

## ТЕОРИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

### НЕКОТОРЫЕ МЫСЛИ О БИОСФЕРЕ И РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ

А.В. Галанин

*Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток*

Проблемы становления экологии как самостоятельной науки, как считает автор, связаны с тем, что локальные экосистемы системами в полном смысле не являются, так как не обладают достаточной способностью к длительному гомеостазу. Полноценной экологической системой является только биосфера Земли в целом. В статье рассматриваются следствия из этой идеи, принципы существования биосферы и ее локальных участков с точки зрения оптимизации биологического круговорота на Земле.

**Ключевые слова:** экология, экосистема, биосфера, растительный покров, биологический круговорот

#### Что такое экология

Экология изначально возникла в XIX столетии как наука о среде обитания живых организмов: растений, животных (в том числе человека), грибов, бактерий и вирусов, о взаимоотношениях между организмами и средой их обитания и о взаимоотношениях организмов друг с другом. Появились всевозможные частные экологические дисциплины: экология растений, экология животных, экология грибов и т.д. Эти частные экологические дисциплины формировались в рамках соответствующих разделов биологии — ботаники, зоологии, микологии и др. — как подразделения этих наук. Общей экологии тогда еще не существовало, так как объект ее изучения не был осознан как система и не был четко определен в виде научного понятия вплоть до 30–х годов XX столетия. Что же это за объект, и почему так поздно его увидели естествоиспытатели? Начало общей экологии не случайно совпало с рождением системной парадигмы в науке. Отцом теории систем не вполне заслуженно считается Людвиг Берталанфи (Bertalanffy, 1962), издавший первую работу по теории систем в 1937 г., хотя основы ее заложил в своей «Тектологии» еще в 1913 г. российский мыслитель А.А. Богданов (1989).

По мере накопления знаний о взаимодействии живых организмов со средой обитания, исследователи поняли, что на Земле существуют своеобразные системы, состоящие из живых организмов и неживого вещества. Для этих систем характерен

высокий уровень организации, наличие прямых и обратных связей между компонентами (частями этих систем), способность систем к поддержанию динамического равновесия при всевозможных возмущениях. Эти системы были названы экологическими, или экосистемами. Так общая экология обрела свой специфический объект изучения — экосистему. Экосистему нельзя увидеть, как мы видим, например, живой организм, экосистема не имеет четких границ в пространстве: она существует как сложный процесс, как взаимодействие живых и косных (неживых) компонент. Тем не менее, экосистема обладает некоторыми свойствами системы, такими как целостность, устойчивость, структурированность, наличие прямых и обратных связей, несводимостью своих свойств к сумме свойств своих компонентов.

Таким образом, общая экология — это наука об экосистемах, которые включают в себя живые организмы и неживое вещество, с которым эти организмы постоянно взаимодействуют. Живое и неживое вещество в экосистемах структурировано и охвачено бесчисленными превращениями или процессами, в ходе которых автотрофными и хемотрофными организмами захватываются из внешней среды атомы многих химических элементов (углерод, водород, кислород, сера, фосфор, калий, кальций, магний, железо, медь и др.) и энергия, которые затем используются организмами консументами и грибами, а потом, по мере гибели организмов продуцентов, грибов и консументов, переходят к организмам редуцентам, разлагающим мертвое органическое вещество и возвращающим составляющие это вещество атомы во внешнюю среду. При этом энергия химических связей организмов продуцентов и организмов хемосинтетиков частично используется консументами, грибами и редуцентами, а частично высвобождается во внешнюю среду в виде тепла, а также в виде энергии межатомных связей, образующихся при этом и выделяющихся в атмосферу и в почву сложных органических веществ, накапливающихся в почве (гумус) и литосфере (торф, бурые и каменные угли) (Одум, 1986).

Экосистемы всюду вокруг нас. Там, где есть жизнь, там есть и экосистемы. А жизнь на Земле повсюду: и в толще океана на дне самых глубоких морских желобов, и в атмосфере на высоте нескольких десятков километров, и в глубоких пещерах, куда никогда не проникает луч света, и на поверхности ледников в Антарктиде и высокой Арктике. Следы жизни обнаружены в самых древних горных породах, которые сформировались около 3 миллиардов лет назад, — именно тогда на нашей планете жили организмы, чьи следы запечатлены в этих породах. Эти организмы были чрезвычайно примитивными, они были одноклеточными или колониальными, в клетках их не было сформированного ядра, и размножались они простым делением клеток надвое. Эти организмы не имели скелета, даже наружный скелет (твердый панцирь клеток) у них отсутствовал. Именно поэтому в геологической летописи планеты сохранилось так мало следов той древнейшей жизни. Тем не менее, остатки этих организмов сформировали горные породы строматолиты, широко распространенные по Земному шару (Короновский, Якушева, 1991).

Проблемы становления экологии как самостоятельной науки, на мой взгляд, связаны с тем, что локальные экосистемы системами в полном смысле не являются, так как не обладают достаточной способностью к длительному гомеостазу. Полноценной экологической системой является только биосфера Земли в целом. По-моему, в должной мере это учеными не осознано и в настоящее время. Впервые определить объект изучения экологии биосферу как полноценную систему четко и строго смог только В.И. Вернадский (1926). Ботаник Тэнсли в 1937 г. (Колчинский, 1990) считал, что экосистемами являются небольшие участки биосферы, которые соответствуют однородным участкам растительного покрова. Однако в пространстве и времени локальные экосистемы плавно переходят друг в друга, не имеют замкнутых потоков вещества, а напротив, связаны потоками вещества друг с другом. Подучается, что локальные экосистемы оказываются не системами, а хронологическими частями биосферы, которая и обладает всеми свойствами системы. Целостность же экосистем Тэнсли, Одума и биогеоценозов В.Н. Сукачева (1945) невелика: к этому выводу пришли все исследователи, экспериментально изучавшие растительный покров, животное население и почвы в их взаимодействии на так называемых однородных участках земной поверхности. Итогом этих исследований явилось создание теории растительного и экологического континуума (Миркин, 1985). Таким образом, экология — это наука

о биосфере как системе, состоящей из структурированного живого и неживого вещества и ее пространственных частях — локальных экосистемах, системами в строгом смысле не являющимися.

### **Что такое растительный покров**

Растительный покров — это структурный элемент биосферы, ее автотрофная часть, отвечающая за захват из внешней среды химических элементов (атомов) с помощью поглощаемой хлорофиллом солнечной энергии. Захваченные растениями химические элементы растениями используются для построения сложных молекул органических соединений — углеводов, белков, жиров, нуклеиновых кислот и др. Минеральные вещества и воду растения получают из почвы (на суше) или из воды (в морях и океанах), а из атмосферы они получают углекислый газ (используется при фотосинтезе) и кислород (используется при дыхании). Органическое вещество, накопленное растениями, используется травоядными животными, — это единственный источник энергии для мириадом организмов, не способных к фотосинтезу. Растения — это основа жизни на Земле.

Растительный покров — это не аморфная фитомасса, это высоко организованное и сложно структурированное явление, являющееся объектом изучения ботаники как науки. Главным свойством растительного покрова, как, впрочем, и всей биоты Земли, является его дискретность на уровне особей. Поэтому мы определяем растительный покров как совокупность (множество) особей автотрофных организмов (растений), населяющих сушу и акваторию нашей планеты. Синонимом растительного покрова является растительный мир. Флора и растительность синонимами растительного покрова не являются.

Второе и третье по важности свойства растительного покрова — это способность особей к размножению (самообновлению) и неодинаковость особей, связанная с приспособленностью их к жизни в отличающихся условиях внешней среды. С этими свойствами связаны: таксономическое разнообразие растительного покрова и разнообразие жизненных форм или экобиоморф растений, населяющих Землю. В результате эволюции биосферы таксономическое разнообразие не оставалось неизменным, происходила трансформация одних таксонов в другие, появлялись новые виды и новые экобиоморфы. Процессы эти контролировались генетическими законами и соответствовали изменениям условий жизни на нашей планете. Моделями процесса эволюции растительного мира

до сих пор являются всевозможные филогенетические системы, в которых таксоны (виды, роды, семейства, порядки) располагаются в соответствии с их филогенетическим родством.

