Министерство науки и высшего образования Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Челябинский государственный университет»

КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

К. А. Корляков

ЕМКОСТЬ СРЕДЫ

Монография

Челябинск
Издательство Челябинского государственного университета
2018

УДК 574
ББК Е081
К668

Серия основана в 2008 году

Печатается по решению
редакционно-издательского совета
Челябинского государственного университета

Рецензенты:
В. Д. Богданов, член-корреспондент РАН;
С. Ф. Лихачев, доктор биологических наук, профессор

Корляков, К. А.

К668 Емкость среды : монография / К. А. Корляков. Челябинск : Изд-во Челяб. гос. ун-та, 2018. 385 с. (Классический университет).

ISBN 978-5-7271-1536-7

Монография посвящена исследованию емкости среды. Изучены удельные поверхности и удельные объемы минеральных и органических биотопов, определяющих пространство для различных организмов. Приводятся статистические связи численности и биомассы животных с удельными поверхностями биотопов в водных и сухопутных экосистемах. Обсуждаются параметры глобального пространства среды для биосферы, структура и динамика органоминеральных комплексов, формирующих пространство для функционирования биоты, и предельные величины плотности различных организмов.

Предназначена для экологов, гидробиологов, микробиологов, зоологов, ботаников и инженеров-природопользователей.

УДК 574
ББК Е081

ISBN 978-5-7271-1536-7

© Челябинский государственный университет, 2018

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....7

Введение.....10

1. История подходов к оценке емкости среды
и определение понятия.....15

2. Пространственные составляющие среды для жизни.....31

3. Материал и методика исследований.....44
3.1. Период, объем и объекты исследований.....44
3.2. Изучение биотопической структуры
растительных сообществ.....44
3.3. Изучение биотопической структуры
донных отложений и почв.....52
3.4. Исследования с экспериментальными биотопами.....57

4. Пространство абиотических сред.....62
4.1. Вертикальное распределение биоты
и пространственные характеристики
осадочных пород.....62
4.2. Связь численности и биомассы живых организмов
с минеральными частицами различного размера
в природных условиях водных экосистем.....83
4.3. Связь численности живых организмов
с минеральными частицами различного размера
в искусственных условиях водных экосистем.....87
4.4. Связь численности и биомассы живых организмов
с минеральными частицами различного размера
в сухопутных экосистемах.....92

5. Пространство биотических сред 99
5.1. Биомасса, продуктивность и разнообразие различных биомов 99
5.2. Удельные поверхности растений 100
5.3. Связь численности животных с удельными поверхностями растений в водных экосистемах 108
5.4. Связь численности животных с удельными поверхностями растений в сухопутных экосистемах 129
5.5. Удельный объем растений 135

6. Масштабы емкости среды 141
6.1. Пространственная классификация емкости среды 141
6.2. Связь поверхность — объем минеральных и органических сред 153
6.3. Пространственные характеристики ландшафтов и биотопов 161

7. Динамика емкости среды 178
7.1. Увеличение емкости среды в геологической истории и динамика разделов фаз геосфер 178
7.2. Продукция и деструкция биоты как превышение лимитов емкости среды 184
7.3. Горизонтальная динамика и миграция биоты 187
7.4. Вертикальная динамика и миграция биоты 189
7.5. Биовыветривание и биоминерализация 192
7.6. Динамика органоминерального комплекса как среды обитания 216
7.7. Динамика численности живых организмов 243

8. Пределы и резервы емкости среды 261
8.1. Биохимическая интеграция, хемокоммуникации и пределы увеличения плотности живых организмов 261
8.2. Пределы плотности организмов при увеличении удельных поверхностей абиотических субстратов и ограничении объема среды 276

8.3. Пределы и резервы увеличения поверхностей биотических субстратов и массы биосферы на основании величин удельной плотности и биомассы с учетом пространств неосвоенных биотопов 310
8.4. Пределы ресурсные, основанные на балансовых соотношениях органоминеральных комплексов..... 325

Заключение..... 336

Список используемой литературы..... 343

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая монография первоначально называлась «Пространственно-биотопическая емкость среды». Но так как специальные монографии, большие обобщения, аналитические обзоры и сводки методик по емкости среды на русском языке отсутствуют, а также до сих пор не разработаны ни теоретические обоснования емкости среды, ни методологические подходы для ее оценки в контексте характеристик самой среды, работа получила название «Емкость среды».

В работе приводятся обобщения по пространствам биотопов минерального, неживого происхождения и биотопам, состоящим из живых организмов. Две эти группы биотопов обеспечивают жизнедеятельность всего разнообразия форм живых организмов биосферы. Кроме того, при данном биотопическом подходе, учитывающем «нагульные» площади и сложные поверхности, имеющие функциональное значение для развития биоты, и охватывается весь размерный спектр живых организмов биосферы.

В книге обобщаются данные по удельным поверхностям растений, служащим большими топическими площадями для большинства видов живых организмов, а также данные по удельным поверхностям осадков из различных по дисперсности минералов. Благодаря ряду специальных методов, использованных в работе, удалось не только получить данные о полных поверхностях растений, но и показать статистически значимые связи с этими поверхностями численности, биомассы живых организмов различного уровня организации и размерного ряда. Аналогичная работа была проведена и для минеральных осадков, состоящих из различных размерных фракций. В работе приводятся зависимости и уравнения связи величин биотопов с численностью и биомассой различных организмов, что может позволить более надежно прогнозировать количественные флуктуации биоты, а также заложить методические основы и руководство для более оптимального и детального

изучения пространства биотопов. Основным положением является то, что удельные поверхности растительных и минеральных биотопов на порядки превышают площадь поверхности Земли, традиционно используемую для подсчета численности и биомассы живых организмов. При этом более 95 % всего биоразнообразия живых организмов Земли представлено организмами, осваивающими именно удельные поверхности осадочных пород и растительных субстратов.

В работе уделяется большое внимание организации биотопического пространства в структуре донных отложений, которое влияет на все формы жизнедеятельности микроорганизмов. Изучение закономерностей структуры и динамики органоминеральных комплексов донных отложений может помочь раскрыть часть вопросов, связанных с исследованием «подземной» биосферы.

