы жизни растений. М.:Колос, 1966. 278 с.
8. Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. 470 с.
9. Идентификация и диагностика в информационно-управляющих системах авиакосмической энергетики. М., Наука, 1988. 167 с.
10. Интеллектуальные системы автономных аппаратов для космоса и океана и метод технико-биологических аналогий. Отв. Ред. В.В.Бугровский. М., ИПУ РАН, 1997. 213 с.
11. Карпов Е.М. Интеллектуальное поведение живых и технических систем. Пушино, ОНТИ ПНЦ РАН, 1990. 156 с.
12. Керженцев А.С., Зеленская Н.Н. Роль почвы в структуре и функциях природных экосистем. Информационные проблемы изучения биосферы. Эксперимент «Убсу-Нур». Пушино, ПНЦ РАН, 1986. 62-77.

13. Керженцев А.С. Изменчивость почвы в пространстве и во времени. М., Наука, 1992. 110 с.
14. Керженцев А.С. Функциональная экология. М.: Наука, 2006.
15. Керженцев А.С. Бесконфликтный переход биосферы в ноосферу – разумный выход из экологического кризиса // Вестник РАН 2008. Т. 78, № 6. С. 513.
16. Керженцев А.С. Механизм функционирования почвы и устойчивость экосистем // Вестник РАН. Т.80, № 8, 2009. с. 704-709.
17. Керженцев А.С., Трапеев Р.В. «Двойная карусель» сукцессионного процесса в региональной экосистеме // Экология, № 6, 2011, с. 409-416.
18. Керженцев А.С. Новое перспективное научное направление // Вестник РАН, т. 82, № 5, 2012. с. 432-440.
19. Ковда В.А. Биосфера и человечество. Докл. на Генеральной Конференции ЮНЕСКО, сентябрь 1968, Париж. Биосфера и ее ресурсы. М.: Наука, 1971. с. 7-52.
20. Ковда В.А. Роль и функции почвенного покрова в биосфере Земли. Проблемы почвоведения. Советские почвоведы к XIV Международному конгрессу почвоведов. М.: Наука, 1990. с.3-9.
21. Ковда В.А., Бугровский В.В., Керженцев А.С., Зеленская Н.Н. Модель трансформации органического вещества для количественного изучения функции почвы в экосистемах. Докл. АН СССР, 1990. т. 312. № 3. с. 759-762.
22. Криогенные почвы и их рациональное использование. Отв. Ред. О.В.Макеев. М., Наука, 1977. 270 с.
23. Кузнецов Вл.В, Дмитриева В.А. Неоправданно забытое имя. К 175-летию со дня рождения академика А.С.Фаминцына // Вестник РАН, т. 80, №8, 2010, с. 726-733.
24. Культиасов И.М. Экология растений. М., Изд-во МГУ, 1982, 379 с.
25. Лавренко Е.М., Дылис Н.В, Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР// Ботан. Журнал, 1968. т.43, №2. с.159-165.

26. Лазебник Ю. Может ли биолог починить радиоприемник, или что я понял, изучая апоптоз// Биохимия, 2004, т.69, вып. 12, 1720-1724.
27. Люндегорд Ю. Влияние климата и почвы на жизнь растений. М.: Сельхозгиз, 1937.
28. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.
29. Марчук Г.И., Кондратьев К.Я. Приоритеты глобальной экологии. М.: Наука, 1992. 278 с.
30. Моисеев Н.Н. Человек и ноосфера. М.: Молодая гвардия, 1990. 351 с.
31. Национальный атлас России. Т.2 Природа, Экология. М.: ПКО «Картография», 2007 - 495с.
32. Работнов Т.А. Фитоценология», МГУ, 1983. 296 с.
33. Реймерс Н.Ф. Экология, Россия Молодая, 1994. 367 с.
34. Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины. М.:Просвещение, 1988. 319 с.).
35. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара, 1999. 396 с.
36. Свездруп Харальд. Рассуждения об устойчивом обществе, 2012.
<http://www.ecolife.ru/zhurnal/articles/4457/>.
37. Соколов И.А., Таргульян В.О. Взаимодействие почвы и среды: почва-память и почва-момент. Изучение и освоение природной среды. М.:Наука, 1976. с. 150-164.
38. Степанов И.Н. Теория пластики рельефа и новые тематические карты. М.: Наука, 2006. 230 с.
39. Сукачев В.Н. Основы лесной биогеоценологии. М.:Наука, 1964. 574 с.
40. Федонкин М.А. Роль водорода и металлов в становлении и эволюции метаболических систем. Проблемы зарождения и эволюции биосферы. Под ред. Э.М.Галимова. М.: ЛИБРИКОМ, 2008, с. 417.
41. Фурьев В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск, «Наука», 1996. 253 с.

42. Lazebnik Yu. Can a biologist fix a radio? Or what I learned while studying apoptosis. *Cancer cell*, 2002, 2, 179-182
43. Marley R.J. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rain forests. // *Tropical rainforest responses to climate change* // eds. M.V.Bush, J.R.Flenley. Berlin. Springer. 2007. pp.1-31.
44. Osborne C.P. Atmosphere, ecology and evolution: what drove the Miocene expansion of C4 grasslands? // *Journal of Ecology*, 2008. vol.94, pp. 35-40.
45. Rutherford S., Jundquist S. Hsp90 as capacitor for morphological evolution. *Nature*, 1998. vol. 396, pp. 336-342.
46. Volk T. *Gaia's body: Towards a physiology of Earth*. N.Y. Springer, 1998.

Люблю книги
ljubljuknigi.ru



yes
i want morebooks!

Покупайте Ваши книги быстро и без посредников он-лайн - в одном из самых быстрорастущих книжных он-лайн магазинов!
Мы используем экологически безопасную технологию "Печать-на-Заказ".

Покупайте Ваши книги на
www.ljubljuknigi.ru

Buy your books fast and straightforward online - at one of the world's fastest growing online book stores! Environmentally sound due to Print-on-Demand technologies.

Buy your books online at
www.get-morebooks.com

OmniScriptum Marketing DEU GmbH
Heinrich-Böcking-Str. 6-8
D - 66121 Saarbrücken
Telefax: +49 681 93 81 567-9

info@omniscrptum.de
www.omniscrptum.de

OMNIScriptum