Распространяясь по поверхности Земли, особи растений разных видов и разных экобиоморф взаимодействуют с внешней средой и друг с другом, формируя смешанные многовидовые сообщества — фитоценозы. Фитоценозы бывают разные: с одной стороны, в зависимости от условий местообитания, с другой — и в зависимости от свойств самих составляющих их растений. В процессе своей жизнедеятельности растения изменяют среду своего существования, приспосабливаются к совместному произрастанию, образуют сообщества, в которых оказываются виды, приспособленные друг к другу. Такие устойчивые в определенных условиях компании видов в геоботанике называются растительными ассоциациями.

Таким образом, растительность — это совокупность фитоценозов и ассоциаций, составляющих растительный покров определенной территории, а флора — это совокупность таксонов растений, обитающих на этой определенной территории. Флора и растительность, как любил говорить Б.А. Юрцев, это разные стороны одной медали. Медалью в нашем случае является растительный покров. Более подробно система понятий науки о растительном покрове рассмотрена нами в монографии (Галанин, 1991).

### **Биологическая продуктивность растительного покрова**

Биологи при рассмотрении пространственной неоднородности биосферы обычно говорят о различиях в наборах видов, родов и семейств, или о различиях в наборах экобиоморф и синузий. Однако с точки зрения эколога, более важными и существенными являются различия участков биосферы по параметрам биологического круговорота. Важной характеристикой биологического круговорота следует считать количество вещества, вовлеченного в круговорот, скорость движения вещества в этом круговороте, а также степень замкнутости круговорота в пределах локальной фации. В 1982 г. мной было высказано предположение о том, что объем вещества, поступающего в биологический круговорот в каждой фации ландшафта, и его распределение по химическим элементам во многом зависят от характера условий местообитания, а именно от характера почвы, экспозиции, уровня грунтовых вод, микроклимата. Эдафический по-

тенциал конкретного местообитания определяется количеством атомов, находящихся в свободном, не связанном состоянии. Эти атомы свободны, а потому подвижны, они свободно переходят в растворенное состояние, диффундируют через поверхность раздела химических сред, легко вступают в химические реакции, а попав в почвенные растворы, вымываются из верхних горизонтов почвы в нижние и из верхних уровней рельефа в нижние (Галанин, 1991).

В.И. Вернадский (1978) отмечал, что состояние химического элемента в форме рассеяния резко отличается от его нахождения в состоянии химического соединения. Переход атомов из состояния рассеяния в упорядоченное состояние совершается посредством живых организмов, преимущественно автотрофных зеленых растений. Живые организмы способны накапливать рассеянные химические элементы, концентрируя их в своих телах. Порой концентрация химического элемента в живом организме может быть на два порядка выше, чем в окружающей этот организм среде обитания. Агентами, перемещающими рассеянные химические элементы на Земле, являются такие подвижные стихии, как вода и атмосфера. Атомы из горной породы и почвы поступают в почвенные водные растворы и с током воды переносятся из верхних элементов рельефа в нижние, из верхних почвенных горизонтов в нижние. Реками они выносятся в моря и океаны. Атмосфера (так же как гидросфера) являетсяместилищем большого количества подвижных химических атомов и молекул. Поступив из литосферы и гидросферы в атмосферу, химические элементы становятся очень подвижными и легко рассеиваются. Как известно, в гидросфере и атмосфере химические градиенты (неоднородности) плохо сохраняются. Жизнь же способна не только сохранять, но и усиливать химические градиенты в водной и воздушной среде. В этом физик Э. Шредингер (1972) видел сущность жизни, а геохимик В.И. Вернадский — сущность биосферы.

Количество вещества, поступающего из внешней среды в биологический круговорот (а следовательно, и объем биологического круговорота), пропорционально массе синтезируемого растением вещества, или продуктивности растительного покрова. Чтобы убедиться в том, насколько разным может быть объем биологического круговорота, обратимся к небольшой таблице (табл.).

Здесь продуктивность — это количество органического вещества, накопленного данным типом

биома на единицу площади. Кроме общей продуктивности, экологи рассматривают еще первичную продуктивность, или общее количество органического вещества, произведенного экосистемой за единицу времени (обычно за год) на единицу площади (обычно на 1 га).

Рассмотрим суточную продуктивность некоторых экосистем (по Р. Дажо, 1975). В пустынях — это менее 0,5 г на м<sup>2</sup>, в степях и саваннах — 0,5–3, на полях с/х культур — 3–10, в мангровых зарослях, системах эстуариев, коралловых рифах — 10–25, в системах морской литорали — 0,5–3 и в открытом море — менее 0,5 г на м<sup>2</sup>. Этот ряд цифр показывает, что по суточной продуктивности локальные экосистемы Земли различаются в 30–50 раз.

Продуктивность — очень важная характеристика экосистем не только с теоретической точки зрения, но и с практической, так как она показывает, на какой ресурс органического вещества может в принципе рассчитывать человечество. Увеличение численности населения должно быть увязано в первую очередь с интенсивностью продукционного процесса биосферы. Снизится его интенсивность — и значительная часть людей окажется на грани голодной смерти. Если человечество будет кормиться от интенсивного сельского хозяйства, то в умеренной, незасушливой зоне на каждого человека должно приходиться не менее одного гектара пашни. Если в нашей стране сейчас проживает около 150 млн человек, то и под с/х угодьями (полями) должно быть занято не менее 150 млн га. Это составляет полтора миллиона км<sup>2</sup>, или участок суши размером 1000x1500 км. Если учесть, что в оптимальном аграрном ландшафте распаханное угодье не должно составлять более

половины площади ландшафтного района, то для того, чтобы прокормить такое количество населения, страна должна иметь территорию в 2 раза большую, т.е. около 1500x2000 км. К этой площади следует добавить площадь, занятую городами, поселками, промышленной застройкой, военными базами, дорогами, шахтами, отвалами и т.д. Для сохранения биоразнообразия участка биосферы, занятого страной с таким населением, потребуется территория площадью еще порядка 150 млн га. Следовательно, находясь в северной умеренной зоне, при численности населения 150 млн человек наша страна должна иметь размеры не менее 1500x3000 км. Это примерно территория европейской части России. Следовательно, все, что находится к востоку от Урала, является территориальным резервом нашей страны. При той территории, которую занимает Россия сейчас, численность ее населения может достигать 500–600 млн человек.

В южной умеренной и субтропической незасушливых зонах для того, чтобы прокормить одного человека, при современном уровне с/х технологий требуется примерно полгектара. Следовательно, в этих зонах страна с численностью населения в 1 миллиард человек может занимать территорию, равную по площади современной России. Похоже, что Китай, например, уже достиг предела допустимой численности населения. Неслучайно, что в этой стране разработан и действует механизм, регулирующий рождаемость. В настоящее время значительные неиспользуемые ресурсы земель имеют Россия, Канада, США, Австралия. Достигли предела численности Китай, Индия, Вьетнам, Япония, большинство стран Западной Европы.

Таблица

Годовая первичная продуктивность наземных экосистем  
(По Дювиньо П., Танг М., 1968 с нашими изменениями)

Экосистема	Связанный углерод т/га	Продуктивность т/га	Общая масса орг. вещ-ва млрд.т	Кол-во энергии кДж·10 <sup>11</sup>
Леса	3	7	28,4	47,9
Поля с/х культур	2,5	6	8,7	14,7
Степи и луга	1,5	4	10,4	17,6
Пустыни	0,1	1	5,4	9,2
Тундры	0,001	0,001	0,002	0,01
Итого			52,9	

### **Скорость и замкнутость биологического круговорота**

Решающая роль в функционировании экосистем принадлежит ресурсам питательных веществ, влаги, солнечной энергии. Именно эти факторы определяют величину эдафического потенциала экосистемы и, в частности, ее продуктивность. Например, эдафический потенциал дождевого тропического вечнозеленого леса очень велик. Здесь в биологический круговорот вовлечено очень много атомов углерода, кислорода, водорода, азота, серы, кальция, калия, натрия, меди, железа и других химических элементов. Многолетняя растительность в тропическом лесу улавливает много солнечной энергии. По многочисленным цепям питания вещество и энергия распределяются в синузии животных и грибов, через ценопопуляции животных и микроорганизмов вещество снова возвращается во внешнюю среду — в почву и атмосферу, а из них — в новый цикл биологического круговорота. В локальных экосистемах тропического леса биологический круговорот замкнут для многих химических элементов. Мало того, эти химические элементы удерживаются в круговороте благодаря сложной биоценотической системе, работающей слаженно и надежно. Но вот тропический лес вырубил, древесину вывезли, порубочные остатки сгнили, вещество поступило в почву и было быстро вымыто дождевыми водами. На месте уничтоженного тропического леса тропический лес с прежней продуктивностью не возобновляется, и это связано в первую очередь с вымыванием химических элементов, со снижением эдафического потенциала местообитания. Девственный тропический лес буквально не выпускает химические элементы из локального круговорота: практически все атомы из одного цикла тут же поступают в новый цикл и потому не успевают вымываться ни в грунтовые воды, ни в реки.