В главе «История подходов к оценке емкости среды и определение понятия» производится обзор различных подходов к оценке емкости среды научными школами из различных дисциплин. Разбирается определение понятия емкости среды. В главе «Пространственные составляющие среды для жизни» рассматриваются величины плотностей организмов в двухмерном и трехмерном пространствах. Особый акцент сделан на виды и экологические формы, образ жизни которых приурочен к разделам фаз твердого, жидкого и газообразного вещества. В «Материале и методике исследований» описывается разработка и апробация ряда новых методов и подходов к определению численности живых организмов и удельных поверхностей биотопов. Основными разделами книги, где приводится наибольшее количество ключевых данных, описывающих пространство биотопов, являются разделы «Пространство абиотических сред» и «Пространство биотических сред». В данных главах анализируются структура минеральных осадков в водных и наземных экосистемах, гранулометрический состав осадков, а также приводятся данные по удельным поверхностям и удельному объему различных фракций. Аналогичным образом приводятся данные по удельным поверхностям и удельному объему растений. Глава «Масштабы емкости среды» описывает структуру емкости среды. В этой главе рассматриваются подходы к емкости среды на различных уровнях экологической иерархии. Приводятся данные по площадям биотопов с учетом удельных поверхностей, которые

осваивают организмы, приспособленные к освоению сложных трехмерных субстратов. В главе «Динамика емкости среды» приведена история изменения емкости среды в процессе эволюции и развития биоты. Здесь рассматриваются величины биомассы и обилие живых организмов в геологической истории, вертикальная и горизонтальная миграция живых организмов, а также величины продукции и деструкции биоты. Также описываются механизмы и приводятся экспериментальные данные по биовыветриванию, которое играет ведущую роль в увеличении емкости среды. В противовес этому рассматриваются механизмы биоминерализации. Вслед за этим исследуются структуры различных органоминеральных комплексов, в том числе по факторам гидрофильности и способности связывать частицы различного размера. Далее приводятся данные по динамике численности живых организмов. В последней главе под названием «Пределы и резервы емкости среды» рассматриваются механизмы ограничения плотностей распределения отдельных клеток и организмов в трехмерном пространстве. Приводятся данные по хемокоммуникациям и «чувству кворума» микроорганизмов и гидробионтов. Приводятся экспериментальные данные по величинам лимитов плотности организмов и предлагаются ключевые молекулы, служащие индикаторами для диагностики превышения емкости среды в межпопуляционных и внутрипопуляционных взаимодействиях живых организмов. Приводятся величины потенциальной биомассы живых организмов при освоении биотопов осадочных пород и по результатам соотношений массы биоты в основных органоминеральных комплексах. Последняя глава резюмирует предпосылки будущего и варианты количественного развития биоты в контексте данных, приведенных в работе по пространству биотопов. В заключении приводятся основные положения емкости среды.

Каким образом биота распределена по границам фазовых переходов жидкости, газа и твердого вещества? Как развивалась и эволюционировала биосфера в трехмерном пространстве? Каковы реальные площади биотопов для различных живых организмов? Что ограничивает плотность организмов в пространстве? Какова доля минеральной, органической и биотической компоненты в различных органоминеральных комплексах? Какие существуют резервы для развития биоты в пределах трех оболочек на планете Земля? Все эти и другие вопросы подробно разбираются в настоящей монографии.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время все возможные ландшафтные и биотопические площади на поверхности Земли изучены. Дефицит тех или иных площадей на Земле с теми или иными ресурсами постоянно увеличивается. Это касается медленно и быстро возобновляемых ресурсов. Вместе с тем так же остро стоит вопрос о сокращении площадей природных ландшафтов, играющих ключевую роль в поддержании климатических констант. Проблема сохранения видового разнообразия живых организмов также тесно связана с сокращением площадей наиболее продуктивных ландшафтов, надстройкой которых являются крупные биомы. Ряд фундаментальных вопросов, связанных со средой обитания и высоким видовым разнообразием, не до конца проработаны. Вместе с тем демографический взрыв, произошедший во второй половине двадцатого столетия, сопровождался значительным сокращением не только ключевых биосферных ландшафтов, но и снижением биоразнообразия. При некоторых темпах замедления роста численности людей на планете показатели этого роста все еще очень высоки, а темпы увеличения площадей антропогенных ландшафтов не снижаются. Рост урбанистических многоярусных комплексов в виде мегаполисов и агломераций сопровождается забором материала и энергии с близлежащих экосистем, в которых наблюдается снижение многоярусности и биоразнообразия. Человек научился увеличивать пространство среды для своих нужд, но пока не научился увеличивать пространство среды для окружающей его биоты, особенно в глобальном аспекте (Экологические аспекты управления…, 1987; Корж, Кирюшин, 2013). При сохранении всех форм количественного развития биоты — разнообразия, численности, биомассы — численность наиболее важна в плане резерва, так как она и определяет величины биомассы, и способствует формообразованию в череде поколений. То есть высокая дискретность жизни — одна из основных стратегий выживания биоты в меняющихся условиях. Вторым механизмом выживания

и расширения границ биосферы является разнообразие. Биомасса и продукция являются результатом эффективности использования биотой энергетических и материальных ресурсов среды обитания.

Показатели разнообразия, численности и биомассы общепринято считаются наиболее общими и конструктивными в демэкологии и синэкологии. Взаимодействие живых организмов со средой обитания является ключевой проблемой экологии. Одной из первичных характеристик среды обитания, как любого изучаемого объекта, является ее размер и форма или структура. После идут динамика и другие свойства. Таким образом, емкость среды выходит на первый план и является ведущей экологической проблемой (Апухтина, 2000). Емкость среды не может быть изучена в полной мере без данных о структуре, то есть о строении этой среды.

В последние десятилетия термин «емкость среды» в научной и околонаучной среде звучит все чаще, что обусловлено накоплением информации об исчерпаемости тех или иных ресурсов. В то же время все больше постулируются положения о необходимости сохранения площадей природных ландшафтов (Заварзин, 2003) и площадей с невозмущенной биотой (Данилов-Данильян, 2005; Capacity Reconsidered…, 2010). Вместе с тем вопрос о пороговых пределах воздействия на окружающую среду и невозмущенную биоту остается открытым и самым актуальным в экологии и природопользовании. Проблема емкости среды тесно связана с проблемами дискретности живых организмов, плотностно-зависимыми эффектами в популяциях и сообществах, такими как чувство кворума, удельное жизненное пространство. Емкость среды взаимодействует с проблемой глобальных биогеохимических балансов, включающей трофическо-энергетический каскад, геохимические барьеры, метаболические и продукционные константы, а также со скоростями продукции биоты и трансформации биотой органического и минерального вещества.