Когда европеец попадает в тропический дождевой лес, то ему кажется, что здешние почвы очень плодородны, раз они обеспечивают столь высокую продуктивность локальных экосистем. Но это не так. Тропические латеритные почвы чрезвычайно бедны подвижными минеральными элементами, в этом лесу буферный запас химических элементов хранится не в почвах, как в экосистемах умеренного пояса, а в живой биомассе. В условиях теплого влажного климата угроза потери экосистемой химических элементов из почвы очень велика, поэтому резервуаром для их хранения (своеобразным буфером) является фитомасса тропического леса. А вот в локальных экосистемах в районах с сухим климатом запас химических

элементов мы находим в почвах (гумус), а также в подземных многолетних органах растений (корневища, корни, луковицы). На надземную фитомассу, особенно на древесину, в этих экосистемах приходится значительно меньшая доля вещества, находящегося в биологическом круговороте.

Принцип убыстрения биологического круговорота был четко сформулирован мной в 1989 г. Он хорошо просматривается при оценке биогеохимической роли травоядных и листогрызущих животных в экосистемах. В течение одного вегетационного сезона химические элементы, потребляемые травоядными животными, попадают в новый цикл биологического круговорота дважды, а иногда и трижды. Их экскременты и трупы удобряют почву и стимулируют рост и развитие тех растений, от которых была отчуждена данная масса. Локальная экосистема луга и степи, на которой выпасаются копытные животные, суммарно за год производит фитомассы в 2–3 раза больше, чем та же экосистема, но без выпаса травоядных животных. Хотя травостой (запас наземной фитомассы в конце вегетационного периода) на пастбище будет значительно меньше, чем на невыпасаемом участке. Просто при интенсивном выпасе биологический круговорот протекает более интенсивно, скорость оборота атомов в этом круговороте значительно выше (Галанин, Беликович, 2006).

Большой запас наземной фитомассы в экосистеме далеко не всегда свидетельствует о большой скорости биологического круговорота и о большой первичной продуктивности экосистемы. Например, в Магаданской области в 30–40-е годы лесозаготовители, увидев большой запас древесины в лиственничных лесах, подумали, что это весьма продуктивные экосистемы и начали интенсивно рубить эти леса, сильно зависив так называемую расчетную лесосеку (расчетная лесосека равна количеству древесины, которое за год возобновляется на данной лесной территории: по сути, это показатель интенсивности биологического круговорота). Лесозаготовители сильно просчитались: через 40 лет интенсивных рубок почти все лиственничные леса в Магаданской области были вырублены, а вот возобновилось за это время древесины едва 10% от изъятого количества. Биологический круговорот в северных лесах чрезвычайно медленный, хотя объем вещества, находящегося одновременно в этом круговороте, здесь может быть довольно большой.

Попробуем провести такой мысленный эксперимент. Ежегодно, на одном и том же участке леса осенью сгребают опавшие листья и выносят их за пределы этого участка. Через 10 лет на этом

участке деревья и кустарники будут плохо расти, так как, вынеся листья, мы резко снизили объем биологического круговорота, выведя из него значительное количество атомов минеральных элементов. Мы подорвали эдафический потенциал данной локальной экосистемы. Кстати, подобные «эксперименты» нередко проводятся в городских парках и садах, где экологически неграмотные люди «ухаживают» за посадками.

Приведенные примеры показывают, что характеристика экологических систем через оценку параметров биологического круговорота является самым существенным направлением в современной экологии, я бы сказал, сущностным направлением, которому принадлежит большое будущее. Изучая биологический круговорот, экологи имеют дело с веществом, энергией, энтропией, информацией, пространством, и временем — с теми же самыми параметрами объективной реальности, с которыми имеют дело физики, химики и геологи. Следовательно, экология находится в ряду естественных наук и может пользоваться обширнейшим методологическим аппаратом, хорошо разработанным в этих науках, разумеется, добавив к нему и собственные специфические понятия, методы описания и анализа локальных экосистем, связанные с организующей ролью в этих экосистемах живых организмов и их сообществ.

Мы считаем, что главными характерными особенностями типов экосистем и типов растительности должны быть объем, скорость и степень замкнутости биологического круговорота, обеспечиваемого растительными сообществами этого типа. Эти параметры биологического круговорота вещества в наибольшей степени зависят от характера жизненных форм растений, сооби-тающих друг с другом в конкретных растительных сообществах (Галанин, 1991). Именно поэтому, характеризуя тип растительности, геоботаник обязательно называет жизненную форму доминирующих растений. Каждый тип растительности имеет свою историю, насчитывающую десятки, а иногда и сотни миллионов лет, в течение которой происходила коэволюция совместно обитающих видов растений и животных. Эта эволюция постоянно корректировалась определенными климатическими и экологическими условиями внешней среды, с которыми данный тип растительности находился в относительном биогеохимическом равновесии.

За многие миллионы лет в растительном покрове Земли выработались весьма устойчивые сочетания жизненных форм и видов живых организмов, обеспечивающие относительную биогеохимическую устойчивость локальных ландшафт-

ных экосистем, — для каждого типа элементарного ландшафта сформировался свой особый тип экосистем и свой особый тип растительности. В умеренной зоне, при дефиците воды в течение почти всего вегетационного периода и при относительно хорошем увлажнении весной за счет таящего снега и дождей, нередких в это время года, устойчивым типом растительности являются степи, которые буквально расцветают за счет эфемероидов весной, но летом сильно усыхают. В степях запас фитомассы над поверхностью почвы в 7–8 раз меньше, чем запас фитомассы в корнях, луковицах и корневищах под землей (Сочава, 1964). Отмирающая фитомасса в степи разлагается медленно, поэтому здесь всегда имеется избыток органического вещества в почве (черноземы) и на ее поверхности (прошлогодняя ветошь).

В умеренной зоне, но при отсутствии устойчивого дефицита воды в течение вегетационного периода — там, где сильно выраженный аллювиальный процесс не позволяет расти деревьям и высоким кустарникам, устойчивым типом растительности являются луга. Для лугов характерно значительно меньшее преобладание подземной фитомассы над надземной, процессы гниения здесь идут значительно интенсивнее, чем в степях. Черноземы под лугами не формируются. Сходным в степях и на лугах является то, что практически вся надземная фитомасса, нарастающая за вегетационный сезон, осенью отмирает; многолетними являются только подземные органы, из которых на следующее лето отрастает новая надземная фитомасса. В отличие от степей, на лугах разница в надземной и подземной фитомассе значительно меньше: в подземной сфере сосредоточено примерно две трети общего запаса фитомассы.

Тип растительности темнохвойная тайга отличается тем, что здесь значительная фитомасса накапливается в стволах и корнях деревьев и на многие десятки лет выводится из ежегодного биологического круговорота. Хвоя здесь живет 3–4(5) лет, что также приводит к существенному замедлению биологического круговорота вещества. По замедленности биологического круговорота темнохвойные леса ближе к степям, но по типу «складирования» органического вещества, исключенного из круговорота, они нечто совершенно иное. Склад исключенного из ежегодного круговорота вещества в этих экосистемах содержится не в почве, а в самих растениях, в основном в стволах деревьев. Темнохвойная тайга устойчива в условиях бореального климата с достаточным в течение всего вегетационного периода увлажнением.

Светлохвойная тайга от темнохвойной отличается тем, что хвоя здесь отмирает ежегодно, поэтому биологический круговорот здесь интенсивнее, чем в темнохвойной тайге. Интенсификации круговорота вещества в светлохвойной тайге способствует и то, что весной и в начале лета, пока хвоя на деревьях не отросла полностью, под освещенным пологом леса интенсивно развиваются кустарники и травянистые растения. Ежегодно накапливаемая и ежегодно отмирающая наземная фитомасса травянистых растений в светлохвойных лесах — это весьма существенный элемент ежегодного биологического круговорота вещества в экосистемах светлохвойной тайги. Светлохвойная тайга устойчива в условиях резко континентального boreального климата в районах, где зимой выпадает мало снега, почва сильно промерзает — настолько, что нередко образуется многолетняя мерзлота, а весна и начало лета отличаются крайней сухостью.

Биосфера на Земле неоднородна в пространстве. Состав биосферы и характер биологического круговорота в морях и океанах отличаются от таковых на суше столь сильно, что мы вправе говорить о биосфере мирового океана и биосфере мировой суши как разных, хотя и взаимосвязанных сущностях. В океане среда, окружающая живые организмы, — соленая морская вода, а на суше — это воздух и почва. В биосфере суши на долю зеленых растений (автотрофов) приходится 99,2%, а на долю животных и микроорганизмов (гетеротрофов) — 0,8% всей биомассы, в то время как в биосфере океана на долю зеленых растений приходится 6,3%, а на долю животных и микроорганизмов — 93,7% биомассы. При этом на суше сосредоточено  $2,43 \times 10^{12}$  тонн живого вещества, а в океане только  $0,0032 \times 10^{12}$  тонн (Базилевич и др., 1971). Эти цифры говорят о том, что биосфера мирового океана и биосфера суши различаются принципиально.

В океане небольшое количество органического вещества, накопленное водорослями, расходуется животными и микроорганизмами более экономно, здесь трофические цепи чрезвычайно растянуты: органическое вещество, прежде чем полностью минерализоваться, в океане проходит очень длинную цепочку от автотрофов к гетеротрофам I, от них к гетеротрофам II, затем к гетеротрофам III, гетеротрофам IV и т.д. Благодаря этому в океане 1 г водорослей поддерживает жизнь гетеротрофов, которые в сумме весят 13–14 г. При этом атомы химических элементов, захваченные в цикл биологического круговорота, благодаря длинной трофической цепи, удерживаются в нем длительное время. У биосферы океана и биосферы суши резко различен источник минеральных

элементов, которые захватывают в биологический круговорот растения. В океане это вода, состоящая на 88,64% из хлоридов, на 10,8% из сульфатов и на 0,34% из карбонатов. На суше растения получают минеральные вещества из почвенных растворов, в которых на долю карбонатов приходится 60,1%, на долю сульфатов 9,9% и на долю хлоридов 5,2% (Галанин, 1991). В океане растения получают углекислый газ из водного раствора, а на суше из воздуха. Таким образом, при моделировании экосистем и в своей практической деятельности человек обязан учитывать принципиальное отличие биосферы мирового океана от биосферы суши.

В экосистемах суши принцип организации биологического круговорота другой. Здесь 100 г живого вещества растений поддерживает в среднем жизнь только 1 г живого вещества животных. В океане вещество биоты обновляется примерно каждые 25 дней, а на суше — только раз за 15 лет, что связано с тем, что в океане основная доля биомассы сосредоточена в одноклеточных организмах, живущих несколько дней, а на суше — в многоклеточных организмах, онтогенез которых растянут на десятилетия. В этом плане биосфера суши значительно менее эффективна, чем биосфера океана. Это и не удивительно, ведь биосфера океана много старше, чем биосфера суши, как минимум в 5–6 раз. Уступая биосфере океана в эффективности использования живого вещества растений, биосфера суши превосходит биосферу океана в другом — в скорости биологического круговорота и в его объеме (количестве вещества, находящемся в круговороте в конкретный момент времени). К сожалению, на это принципиальное отличие биосферы океана от биосферы суши экологи, по моему, не обращают должного внимания.

В свою очередь, и биосфера суши, и биосфера океана неоднородны в пространстве и изменяются в связи с изменениями климата от экватора к полюсам. На эту особенность биосферы — явление широтной зональности природы — давно обратили внимание и географы, и биологи. По мере продвижения от экватора к полюсам закономерно снижается количество солнечной энергии, приходящее на единицу площади в течение года. Кроме того, изменяется соотношение между продолжительностью светлого и темного периода суток. На экваторе, например, не бывает такого длинного дня и столь короткой ночи, как в умеренных и приполярных районах мира. Наконец, в умеренных и приполярных районах значительную часть года температура бывает отрицательной, и вода в это время переходит из жидкого в кристаллическое состояние, при котором процессы жизнедеятельно-

сти у растений невозможны. Зимой фотосинтез и всякая жизнедеятельность растений в умеренных и приполярных областях прекращается. В тропических и субтропических районах температура не опускается ниже нуля и здесь растения могут фотосинтезировать непрерывно в течение всего года.

Отрицательная температура воздуха останавливает жизнедеятельность у растений суши, но в морях и океанах под толщей льдов температура воды в самую лютую зимнюю стужу остается выше нуля. Поэтому фотосинтез у водорослей здесь продолжается и зимой. Одним словом, температурная дифференциация от экватора к полюсам в биосфере суши играет значительно большую роль, чем в биосфере океана. Биосфера океана по отношению к этому фактору более стабильна. Для биосферы океана гораздо большую роль, чем градиент температуры, в широтной дифференциации биоты играет разница при движении от экватора к полюсам соотношение в годичной динамике длительности ночи и дня. В полярных районах летом несколько месяцев в году день не сменяется ночью и несколько месяцев в году ночь не сменяется днем. В это время фотосинтез замирает даже в океане, хотя температура воды подо льдом остается положительной, и зеленые водоросли могли бы фотосинтезировать. В третичном периоде в Арктике было гораздо теплее, чем в настоящую эпоху, океан зимой не замерзал, но тем не менее деревья в лесах на Шпицбергене были листопадными по причине полярной ночи, которая и тогда длилась несколько месяцев в году. Первые листопадные деревья, по всей вероятности, появились в связи с приспособлением к темноте полярной зимы, а не к холоду.

В связи с климатическим градиентом от полюсов к экватору, выделяются следующие природные зоны: полярных пустынь, тундры, хвойных и смешанных бореальных лесов, широколиственных и хвойно-широколиственных лесов умеренного пояса, субтропических лесов и тропических лесов. В этом ряду количество вещества, вовлеченного в биологический круговорот, увеличивается от полярных пустынь до влажных тропических лесов в сотни и тысячи раз. В связи с этим в разных природных зонах обитают разные виды растений и животных и разные виды микроорганизмов, приспособленные к жизни именно в условиях этих зон. В каждой природной зоне преобладают виды животных и растений, имеющих разные жизненные формы. Разнообразие экологических сред на Земле так велико, что ни один вид даже самых примитивных организмов не может приспособиться жить во всех этих средах. А по мере оптимизации

биогеохимической работы биосферы, особенно в относительно стабильных условиях некоторых геологических эпох, происходило неизбежное сужение экологических амплитуд видов, что приводило к увеличению разнообразия видов и сообществ. Но наступали эпохи геологических перемен, и узко адаптированные виды не могли выживать в изменившихся условиях. Таксономическое разнообразие живых организмов резко снижалось, чтобы снова возрасти в условиях стабильного развития.