Школы продукционной и трофодинамической экологии Г. Г. Винберга (1946), Р. Л. Линдемана (1942), Д. Э. Хатчинсона (1969) разрешили проблему трофической, продукционной и метаболической динамики биоты и ее связи со средой обитания. На рубеже столетий предприняты попытки обобщить динамические и пространственные составляющие биоты и связать их со средой обитания (Мусатов, 1994; Алимов, 2000). Особый вклад по трофо-энергетическим показателям и ряду данных по балансовым характеристикам

биосферы внесен Ю. Одумом (1986), Г. А. Заварзиным (2003), Г. Ю. Ризниченко (Ризниченко, 1993; Ризниченко, Рубин, 2004), В. Г. Горшковым (1995), В. И. Даниловым-Данильяном (2005) и др. Эти материалы пополняют данные об энергетических связях биоты и биосферы с некоторыми характеристиками среды. Однако как теоретических, так и эмпирических данных о структуре и динамике среды обитания или свойствах биотопа разработано и получено недостаточно. Несколько больше, но также не в полной мере изучены пространственные характеристики биоты (Численко, 1981; Шмидт-Нельсон, 1987; Алимов, 2006). Поэтому связать особенности пространства биоты с пространством биотопа или среды обитания не удается. Тем не менее эта связь является одной из ключевых проблем экологии. На сегодняшний день проблема связи пространственной реализации биоты с пространством биотопа, или среды обитания, требует четких количественных закономерностей, чему посвящена данная работа.

Выделяют два фундаментальных экологических направления взаимодействия биоты со средой обитания. Первое, начатое В. И. Вернадским (1978), можно назвать биогеохимическим направлением, которое активно изучается до сегодняшних дней. Второе появилось чуть позже в работах Г. Г. Винберга (1946; 1956), В. С. Ивлева (1945), Р. Л. Линдемана (1942) и получило название продукционной экологии. Биогеохимическое направление рассматривает взаимодействие биологических элементов и их комплексов с минеральными, динамику элементарных составов различных живых организмов и геохимических путей, опосредованных биотой. Продукционная экология рассматривает метаболическую, энергетическую и дискретную организацию биоты в тех или иных условиях среды. В данной же работе рассматривается пространственная динамика биоты и организация пространства, в котором живет биота. Концепция емкости среды рассматривает ограничения и условия, которые среда накладывает на биоту. В частности, по таким параметрам биоты, как дискретность, континуальность, обилие. Если в продукционной и биогеохимической экологии рассматриваются динамические и качественные характеристики биоты, связанные со средой обитания, то в проблеме емкости среды рассматриваются пространственные или количественные характеристики среды. Причем количественные характеристики часто определяют качествен-

ные и в конечном счете — и динамические характеристики среды, связанные с функционированием биоты.

Проблема прогноза развития экосистем и отдельных форм биоты в культурной среде становится все более актуальной. В связи с накоплением точных и надежных данных об окружающем мире и более частой постановкой вопроса о функциональной роли биоты в этом мире экология становится одним из ведущих научных направлений. Здесь происходит как разрыв частной и общей экологии, так и их объединение. Частная экология накапливает связи с молекулярной экологией, биохимией, биофизикой, общая — с климатическими, планетарными, космическими закономерностями. Частная и общая экология в последние годы все больше синтезируются и интегрируются. Интегрируются и постулируются подходы, методы и особенно методология.

Методическая и методологическая части в отношении емкости среды разработаны недостаточно. Методическая составляющая часто вбирает в себя инструменты и подходы из других дисциплин, а собственно экологические только начинают разрабатываться. Методологическая часть недоработана по в основном из-за различных трактовок самого термина «экология» и как следствие первичных целей, задач и предмета той или иной экологии. В связи с этим экология часто охватывает и вовлекает в себя философский аспект. Включение философской проблематики в экологические подходы обусловлено не столько и не только тем, что предмет находится на стыке дисциплин, а тем, что изучает сложные взаимодействия и комплексы взаимодействий на всех уровнях организации не только живой и неживой материи, но и взаимодействиях живого с неживым. И в этом сложном комплексе взаимодействий часто возникает необходимость выбора того или иного вектора или ориентира, который должен определять методологию. Следуя прямому пониманию среды обитания, необходимо опираться на ключевые характеристики среды, то есть пространство, в котором организмы обитают, ресурсы, которые организмы потребляют, и взаимодействия, которые осуществляются между организмами. Так как второе направление в виде ресурсов изучено продукционной и трофической экологией, настоящее исследование посвящено проблеме пространства среды и взаимоотношениям организмов, определяющим их пространственное положение и условия жизни.

Автор выражает благодарность Институту ветеринарной санитарии, гигиены и экологии РАСХН (Челябинск), лабораториям Института экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН (Пермь), Института минералогии ИГЗ УрО РАН (Миасс), Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург), сотрудникам ФГБОУ ВПО «Челябинская государственная медицинская академия», ФГБОУ ВПО «Южно-Уральский государственный университет», ФГБОУ ВПО «Челябинский государственный университет», а также Е. М. Корляковой, Т. С. Пироговой, А. А. Колесовой за помощь в подготовке иллюстраций.

1. ИСТОРИЯ ПОДХОДОВ К ОЦЕНКЕ ЕМКОСТИ СРЕДЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЯ

История изучения емкости среды. Емкость среды является одним из ключевых понятий экологии, определяющих важнейший критерий существования жизни на неживой материи, а именно пространство, в котором обитает биота. Сложность определения емкости среды заключается в том, что это пространство состоит их двух балансов, один из которых внутрибиотический, а другой построен на взаимодействиях биотических и абиотических компонентов. Вторым препятствием служит то, что биота очень динамична во времени, как в качественном, так и в количественном отношении. В настоящее время можно выделить три наиболее общепринятых определения емкости среды:

1. Емкость среды — это максимальный размер популяции вида, сообщества, биоценоза, который среда может стабильно поддерживать без негативного воздействия на данный вид или (и) среду его обитания.
2. Также емкость среды — это размер способности природного окружения обеспечивать нормальную жизнедеятельность определенному числу организмов и их сообществ без заметного нарушения самого окружения.
3. Способность среды включать в себя различные вещества, в том числе загрязняющие, или ресурсы, сохраняя при этом устойчивость.

В первом случае акцент ставится на пороговые величины, во втором — на диапазон значений. Второе определение охватывает именно характеристики среды, третье характеризует качественную характеристику среды в отношении внешнего воздействия. Различные подходы к оценке емкости среды обусловили разные дополнительные названия емкости среды. Рассмотрим основные подходы к оценке емкости среды.

Первым подходом к оценке емкости среды стала предложенная Р. Пирлом в 1920 году модель, разработанная П. Ферхюльстом для описания динамики роста человеческого населения (Verhulst, 1838; Pearl, Reed, 1920). Данное уравнение получило название «уравнение Ферхюльста — Пирла» и использовалось для расчета динамики численности популяции и связанной с этим исчерпаемостью ресурсов среды обитания:

$$dN / dt = rN \times (1 - N / K), \quad (1)$$

где N — численность (плотность) популяции; r — скорость роста популяции, обусловленная свойствами организма (специфическая скорость роста популяции); K — емкость среды для максимальной плотности популяции или предельная нагрузка на среду, соответствующая верхней асимптоте, при которой индекс рождаемости равен индексу смертности; t — время.

Со временем данное уравнение легло в основу представлений о емкости среды для той или иной популяции.

Несколькими годами позже, начиная с 1920-х по 1950-е годы прошлого столетия, микробиологами проводился ряд экспериментов по возможности поглощения бактерий почвой и минеральными частицами (Дианова, Ворошилова, 1925; Худяков, 1926; Новогрудский, 1936, 1956; Gunnison, Marshall, 1937; Tschapek, Garbosky, 1950). Д. М. Новогрудским в 1930-х годах было предложено понятие емкости поглощения микроорганизмов почвой, которая слагалась из двух частей: одна заполняется собственной микрофлорой почвы, а другая, свободная, может быть заполнена искусственно вносимыми микроорганизмами. Эти исследователи получили ряд величин по пределам емкости поглощения в отношении различных микроорганизмов различными твердыми мелкодисперсными субстратами природного и искусственного происхождения: почвами, глинистыми минералами, песками, минеральными частицами, полученными искусственным путем. Однако во всех случаях оценка численности производилась на массу адсорбента. Данная концепция емкости среды в микробиологии получила название емкости поглощения (Звягинцев, 1973).

Хемокоммуникации и плотностно-зависимые эффекты — энерго-информационный аспект емкости среды. Данная емкость среды

обусловлена чувством кворума и связанным с ним апоптозом, то есть химическим фоном метаболитов, выделяемых различными живыми организмами (Монаков, 1988; Шапиро, 1988; Скулачёв, 1999; Олескин, Ботвинко, Цавкелова, 2000). В 1960-х годах появляются первые данные о плотностно-зависимых эффектах, получившие название Quorum sensing — чувство кворума (Хмель, 2006). Одновременно с этим шли исследования запрограммированной смерти клеток — апоптоза. К началу 2000-х годов накопилось множество данных о молекулах — аутоиндукторах различных, преимущественно микроскопических, организмов, играющих роль в снижении численности, изменении жизненных стратегий, фазах размножения, обусловленных достижением определенных параметров плотности популяции. В 1970-х годах эффект кворума не рассматривался в рамках концепции емкости среды, однако роль метаболитов, выделяемых живыми организмами и служащих сигнальными молекулами для остановки и снижения численности, а также ведущих к апоптозу, может быть интерпретирована как химические критерии превышения биотой пороговых величин емкости среды.

В конце 1980-х — начале 1990-х годов появляется ряд дополнительных определений емкости среды: экологическая, буферная, приемная, перерабатывающая.

В начале 1990-х годов В. И. Лавриком и А. И. Мережко с соавт. (1991) было сформулировано положение об «экологической» емкости среды. Название «экологическая емкость» обусловлено тем, что рассматривается воздействие на экосистему извне или внесение какого-либо аллохтонного вещества. Экологическая емкость по авторам характеризует потенциально возможное количество вещества или энергии, которое может быть вовлечено экосистемой в круговорот и выражается формулой

$$E = m + r,\ r = e - m, \qquad (2)$$

где r — величина экологического резерва (то есть вещество, которое может быть переработано), m — масса вещества, вовлекаемого экосистемой в круговорот, e — экологическая емкость по отношению к внешнему воздействию.

В 1993 году этим же коллективом авторов была представлена концепция буферной емкости, дополняющей экологическую

емкость (Гриб, Лаврик, Мережко, Якубовский, 1993). В данной работе предложены разграничения для экологической и буферной емкости, разработанной и описанной несколькими годами ранее (Никаноров, Лапин, 1990). Буферную емкость в отличие от экологической определяет степень защищенности экосистем от внешнего воздействия, и обусловлена она обменной, сорбционной, поглотительной мощностью органоминерального комплекса. Буферная емкость включает абиотические показатели (pH, окислительно-восстановительный потенциал), тогда как экологическая — биотические, такие как численность, биомасса, продуктивность, разнообразие биоты (Николайчук, 2012). Под приемной емкостью водоемов понимают количество загрязняющих веществ, воспринимаемых водным объектом до уровня, при котором начинается деформация экосистемы (Хрусталев, 2009; Матковский, 2017). То есть в отличие от экологической емкости в приемной не учитывается степень переработки аллохтонного вещества. Таким образом, экологическая емкость среды объединяет в себе перерабатывающую и приемную емкости среды.

В 1994 году А. А. Протасов ввел понятия потенциальной и реализованной емкости среды, основанные на балансовых взаимодействиях «давления среды» и «давления жизни», определяемые законом минимума Либиха. Потенциальная емкость среды наблюдается при избытке недоиспользованных ресурсов. А реализованная емкость проявляется при действии всех лимитирующих факторов. А. А. Протасов в этот период обозначает тенденцию увеличения количества подходов к оценке емкости среды, разделяя два основных: 1) емкость экосистемы по отношению к внешнему воздействию, 2) емкость по отношению к биосистеме.

В 1990-х годах также появляется концепция несущей, или хозяйственной емкости среды (Holdgate, 1994). Данный поход к оценке емкости среды постулирован и обобщен из работ школ продукционной гидробиологии (Lindeman, 1941, 1942; Винберг, 1946; Elton, 1979) и биогеохимии (Тимофеев-Ресовский, 1962; Заварзин, 1984). Суть данной концепции заключается в константах энергетического баланса, опирающегося на закономерности расхода энергии при взаимодействиях различных трофических уровней. В основе лежит природная закономерность использования 90 % растительной органики микроорганизмами (бактерии, грибы, простейшие),

9 % — беспозвоночными (членистоногие, черви, моллюски) и 1 %, приходящийся на позвоночных животных. Согласно правилу Р. Линдемана (Lindeman, 1942), 10 % энергии, поступившей на определенный системный уровень, передается организмам, находящимся на более высоких уровнях. При этом обратный поток от животных к растениям не превышает 0,5 %. В эту концепцию емкости также входит правило усвоения в процессе фотосинтеза растениями 1—5 % всей солнечной радиации, величины аккумуляции растениями углерода атмосферы, из которых 45—50 % приходится на растения суши и 50—55 % на фитопланктон Мирового океана. Роль растительной биоты в водном балансе, в ходе которой 99 % воды, усвоенной из почвы, возвращается растениями в атмосферу в результате транспирации. Работы В. Г. Горшкова (1995) показали возможность оценки биотических круговоротов на биосферном уровне и применимость данной емкости среды для оценки критических возмущений. К началу XXI столетия хозяйственная емкость среды проецировалась в большей степени на биосферу и определялась как предельно допустимое антропогенное воздействие на биосферу, превышение которого приводит к дисбалансу и вызывает необратимые процессы (Данилов-Данильян, Лосев, 2000; Данилов-Данильян, 2005).