В тундровой зоне наиболее приспособленными к условиям среды являются мхи, лишайники, кустарнички и многолетние летнезеленые травянистые растения, зимующие в виде корневищ в почве. Животные из этой зоны на зиму либо откочевывают в более южные страны, либо впадают в долгую зимнюю спячку. В зоне хвойных бореальных лесов среди растений большую роль в биологическом круговороте играют зимнезеленые или летнезеленые хвойные деревья (виды елей, сосен, лиственниц), мелколиственные листопадные деревья (виды берез, тополей, ив), кустарнички, мхи, лишайники и в меньшей степени многолетние летнезеленые травянистые растения. Среди животных есть виды, впадающие в зимнюю спячку, но много видов не впадающих. В зоне широколиственных умеренных лесов среди растений доминируют летнезеленые листопадные широколиственные деревья, летнезеленые листопадные кустарники, корневищные и луковичные травы, мхи и лишайники в биологическом круговороте играют незначительную роль. Доля видов животных, впадающих в зимнюю спячку, здесь меньше, чем в предыдущей зоне. В субтропических и особенно в тропических лесах растения фотосинтезируют круглый год, поэтому они вечнозеленые. Животным здесь также не приходится впадать в спячку. На зиму в субтропики и тропики с севера прилетает много видов птиц, которые весной улетают в тайгу и тундру и выводят там потомство.

Возникновение дальних сезонных миграций животных до сих пор остается тайной, хотя с точки зрения выживания вполне объяснимо, когда с севера на зиму птицы улетают на юг, а северные олени из зоны тундры уходят в зону тайги. Но непонятно, зачем они весной улетают и уходят с юга на север? На уровне биосферы все это находит рациональное объяснение. Животные летом на севере необходимы в экосистемах для ускорения биологического круговорота, а птицы — еще и потому, что выполняют важную роль, перенося на большие расстояния семена и споры растений. Если вдруг на севере станет теплее настолько, что



здесь смогут расти леса, то занос семян с юга птицами будет весьма важен, — он ускорит появление лесов на севере. Благодаря перелетным птицам и мигрирующим млекопитающим биосфера может быстрее перестраиваться при изменении климата.

Кроме солнечной энергии и чередования дня и ночи, важным фактором, дифференцирующим биосферу суши, является режим атмосферных осадков и связанное с ним увлажнение почвы и воздуха. Чем дальше от побережья океана на сушу, тем меньше здесь выпадает осадков. Режим осадков конкретной территории, кроме ее расстояния от берега океана или моря, сильно зависит еще от характера атмосферной циркуляции — от того, как в данном регионе движутся облака. Градиент увлажнения в биосфере суши вызывает изменения в объеме биологического круговорота, характере жизненных форм растений и животных, обеспечивающих этот круговорот. Для засушливых областей Земли характерны степи, саванны и полупустыни. В этих частях биосферы главным лимитирующим жизнь фактором, естественно, является вода. У растений мы находим здесь массу всевозможных приспособлений к перенесению длительных засух. Одни из них, как, например, кактусы и опунции, запасают воду в своих тканях, другие на сухое время года сбрасывают листву и переходят в состояние анабиоза, третьи стараются меньше расходовать воду и почти не испаряют ее, а все процессы метаболизма у них в сухой период крайне замедлены, четвертые вообще стараются закончить свой онтогенетический цикл развития во влажный период года, отцвести, дать семена и дальше сохраняться либо в виде семян (эфимеры), либо в виде луковиц и корневищ, как эфимероиды (тюльпаны, лилии).

Таким образом, формирование, характер и распределение локальных частей биосферы на земном шаре зависит от ряда условий или факторов. Локальные участки биосферы принято рассматривать как локальные экосистемы. Иногда в России, Германии и некоторых других странах локальные экосистемы называют биогеоценозами или геобиоценозами. Биосфера Земли в таком представлении в известной степени похожа на некую ткань, одевающую планету. Ткань в высшей степени неоднородную, в ней от места к месту закономерно изменяются: видовой состав и жизненные формы живых организмов, их «упаковка», или распределение относительно друг друга и неоднородностей среды, объем и скорость биологического круговорота, мощность потока энергии, проходящего через локальную экосистему и т.д. (Беликович, Галанин, 2005).

В связи с этим разные континенты, географические области, океаны и моря заселены разными живыми организмами, относящимися к разным таксонам — видам, родам, семействам, классам, типам и царствам, и разным жизненным формам, или экобиоморфам. У растений жизненные формы — это однолетники, многолетники, травянистые, кустарники, суккуленты, деревья и другие категории или типы приспособленности к конкретным условиям. Если система таксонов живых организмов в известной степени отражает их филогенетическое родство, то система жизненных форм или экобиоморф отражает роль и место организмов в экосистемах, их место в биологическом круговороте. Если таксономические системы живых организмов разработаны неплохо (начиная с основоположника систематики К. Линнея в этой области потрудились тысячи исследователей), то системы экобиоморф разработаны все еще недостаточно. В настоящее время чаще других экологами используется: система жизненных форм растений Раункиера, в основу которой положены особенности приспособления растений к перенесению неблагоприятных зимних условий (где перезимовывают почки возобновления). Система жизненных форм растений Серебрякова учитывает габитус растения, характер перезимовывания почек возобновления, способ расселения и др.

Изучению жизненных форм животных уделено еще меньше внимания, чем изучению жизненных форм растений. Тем не менее, используя современные знания о жизненных формах организмов, говоря о живом населении любой локальной экосистемы, можно говорить о его функциональных (а не таксономических) компонентах синузиях. В одну синузию объединяются живые организмы (особи и ценопопуляции) со сходной экобиоморфой и сопряженные пространственно. Рассматривая биоценоз, мы подразделяем его на фитоценоз (растения), микробиоценоз (микроорганизмы), зооценоз (животные), микоценоз (грибы). Все эти подразделения есть не что иное, как укрупненные синузии живых организмов, выделенные по сходству слагающих их экобиоморф.

В свою очередь, крупные синузии или ценозы подразделяются на синузии второго порядка. Так, фитоценоз кедрово-широколиственного леса можно подразделить на следующие синузии более низкого порядка: кедр корейского, широколиственных листопадных деревьев, листопадных кустарников, древовидных лиан, трав, мхов, эпифитных лишайников, грибов микоризообразователей, подстилочных и почвенных грибов, миксомицетов, листогрызущих насекомых, хищных

насекомых, почвенных беспозвоночных животных, травоядных позвоночных животных, хищных позвоночных животных и т.д. В лесоведении и геоботанике такие синузии растений часто называют ярусами, иногда микрогруппировками, иногда парцеллами, — в терминологии на этот счет пока царит большой разноречивостью. Действительно, иногда синузии являются отдельными ярусами (синузия лиственницы даурской и синузия кустарниковой березки в субальпийском поясе Хэнтея), а иногда разные синузии входят в один ярус (синузия лиственницы даурской и синузия березы плосколистной, или синузия многолетних корневищных трав и синузия дриады в тундре в лесном и альпийском поясах Хэнтея).

Синузии второго порядка при более детальных экологических исследованиях следует подразделять на более мелко понимаемые синузии третьего порядка. Например, синузию лесных трав можно подразделить на синузию длиннокорневищных растений, которые при вегетативном размножении быстро захватывают территорию, синузию короткокорневищных растений, которые вегетативно менее подвижны, но зато более устойчивы и способны удерживать захваченное пространство. Синузию луковичных трав по своей жизненной стратегии при анализе работы экосистемы необходимо отличать от синузии розеточных растений и т.д. Синузия лишайников, например, при более детальном анализе может быть подразделена на синузии: эпигейных (наземных), эпиксильных (на мертвой гниющей древесине) и эпифитных (на коре живых деревьев и кустарников) лишайников, которые в экосистеме играют разную роль, по-разному участвуя в биологическом круговороте вещества. Вообще следует сказать, что синузиальная структура локальных экосистем бывает то очень сложной, то менее сложной, а порой и вовсе упрощенной. Например, синузиальная структура хвойно-широколиственного леса в Приморском крае более сложная, чем таковая луга, и тем более посева какой либо монокультуры, например, гречихи.