В данной работе будет рассмотрена так называемая пространственно-биотопическая емкость среды, основные положения которой были сформулированы в 2013 году (Корляков, 2013б). В работе обозначены два слоя биотопических толщ — минеральный и биотический. Емкость рассматривает абиотическую и биотическую природу как субстрат в двухмерном и трехмерном пространстве. Однако экологические ниши преимущественно двумерны и определяются либо силами гравитации Земли, либо силами адсорбции. Методический подход основан на соотношениях удельных поверхностей и удельного объема биотопа. Основанием служит тот факт, что удельные поверхности для большинства видов организмов, преимущественно продуцентов, населяющих Землю, значительно больше поверхности самой Земли, исчисляемой в метрических единицах, без учета полных поверхностей всех толщ осадков и сложных трехмерных субстратов биотического и абиотического происхождения. То есть удельные поверхности растений превышают площадь поверхности Земли в разы, а осадочные породы в почвах

и донных отложениях — на порядки. При этом удельные поверхности минеральных и биотических субстратов связаны с плотностью живых организмов, осваивающих данные биотопы. Так как в работе рассматриваются пространственные составляющие среды с привязкой к ней количественных характеристик биоты, емкость получила название «пространственно-биотопическая».

Классификация подходов к оценке емкости среды. На сегодняшний день наибольшее распространение в экологии получили емкость среды Ферхюльста — Пирла, экологическая емкость, вместе с ней приемная, перерабатывающая, буферная, и несущая, или хозяйственная емкость. Таким образом, при попытке структурирования проблемы можно обозначить основные этапы и концептуальные предпосылки при подходах к оценке емкости среды. Пределы роста численности популяций, сообществ и экосистем изначально были определены понятием емкости среды. Вместе с тем четкие количественные оценки емкости среды затруднены по причине высоких динамических свойств биоты и сложных балансовых характеристик ее структурных элементов. Цели для оценки той или иной популяции или ресурса определили изначально узкие границы в отношении емкости среды для отдельных изучаемых видов, что нашло отражение в уравнении Ферхюльста — Пирла, в основе чего лежат зависимости конкуренции, хищничества, паразитизма. Данная модель апробирована на многих живых организмах и получила наиболее широкое распространение. В конце прошлого столетия появился ряд разнонаправленных понятий емкости среды с различными методологическими оценками динамических свойств биоты. Среди них можно отметить экологическую емкость среды и смежных с ней — буферную, перерабатывающую, приемную емкости (Заика, 1981; Емельянов, 1984; Никаноров, Лапин, 1990; Лаврик, Мережко, Сиренко, Тимченко, 1991; Horriya, Hiraano, Hosoda, Hirano, 1991; Кораблева, 1993; Гриб, Лаврик, Мережко, Якубовский, 1993; Протасов, 1994а; Мусихина, 2009; Хрусталев, 2009; Капшина, Никифоров-Никишин, Юдаев, 2011; Емкость среды обитания…, 2013; Быстров, 2015; Красуцкий, 2015; Безгубов, Часовников, 2015; Часовников, 2016; Ковачева, Печенкин, Никонова, Борисов, Чертопруд, 2016). В этих подходах оценивается не емкость среды по вмещению определенного биоценоза или популяции, а способность этого биоценоза, часто вместе с ландшафтом, переработать

внесение какого-либо аллохтонного вещества биотического или абиотического происхождения без нарушения самого ценоза и его структурных элементов. Эти подходы обусловлены возрастанием антропогенной нагрузки на экосистемы различного иерархического уровня, в результате которой часто происходят их деградация и разрушение. Энергетический подход в продукционной экологии обусловил развитие концепции несущей, или хозяйственной емкости, в которой оценка воздействия тех или иных факторов производится уже в отношении не только локальных экосистем, но и биосферы в целом с нарушением ее балансовых характеристик и связей с газовыми константами атмосферы (Тимофеев-Ресовский, 1962; Заварзин, 1984; Грин, 1993; Holdgate, 1994; Горшков, 1995; Данилов-Данильян, Лосев, 2000; Данилов-Данильян, 2005). В основе этой концепции лежат правила констант энергопотоков в невозмущенной биоте: правило 5 % использования фотосинтетиками — первичными продуцентами солнечной радиации, правило 1 % использования первичной продукции вторичными консументами, правило 10 % перехода энергии по различным трофическим звеньям и т. д. Ближе всех к оценке емкости среды в системе «биоценоз — биотоп» были микробиологи, внесшие понятие емкости поглощения (Новогрудский, 1936, 1956; Gunnison, Marshall 1937; Tschapek, Garbosky, 1950; Звягинцев, 1973, 1987). Правда, в этом случае все эксперименты ограничивались отдельными культурами микроорганизмов и оценка производилась на массы навески субстрата, то есть показатели двухмерного и трехмерного пространства не учитывались. Дополнительным препятствием являлась сложность определения удельных поверхностей природных сред, состоящих из сложных конгломератов (почв, илов), представленных набором различных по размеру фракций с различными показателями пористости: межагрегатной, внутриагрегатной, капиллярной. При этом во всех трех подходах в отношении емкости среды исследуются динамические и метаболические характеристики биотической компоненты, но не пространственные составляющие самой среды. О пространстве биотопа судят по степени реализации биотического потенциала. В конечном счете на первый план емкости среды для той или иной формы биоты и биосферы в целом выходят показатели численности и биомассы. Биоразнообразие здесь вторично, хотя оно тоже ведущий атрибут емкости среды, но емкости другой — качественной.

Размер структурной дифференцировки среды определяет емкость в отношении разнообразия. Чем больше структурная разнокачественность (то есть больше различных по структуре сред в одном ландшафте или биотопе) среды, обеспечивающая различные параметры газовых и жидкостных потоков, тем благоприятнее условия для увеличения биоразнообразия. Иными словами, чем больше в пределах экосистемы геохимических циклов и звеньев. Таким образом, при оценке емкости среды используется три основных подхода: аккумулятивно-фильтрационный, балансово-энергетический и пространственно-численный (табл. 1).

Таблица 1

Классификация подходов и критериев к оценке емкости среды

1. По методическим и методологическим подходам		
Аккумулятивно-фильтрационный подход	Балансово-энергетический подход	Пространственно-численный подход
2. По объектам оценки		
По отношению к среде (ландшафту)	По отношению к биоте	По отношению к биоте, внешнему воздействию и биотопу
3. По экологическим дискретным единицам		
Популяция и биоценоз	Биоценоз и биосфера	Биоценоз и популяция
4. По биологическим параметрам		
Численность, биомасса	Биомасса	Разнообразие, биомасса и численность
5. По критериям и значениям оценки		
Потенциальная	Реализованная	Потенциальная и реализованная

Аккумулятивно-фильтрационный подход включает экологическую, буферную, приемную, перерабатывающую, поддерживающую, ассимиляционную емкости. Балансово-энергетический подход определяется несущей емкостью. Пространственно-численный подход включает емкость Ферхюльста — Пирла, емкость поглощения, плотностно-зависимые эффекты и пространственно-биотопическую емкость. В настоящей работе производится попытка оценки пространственных характеристик среды, связанных с количественными показателями биоты: численностью, биомассой.

Таким образом, можно рассматривать емкость для дискретных форм в виде критерия численности, емкость для континуальных форм — по критерию обилия и плотности, а точнее, полноты трехмерного заполнения пространства. Емкость для биомассы рассматривается в массово-долевых соотношениях с биотопом. Емкость для продукции отражает емкость для биомассы в зависимости от скорости оборота живого вещества, определяемого доминирующей экологической формой организма. Емкость ресурсная и метаболическая опять же определяется биологическими константами. Емкость энергетическая определяется трофическим уровнем, качеством и количеством энергетического ресурса, будь то излучение или химическая реакция. То есть скоростью потока образования биомассы, с одной стороны, и химического и энергетического ограничения — с другой. Рассмотрение всех подходов к оценке емкости среды демонстрирует следующую картину. Превалирование деструкции над продукцией, как индикатор лимита емкости среды, обусловлено в части давления жизни химическим фоном метаболитов, в части давления среды — ограничением пространства и энергии в виде ресурсов.

Таким образом, в контексте емкости среды оценивается в первую очередь численность или плотность организмов. Биомасса имеет второстепенное значение, определяемое численностью. Реже всего рассматривается емкость в части биоразнообразия. При этом существует множество теоретических предпосылок, объясняющих увеличение разнообразия биоты, но четкие подходы к оценке размерных характеристик среды, влияющих на увеличение разнообразия, практически отсутствуют. Поэтому вопрос дискретности биоты в оценке емкости среды выходит на первый план.

Проблемы понятия и объединение различных подходов к оценке емкости среды. На сегодняшний день продолжается процесс дифференцировки различных подходов и определений емкости среды, отмеченный в 1990-х годах А. А. Протасовым (1994). Основные различия выражаются в подходах к разным фазам и стадиям одного динамического процесса. Перерабатывающая, приемная, буферная, экологическая емкости, описывающие аккумуляцию и переработку аллохтонного вещества, больше определяются балансовыми характеристиками и долевыми ролями различных по функционированию компонентов биоты, ресурсов, метаболитов, которые лежат

в области сложных взаимодействий, в связи с чем та или иная емкость может не только значительно и достоверно флуктуировать, но и качественно меняться. Пределы емкости среды при этом различны по причине разных подходов к знаковым точкам бифуркации системы, которые, по сути, являются этапами перестройки биотической системы и экологической среды, в каждой из которых свои индикаторы. И здесь на первый план выходят адаптивная составляющая биоты к биотопу и баланс этих адаптивных взаимодействий. Чем более многофункциональный баланс с большим количеством прямых и обратных связей между биотой и биотопом, тем система устойчивее. Хозяйственная емкость в конечном счете также опирается на ландшафт и геохимическую обстановку, в которой обитает биота (Гильманов, 1978). Изменение двух вышеуказанных характеристик среды может значительно менять постоянные энергопотоков. Однако некоторые из закономерностей стабильны, например трофические балансы. Это позволяет рассматривать динамические аспекты емкости. Встает вопрос о динамике емкости среды, или динамической емкости. Продуктивность, или скорость оборота живого вещества традиционно не рассматривалась в оценке емкости среды. Однако этот показатель отражает важные характеристики среды, позволяющие проходить биоте тот или иной цикл с определенной скоростью. Вместе с тем многие характеристики продуктивности биоты нашли отражение в концепции хозяйственной емкости среды.

Само понятие «емкость» подразумевает в первую очередь величины пространства и, как следствие, связанное с ним время. Вопрос, насколько емкость динамична во времени, определяется характеристиками этой емкости или параметрами, которые можно использовать для измерения этой емкости. И здесь они значительно различаются, если мы рассматриваем биотическую среду и абиотическую. Биотическая среда, соответственно, более динамична, и емкость динамична вместе с ней.

Касаемо вопроса о динамике емкости среды можно выделить еще одну проблему, связанную с определением понятия. Здесь также может существовать противоречие в названии, так как емкость — стационарная характеристика, а среда может быть динамичной. Среда, так же как и биота, имеет структуру и динамику. Соответственно, емкость среды также может меняться, то есть быть

динамичной и вариабельной во времени. Динамика емкости среды традиционно рассматривается по критерию динамики численности. Однако динамические показатели среды охватывают более сложные взаимодействия биоты с биотопом и эволюцию абиотической среды, не связанную с биотой. По сути, исследования динамики емкости среды в отношении абиотических показателей отсутствуют. Тем не менее описаны основные модели, ограничивающие рост тех или иных популяций и связанные с пределами емкости среды. Рассмотрим традиционные модели динамики численности в контексте емкости среды. Две наиболее общие из них рассматриваются для организмов с различными стратегиями адаптации к среде обитания. Это так называемый *S*-образный и *J*-образный рост численности той или иной популяции, демонстрирующий пластичность адаптационных свойств данной популяции к условиям той или иной среды (рис. 1).