Однако если синузии дробить и дальше, то можно в конце концов прийти к одновидовым ценопопуляциям — таким, как ценопопуляция кедр корейского или ценопопуляция дуба монгольского. Эти ценопопуляции в конкретных экосистемах часто являются полноценными и весьма важными синузиями. О ценопопуляции дождевого червя или сибирского шелкопряда тоже можно говорить как о синузиях. Любая ценопопуляция достаточно массового вида, играющего в биологическом круговороте в локальной экосистеме заметную роль,

может рассматриваться как элементарная синузия. Но, хочу особо подчеркнуть, главное в биотических синузиях — это не их видовой состав, а их место, а точнее, их роль в биологическом круговороте, в потоке вещества и энергии, проходящих через биоту в данной локальной экосистеме. Трофическая структура экосистемы не может быть понята и смоделирована без анализа ее синузиальной структуры. Трофические цепи, или цепи питания при их выделении и анализе в экологии всегда накладываются на синузиальную структуру биоценозов. Именно синузиальная структура локальных биоценозов определяет функциональную биогеохимическую структуру локальных экосистем или биогеоценозов. Я уже писал о том, что триумф одумовской экологии был обеспечен как раз тем, что при рассмотрении цепей питания в экосистеме Ю. Одум обратился не к таксономической структуре локальной экосистемы, а к структуре функциональной, то есть биоморфологической, хотя таковой он ее и не называл.

Неоднородность биосферы и ее биотического покрова в пространстве имеет многоуровневый характер. Чтобы понять что это такое, давайте проведем деление биосферы на локалии сверху — от целого к все более мелко — частному. Возьмем биосферу суши. В связи с широтной зональностью климата, обусловленной градиентом тепла, биогеографы выделяют широтные природные зоны и их биомы. Интуитивно каждый человек может представить себе различие биома тундры и биома северной тайги, или биома зоны широколиственных лесов и биома влажных тропических лесов. Эти биомы различаются и по набору слагающих их видов, и по набору наиболее характерных экобиоморф и синузий. И то и другое определяет различия в структуре, объеме и скорости биологического круговорота локальных экосистем в этих зонах (Галанин, Беликович, 2006).

В связи с градиентом климата «океаничность — континентальность» выделяются биомы лесов и степей умеренного пояса, субтропических лесов и субтропических степей и т.д. Долготная зональность хорошо прослеживается в следующем ряду: тропическая пустыня, тропическая степь или саванна, сухие тропические леса, сбрасывающие листву в сухой период года, влажные тропические леса, в которых осадки обильны во все времена года. В этом ряду объем вещества в биологическом круговороте и скорость его обращения в локальных экосистемах изменяются очень сильно — не меньше, чем в ряду от тропических лесов до арктических тундр. К сожалению, долготная дифференциация растительного покрова Земли изучена все

еще недостаточно. Большинство ботаникогеографов считают, что степи — это подразделение широтной зональности, а не долготной, и степи Евразии, например, рассматриваются в одном ряду: тундры, бореальные леса, широколиственные леса, степи (Лавренко и др., 1991), что по нашему мнению, не вполне логично.

Кроме климатических градиентов факторами, дифференцирующими биотический покров в пространстве могут быть и геохимические аномалии (например выходы на поверхность разных горных пород: гранитоидов, имеющих кислый состав, базальтов, имеющих нейтральный состав, известняков или серпентинитов, имеющих основной петрохимический состав. Среди гранитно-гнейсовых горных массивов, имеющих кислый петрохимический состав, могут быть выходы на поверхность известняков, что очень сильно отражается в характере биоты и в особенностях круговорота вещества в экосистемах.

Характер рельефа также является важным фактором, дифференцирующим в пространстве биоту. Биомы горных районов сильно отличаются от биомов равнинных районов, — это также широко известный факт, не требующий доказательств. В горных районах, кроме широтной и долготной зональности, мы имеем дело еще и с высотной поясностью, так как с подъемом над уровнем моря изменяются все характеристики атмосферы а, следовательно, изменяется и климат. Подъем в горах на каждые 100 м в известной степени эквивалентен по степени изменения климата продвижению на север на 100 км. Это значит, что поднявшись в горах Сихотэ-Алиня на высоту 1500 м над ур. моря, мы по климату оказываемся уже на широте Магадана. И это действительно так, на этой высоте мы попадаем в пояс кедрового стланика, каменной березы, лесотундры, субальпийских лугов и даже тундры.

### **Биологическое разнообразие и его экологическое значение**

Разнообразие биотического покрова, или биоразнообразие, — это один из факторов оптимального функционирования экосистем и биосферы в целом. Биоразнообразие обеспечивает устойчивость экосистем к внешним стрессовым воздействиям и поддерживает в них подвижное равновесие. Живое вещество от неживого в первую очередь отличается на несколько порядков большим разнообразием и способностью не только сохранять это разнообразие, но и существенно увеличивать его по мере эволюции. Вообще эволюцию жизни на Земле можно рассматривать как процесс про-

грессирующего структурирования биосферы, процесс увеличения разнообразия живых организмов, форм и уровней их организации, как процесс возникновения механизмов, обеспечивающих устойчивость живых систем и экосистем в постоянно изменяющихся условиях нашей планеты. Именно способность экосистем поддерживать равновесие, используя для этого наследственную информацию живых организмов, и делает биосферу в целом и локальные экосистемы вещественно-энергетическими системами в полном смысле.

Русский геоботаник Л.Г. Раменский (1910) сформулировал принцип экологической индивидуальности видов — принцип, который является ключом к пониманию роли биоразнообразия в биосфере. Мы видим, что в каждой экосистеме одновременно совместно обитает много видов, но вот какой в этом экологический смысл, задумываемся редко. Экологическая индивидуальность видов растений, сообитающих в одном растительном сообществе в одной экосистеме, позволяет сообществу быстро перестраиваться при изменении внешних условий. Например, в засушливое лето в данной экосистеме главную роль в обеспечении биологического круговорота играют особи вида ксерофита «А», которые более приспособлены к жизни при дефиците влаги. В год с влажным летом особи вида «А» оказываются не в оптимуме и не могут обеспечить оптимальный биологический круговорот в изменившихся условиях, т.е. они не могут захватить и удержать в биологическом круговороте все подвижные химические элементы данного местообитания. В этот год главную роль в обеспечении биологического круговорота в данной экосистеме начинают играть особи вида мезофита «Б». Третий год может казаться более прохладным, чем первые два, и в этих условиях ни вид «А», ни вид «Б» не могут обеспечить полное использование биогеохимического потенциала данной экосистемы. Но экосистема быстро перестраивается, так как в ней имеются особи вида «В», которые не нуждаются в теплой погоде и лучше фотосинтезируют именно при пониженной температуре.

Если мы посмотрим, как обстоят дела в реальных экосистемах, например, Приморского края, то увидим, что в хвойно-широколиственном лесу на участке в 100 м<sup>2</sup> произрастают особи 5–6 видов деревьев, 5–7 видов кустарников, 2–3 видов лиан, 20–30 видов травянистых растений, 10–12 видов мхов и 15–20 видов лишайников. Все эти виды экологически индивидуальны, и в разные сезоны года, в разные по погодным условиям годы фотосинтетическая активность их сильно изменяется, степень участия разных видов фитоценоза в био-

логическом круговороте изменяется в зависимости от погодных условий года. При этом разные виды сообщества как бы дополняют друг друга, делая сообщество растений в целом биогеохимически более оптимальным.

По числу видов сходной жизненной формы, сообитающих в одной локальной экосистеме, обладающих примерно сходными требованиями к внешней среде, можно судить о том, насколько стабильны условия в этой экосистеме. В стабильных условиях таких видов, как правило, будет меньше, чем в условиях нестабильных. Если погодные условия в течение ряда лет не изменяются, то надобность в большом количестве видов отпадает, в результате конкуренции в сообществе останутся немногие самые оптимальные виды. В этом случае в конкретном сообществе сохраняются виды, которые в стабильных условиях являются самыми оптимальными из всех возможных видов данной конкретной флоры. Все остальные, менее оптимальные, виды в данной экосистеме постепенно элиминируются, не выдержав конкуренции с видами в данном месте более оптимальными. Именно этот процесс мы видим в ходе сукцессии по мере восстановления так называемой коренной растительности, формирующейся на месте растительности, выведенной из состояния биогеохимического равновесия. В условиях циклических изменений климатических условий, когда длина периода таких циклов соизмерима со временем жизни одного поколения особей растений, в растительных сообществах формируется так называемое таксономическое и биоморфологическое сверхразнообразие (Галанин и др., 2005). При этом полного вытеснения более оптимальными видами менее оптимальных не происходит, так как условия постоянно изменяются, и в оптимуме в разные годы оказываются разные виды сообщества.

В природе мы находим массу факторов или механизмов, обеспечивающих и поддерживающих высокое видовое разнообразие локальных экосистем. В первую очередь, к таким факторам следует отнести перепроизводство семян и плодов в результате размножения. В природе семян и плодов производится в тысячи раз больше, чем это необходимо, чтобы восполнить естественную убыль особей в связи с преждевременной гибелью и умиранием от старости. Благодаря приспособлениям плодов и семян к распространению на большие расстояния, диазачатки новых растений попадают не только на те участки, которые благоприятны для их произрастания, но и на такие, условия которых для роста и развития особей данных видов в данное время не благоприятны. Но при измене-

нии климата или рельефа эти семена могут прорасти, и из них могут вырасти особи, более приспособленные к изменившимся условиям. При этом произойдет внедрение в сообщество новых видов, которые потеснят старые. В стабильных же климатических условиях семена новых видов, занесенных в новые местообитания, если даже и прорастают и какое-то время существуют в угнетенном состоянии, но вскоре гибнут, не выдержав конкуренции с видами «хозяевами» данного сообщества. Но если условия изменяются, то прежде обреченные на гибель проростки несвойственных этой экосистеме видов начинают здесь расти и развиваться, проходя полный цикл своего онтогенетического развития. Таким образом, в природе существует мощное давление разнообразия жизни на все локальные экосистемы. Чтобы определить это давление, необходимо измерить состав и интенсивность «семенного дождя» с помощью семенометров в разных типах местообитаний в пределах ландшафтного района.

В Даурии в горах Хэнтея в нижнем лесном поясе под пологом лиственничного леса часто можно встретить возобновление кедров сибирского. Однако в древостой кедр здесь никогда не выходит, деревца погибают, едва достигнув высоты 2 метра. Орехи из верхнего лесного пояса, где кедр является видом содоминантом в кедрово-лиственничных лесах, в урожайные годы заносит в нижний пояс и прячут в лесную подстилку птицы кедровки. Такое «давление» диазачатков кедров на нижний лесной пояс обеспечивает быструю перестройку лесов этого пояса, если климат изменится в сторону большей гумидности. Изменение климата в последние 50 лет и усилившаяся протайка многолетней мерзлоты в субальпийском поясе Хэнтея привела к появлению в субальпийском поясе в составе кедрово-лиственничных лесов особей сосны обыкновенной. Семена сосны обыкновенной постоянно заносится сюда из нижнего лесного пояса ветром, однако несколько десятилетий назад сосна в субальпийском поясе практически отсутствовала.

Общий генофонд растительного покрова ландшафтного района — это его конкретная флора, которая может рассматриваться как некий потенциал для каждого участка в пределах ландшафтного района. Локальные экосистемы в пределах района конкретной флоры используют этот потенциал при формировании растительных сообществ именно благодаря давлению биоразнообразия, они «берут» из этого потенциала самое для них подходящее. Следовательно, чем богаче видами и жизненными формами конкретная флора,

тем устойчивее растительный покров ландшафтного района при климатических изменениях, тем с меньшими биогеохимическими потерями произойдет его перестройка. При этом экологический подбор подходящих компонентов осуществляется из большего количества претендентов, диаспозитки которых попадают в данное местообитание. Таким образом, вероятность формирования биогеохимически оптимального растительного сообщества увеличивается.

Фактором устойчивости локальной экосистемы является не только разнообразие видов, обитающих в этой локальной экосистеме, но и разнообразие видов в соседних экосистемах, из которых возможен занос диаспозитков (семян и спор). Сказанное относится не только к растениям, ведущим прикрепленный образ жизни, но еще в большей степени к животным, могущим перемещаться из одной локальной экосистемы в другую. Многие особи животных, не принадлежа конкретному ни к одной из локальных экосистем, тем не менее играют важную экологическую роль и участвуют в обеспечении биологического круговорота сразу в нескольких экосистемах. Мало того, они могут в одной локальной экосистеме отчуждать биомассу, а в другой выбрасывать экскременты, стимулируя рост и развитие растений в этой второй локальной экосистеме за счет первой. Порой такой перенос вещества и энергии из одних экосистем в другие может быть чрезвычайно мощным. Этот поток связывает между собой совершенно разные экосистемы. Так, например, проходные рыбы, накапливая свою биомассу в море, идут на нерест в верховья рек и ручьев, где после нереста гибнут и становятся пищей для большого числа видов животных (медведи, волки, многие виды кунных, многие виды птиц, не говоря о полчищах беспозвоночных). Эти животные кормятся рыбой и выбрасывают свои экскременты в наземных экосистемах. Таким образом, вещество из моря, благодаря проходным рыбам, перемещается на сушу вглубь материка и здесь включается в новые цепи биологического круговорота.

Прекратите заходы на нерест лососевых рыб в реки Дальнего Востока, и через 5–10 лет вы увидите, как сильно изменится численность большинства видов животных, снизится продуктивность наземных экосистем, объем и скорость биологического круговорота. Изменится численность видов животных, и как следствие, начнутся перестройки в растительном покрове. Снижение численности хищных видов животных приведет к увеличению поголовья травоядных животных. Быстро подорвав свою кормовую базу, травоядные животные начнут

гибнуть, среди них распространятся эпизоотии. Если сократится численность растительных животных, то будет некому распространять семена одних видов и поедать биомассу других видов растений. Одним словом, при прекращении захода в реки лососевых начнется серия перестроек во всех звеньях экологических систем, удаленных от моря на сотни и даже тысячи километров (Лес и лосось, 2005). К сожалению, потоки вещества и энергии, связывающие, казалось бы, очень удаленные друг от друга участки биосферы, изучены все еще крайне недостаточно.

Экологи пока не могут смоделировать поведение реальных экосистем в условиях изменения определенных экологических факторов. И дело здесь не только в чрезвычайной сложности экологических систем и в отсутствии достаточной информации об их составе. В экологии отсутствует теория, которая позволяла бы проводить такое моделирование. В связи с этим, при воздействии на экосистемы антропогенных факторов требуется большая осторожность и следование правилу: «Прежде чем оказывать воздействие на экосистему и выводить ее из состояния равновесия, семь раз отмерь» и ... не отрезай — то есть откажись от этого воздействия. XX век убедил нас в том, что охранять природные экосистемы, поддерживая их в равновесном состоянии, куда разумнее, чем переделывать эти экосистемы, пытаясь их оптимизировать. Попытки человека чрезмерно оптимизировать естественные экосистемы часто приводили к экологическим кризисам, последствия от которых были очень страшные. При этом на месте саванны возникали песчаные пустыни, и движущиеся пески засыпали города, чрезмерное увеличение поголовья скота в степи приводило к деградации растительности и великим переселениям народов из Центральной Азии в Европу (Гумилев, 2007).

Следует сказать, что для поддержания равновесия в локальных экосистемах и для их биогеохимической оптимизации важно не таксономическое разнообразие само по себе по принципу «чем больше видов, тем лучше», а разнообразие функциональное, или разнообразие эковиоморф. Мерой функционального разнообразия экосистемы является число эковиоморф и синузидных растений, животных, грибов и микроорганизмов. Мерой таксономического разнообразия является число видов, родов, семейств и других высших таксонов. Разнообразие видов и разнообразие жизненных форм или эковиоморф — это далеко не одно и то же. Проявлю это на таком примере. На лугу видов, родов и семейств растений может обитать в 2–3 раза больше, чем в темнохвойном лесу. Однако

в пересчете на эковиоморфы и синузии окажется, что биоразнообразие темнохвойного леса как экосистемы значительно выше, чем биоразнообразие луга как экосистемы. На лугу мы имеем 2–3 класса эковиоморф, а в темнохвойном лесу 8–10 классов. На лугу видов много, но все они относятся либо к классу эковиоморф многолетние мезофитные летнезеленые травы, либо к классу однолетние травы, либо к классу зеленые мхи. В лесу же классами эковиоморф являются: темнохвойные деревья, листопадные деревья, листопадные кустарники, листопадные кустарнички, многолетние мезофитные летнезеленые травы, зеленые мхи, эпигейные лишайники, эпифитные лишайники. Биоразнообразие локальных экосистем в биосфере не исчерпывается разнообразием таксонов и разнообразием эковиоморф живых организмов. Например, мы можем попасть в ландшафтный район, который целиком занят одной локальной элементарной экосистемой — верховым болотом или сырым ольховым лесом в устье большой реки. В другом районе на такой же по площади территории мы встретим не менее 10–15 типов локальных элементарных экосистем. В Приморье на Дальнем Востоке экосистемы хвойно-широколиственного леса на дне долин рек закономерно сменяются экосистемами кедрово-дубовых разнотарвно-кустарниковых лесов на южных пологих склонах гор. Лиственнично-дубовые разнотравные леса распространены на северных пологих склонах гор. Экосистемы елово-пихтовых лесов, встречающиеся в верхней части северных крутых склонов гор, сменяются экосистемами с доминированием кустарниковой растительности на вершинах и гребнях гор. На южных склонах гор встречаются остепненные луга и ксерофильные кустарники. Внутривидовое разнообразие экосистем в Приморье определяется не только разнообразием слагающих их видов и эковиоморф, но и разнообразием экологического фона ландшафта, связанного в первую очередь с разнообразием форм рельефа, разнообразием почв и подстилающих их горных пород. Эта неоднородность как бы «навязана» биосфере в целом и ее части — растительному покрову структурой ландшафта.