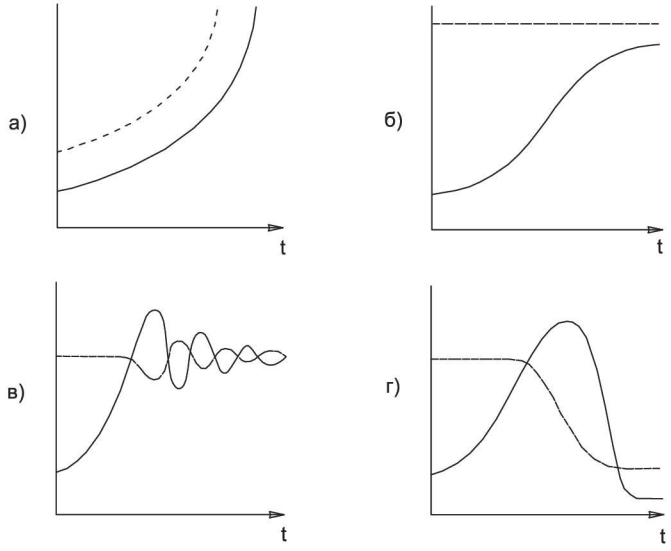


Рис. 1. Типы динамического поведения живых систем
(Ризниченко, Рубин, 1993):
а) неограниченный J-образный рост; б) ограниченный S-образный рост; в) затухающие колебания; г) коллапс

С позиций динамики среды обе формы роста — это лишь одна из фаз более сложного, длительного колебательного процесса развития популяции или биоценоза, что было установлено в акклиматизационных работах и при культивировании различных организмов (Зенкевич, 1940). Кривая, наблюдаемая при акклиматизации вида в новых условиях среды, соответствует модели б) на рис. 1 или начальной фазе кривой роста на рис. 1в). Во всех этих моделях пределы емкости среды интерпретируются верхними пороговыми величинами колебаний численности. А величина амплитуды колебаний регламентирует размеры емкости среды. Г. Ю. Ризниченко (1993) и Т. Миллер (1993) также приводят модели затухающей волны (рис. 1в) и коллапса (рис. 1г) популяции или сообщества. Коллапс в этом случае можно рассматривать как вымирание популяции или сообщества на определенном биотопе. Во всех остальных случаях рост популяции увеличивается до определенных пределов, а в дальнейшем сопровождается падением численности.

Таким образом, в динамике колебаний численности живых организмов минимальные и максимальные значения на протяжении длительного периода могут значительно меняться (рис. 2). То есть в пределах обычных колебаний могут наблюдаться макро- и микроколебания, как по размеру волны, так и по частоте волн, что на рис. 2 наблюдается в отношении непарного шелкопряда и ондатры.

Эти микро- и макропики в колебаниях численности, как правило, охватывают более длительную динамику наблюдений. Кроме того, процессы динамики численности могут сопровождаться как затухающей волной, так и возрастанием амплитуды колебаний (рис. 3). Следует отметить, что колебания также наблюдаются внутри биологически дискретных единиц — биологические ритмы, конформационные и другие колебания биологических молекул.

Очевидно, что в природе происходят колебания как количественных показателей самой биоты, так и среды в виде ресурсов и биотопических пространств. Первые колебания более динамичны, поэтому чаще и используются для оценки емкости среды.

В связи с вышеперечисленными фактами можно обосновать положение о том, что колебания численности организмов не отражают в полной мере характеристик емкости среды, что обусловлено двумя важными обстоятельствами. Во-первых, колебания происходят как в связи с изменениями характеристик абиотической среды

обитания, так и посредством биотических факторов, то есть взаимоотношений отдельных видов друг с другом (рис. 4).

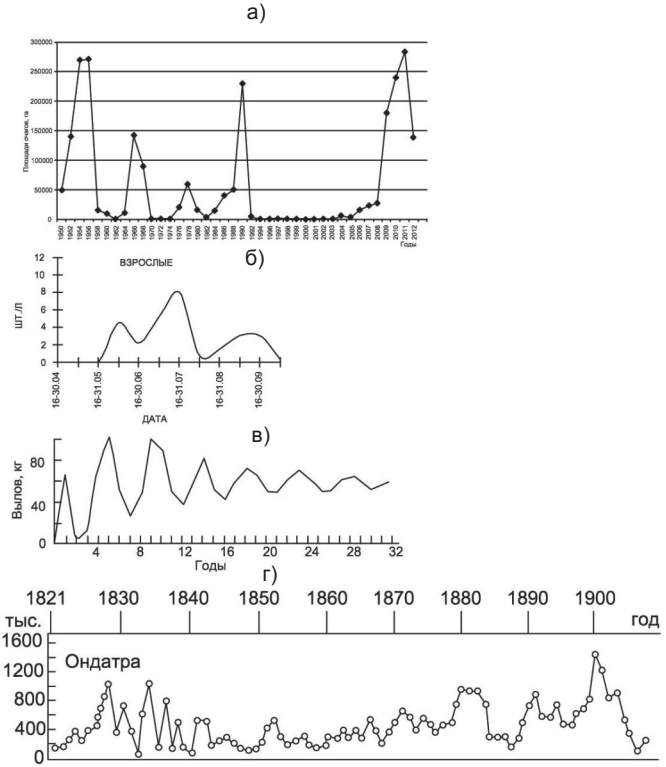


Рис. 2. Многолетняя динамика численности различных животных: а) непарный шелкопряд (Колтунов, Ердаков, 2013); *б) артемия* (Литвиненко, 2009); *в) окунь* (Меншуткин, 1971); *г) ондатра* (Ризниченко, Рубин, 1993, 2004)

Во-вторых, при таком подходе не рассматриваются параметры собственно среды, которая определяет как емкость для изучаемого вида, так и емкость для видов, с которым изучаемый вид конкурирует (Гительзон, 1984; Корж, Акимов, Заховалко, 2016). То есть в этом случае наблюдаются только критерии емкости для одной формы организмов и количественного наличия того или иного ресурса, однако в природе простая взаимосвязь «организм — ресурс»

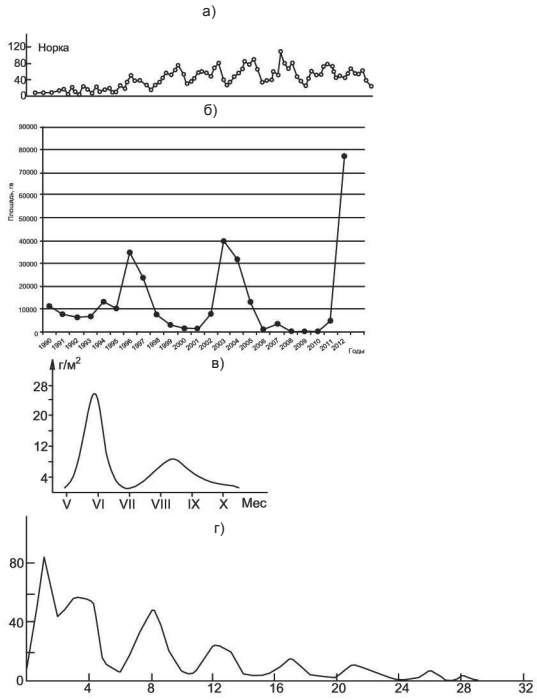


Рис. 3. Возрастание амплитуды колебаний численности:
а) норка (Ризниченко, Рубин, 1993, 2004)
и б) непарный шелкопряд (Колтунов, Ердаков, 2013)
Снижение амплитуды колебаний численности:
в) фитопланктон Белого моря (Алексеев, 1976)
и г) речной окунь (Меншуткин, 1971)