В заключение хочу обратить внимание на то, что к факторам, обеспечивающим высокое биоразнообразие локальных экосистем, относятся миграции видов с соседних территорий и из других ландшафтных районов и других природных зон, а также процессы автохтонного видообразования на месте, которые непрерывно происходят в природе, то убыстряясь в эпохи биосферных перестроек, то замедляясь в эпохи стабилизации климата. Про-

цессы видообразования, в отличие от миграций видов, протекают очень медленно. Так, например, для разделения родительского вида растений на два дочерних, при наличии между двумя популяциями барьера, не позволяющего особям этих двух популяций скрещиваться друг с другом, природе требуется как минимум 500 тыс. лет, а чаще порядка 1 миллиона лет. Отдельные виды в биосфере могут сохраняться 10 и более миллионов лет, практически не изменяясь за это время, если не происходит существенных перестроек климата. Роды растений существуют значительно дольше, время их «жизни» исчисляется десятками миллионов лет. Новые роды возникают в результате ароморфозов в кризисные геологические периоды, когда биосфера выводится из равновесного состояния какими-то глобальными катаклизмами.

Далеко не все виды при изменении климата могут разделяться на виды дочерние или трансформироваться в новые виды. Чаще при резких изменениях климатических или иных экологических условий виды вымирают, так как в перестроившейся биосфере не могут найти себе подходящих местообитаний (экологических ниш). Такие виды не могут существовать на прежнем месте, но в силу тех или иных причин не могут и откочевать на новые места, где условия для них подходят. Либо эти места находятся очень далеко, либо они уже заняты другими видами. При трансформации растительности в условиях изменяющегося климата необходимо учитывать «ценотическое» сопротивление прежней растительности вселению новых видов. В этих условиях часто срабатывают механизмы ускоренной элиминации прежнего растительного покрова в результате болезней ослабленных растений или в результате пожаров, когда прежняя, ставшая биогеохимически неоптимальной растительность сгорает и освобождает местообитание для новых видов. В геологической истории Земли известны эпохи, когда вымирание видов носило просто катастрофический характер (Величко, 1973). В эти эпохи происходили мощные перестройки всей биосферы. Так в конце мезозойской эры вымерли многие виды пресмыкающихся, например, динозавры и многие виды высших споровых растений, многие виды голоосеменных. В голоцене, 8–10 тыс. лет назад, на Земле вымерли последние мамонты, около 200 лет назад из биосферы Земли исчезла стеллерова корова — вид морских млекопитающих, обитавший в морях северной Пацифики. Вымирание видов, характерное для кризисных геологических эпох, происходит и в настоящее время. Доказательством этого может служить большое количество видов, занесенных в Красные книги различного уровня.

Процессы вымирания видов в биосфере до сих пор компенсировались процессами видообразования. Если баланс этих двух процессов нарушится в пользу вымирания, то Землю, скорее всего, ждет судьба Венеры. Снижение активности биосферы неизбежно приведет к снижению в атмосфере количества кислорода и резкому увеличению количества углекислого газа и к усилению так называемого парникового эффекта. Температура на поверхности нашей планеты может превысить +100°C. Жизнь на белковой основе в таких условиях, разумеется, станет просто невозможна.

#### Л и т е р а т у р а

*Базилевич Н. И., Родин Л. Е., Розов Н. Н.* Сколько весит живое вещество планеты? // *Природа*, 1971, № 1. С. 34–45.

*Беликович А. В., Галанин А. В.* Забайкальский харганат как тип растительности // *Комаровские чтения*. Владивосток: Дальнаука, 2005. Вып. 52. С. 98–126.

*Богданов А. А.* Тектология: Всеобщая организационная наука. В 2-х книгах. — Москва: «Экономика». 1989. кн. 1. — 304 с.; кн. 2. — 351 с.

*Величко А. А.* Природный процесс в плейстоцене. — М.: Наука, 1973. — 195 с.

*Галанин А. В.* Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. — 272 с.

*Галанин А. В., Беликович А. В.* Даурия как подобласть Манчжурской ботанико-географической области // *Комаровские чтения*. Владивосток: Дальнаука, 2006. Вып. 53. С. 9–31.

*Галанин А. В., Беликович А. В., Галанина И. А.* Отражение векового климатического ритма в растительности охраняемых территорий российского Дальнего Востока // Доклады международного APN-START Симпозиума по изучению глобальных изменений в Северо-Восточной Азии, Владивосток, 7–8 октября 2002. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 124–138.

*Гумилев Л. Н.* Древние тюрки. — М.: Изд-во Айрис-пресс, 2007. — 556 с.

*Дювилье П., Танг М.* Биосфера и место в ней человека: Экологические системы и биосфера. — М.: Прогресс, 1968. — 254 с.

Дажо Р. Основы экологии. — М.: Прогресс, 1975. — 415 с.

*Вернадский В. И.* Биосфера. — Л.: НХТИ, 1926. — 146 с.

*Вернадский В. И.* Живое вещество. — М.: Наука, 1978. — 358 с.

*Колчинский Э. И.* Эволюция биосферы: Историко-критические очерки исследований в СССР. — Л.: Наука, 1990. — 236 с.

*Короновский Н. В., Якушева А. Ф.* Основы геологии. — М.: Высшая школа, 1991. — 297 с.

*Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И.* Степи Евразии. — Л.: Наука, 1991. — 146 с.

*Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. — М.: Наука, 1985. — 137 с.

*Одум Ю.* Экология. — М.: Мир, 1986. Т. 1. — 328 с., Т. 2. — 376 с.

*Раменский Л. Г.* О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // *Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей*. — СПб., 1910. Вып. 7. С. 389–390.

*Сочава В. Б.* Онон-Аргунская степь как объект стационарных физико-географических исследований // *Алкучанский Говин*. — М.; Л.: Наука, 1964. С. 3–23.

*Сукачëв В. Н.* Биогеоценология и фитоценология // *Докл. АН СССР*. 1945. Т. 47, № 6. С. 447–449.

*Шредингер Э.* Что такое жизнь с точки зрения физика. — М., 1972. — 86 с.

Лес и лосось / отв. ред. А. В. Соловьев, Е. А. Меженная. — Южно-Сахалинск: Экологическая вахта Сахалина, 2005. — 127 с.

*Von Bertalanffy L.* General System Theory — A Critical Review // *General Systems*. Vol. VII. 1962. P. 1–20.

#### SOME CONTEMPLATIONS ABOUT BIOSPHERE AND VEGETATION COVER

A. V. Galanin

*Botanical Garden-Institute FEB RAS,*

*Vladivostok*

**Keywords:** ecology, ecosystem, biosphere, vegetation cover, biological turnover

Problems of development of ecology as independent science discipline, as the author considers, are connected with the fact that local ecosystems are not systems in the full sense since they are not capable to keep prolonged homeostasis. Only biosphere of the Earth can be considered a full-fledged ecological system. The paper considers consequences of this idea, principles of Biosphere existence from the point of view of optimization of biological cycling in the Earth.

Tabl. 1. Bibl. 23.