без влияния других организмов и абиотических факторов на данную зависимость практически невозможна. В тех случаях, когда оцениваются колебания и рост сообществ и биоценозов, емкость Ферхюльста — Пирла соприкасается с несущей емкостью, так как необходимо учитывать энергетические ресурсы, поступающие для данного биоценоза из соседних биотопов. В этом случае биотоп-донор и биотоп-акцептор функционально связаны. Но, так как биота ускоряет, дифференцирует и ингибирует биохимические, геохимические и биогеохимические потоки, точно оценить те или иные ресурсы во взаимосвязи со средой на сегодня представляется

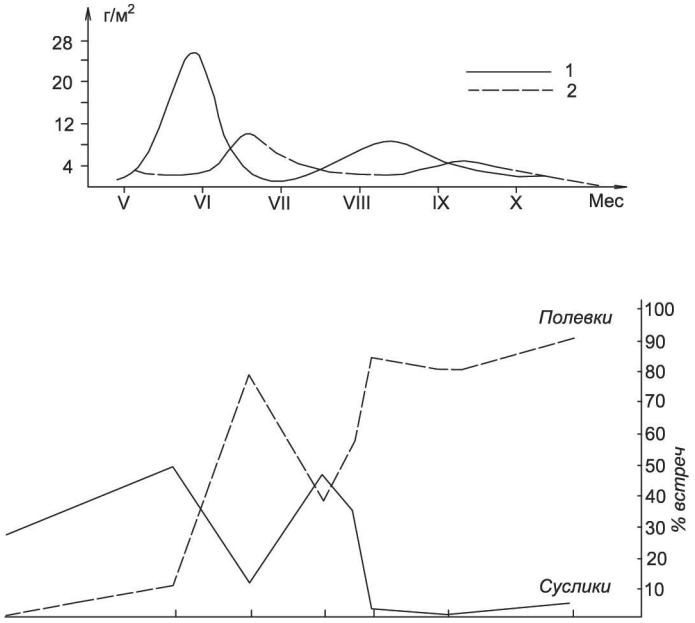


Рис. 4. Изменение динамики численности фито- (1) и зоопланктона (2) в водной экосистеме (Алексеев, 1976) *и полевок и сусликов в наземной экосистеме* (Формозов, 1952)

довольно сложно. Рано или поздно в динамике емкости среды встает вопрос о направлении и общей функциональной роли геохимических потоков, реализуемых биотой.

Впервые на эти вопросы попытался ответить В. И. Вернадский (1937, 1978). При этом вопрос об увеличении и уменьшении емкости среды остается открытым. Эволюция жизни и рост массы биосферы свидетельствуют об увеличении емкости среды для биоты как в количественном, так и в качественном отношении. Однако вопрос о механизме и векторах увеличения емкости среды требует не только дискретного подхода в отношении биоты, но также континуального и качественного и в целом остается открытым. Следует отметить, что с экологических позиций дискретность и континуальность биоты — это энергетические стратегии механизма выживаемости организмов. Большинство континуальных форм биоты в той или иной мере представлены дискретными формами. Однако

континуальные формы также могут рассматриваться на примере не только функциональной, но и пространственной континуальности, то есть абсолютной. Примерами таких форм могут служить бактериальные биопленки, альгобактериальные маты и мицеллиальные структуры грибов. Все эти структуры занимают как бы промежуточное положение между тканевыми структурами многоклеточных организмов и функционально выверенными экосистемами. С некоторой долей условности к подобным структурам можно отнести и лесные массивы. То есть биота в зависимости от структурных или динамических подходов представлена в различной степени дискретными или континуальными формами, распределенными тем или иным образом в пространстве. Емкость же подразумевает в первую очередь размеры — пространство, то есть масштабы, ограничивающие дискретность и континуальность биоты.

2. ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ СОСТАВЛЯЮЩИЕ СРЕДЫ ДЛЯ ЖИЗНИ

Специфика жизни на границах раздела фаз. Биосфера, обозначенная В. И. Вернадским как «пленка жизни», приурочена в развитии к трем основным разделам фаз: жидкость — твердое тело, газ — твердое тело, жидкость — газ. Данные фазовые переходы разделяют три основные геосферы Земли: атмосферу, гидросферу, литосферу. При этом понятие о бактериальных биопленках, развивающихся на всех вышеперечисленных разделах фаз, на сегодняшний день прочно вошло в обиход микробиологов. Развитие жизни на трех различных разделах фаз обусловлено различием в них физических и физико-химических характеристик. Поэтому особенности формирования ценозов из одноклеточных и многоклеточных организмов в этих условиях значительно различаются. В мире прокариот жизнедеятельность определялась силами адсорбции. После появления эукариот и в особенности многоклеточных организмов жизнь столкнулась с силами гравитации. Началась дарвиновская эволюция. Стало возрастать разнообразие морфологических форм живых организмов. Первоначально развитие многоклеточных форм жизни во многом определялось механикой биотопа и другими абиотическими факторами среды. В дальнейшем развитие морфологических изменений определялось также физическими взаимодействиями между различными организмами. В целом чем крупнее живой организм, тем сильнее его жизнедеятельность обусловлена силами гравитации. С выходом жизни на сушу влияние сил гравитации на увеличение разнообразия морфологических форм организмов значительно возросло. Таким образом, с начала появления жизни биосфера увеличивала свое значение в трехмерном пространстве, особенно после появления многоклеточных организмов, что достигло максимума в виде сложных трехмерных сообществ из биоценозов высших растений.

Следует отметить несколько принципиальных различий в жизни биоты на разных разделах фаз. Разделы фаз «жидкость —

твердое тело» и «газ — твердое тело» позволяют существовать живым организмам и их сообществам на вертикальных поверхностях в отличие от раздела «жидкость — газ», где жизнь ограничена горизонтальными поверхностями. Известно, что когезивные свойства наибольшее значение имеют на разделе сред «жидкость — твердое тело». Развитие биопленок и матов микроорганизмов на этом фазовом разделе имеет наибольшее распространение в природе по сравнению с разделами «жидкость — газ» и тем более «газ — твердое тело». Раздел «жидкость — твердое тело» включает в себя по сравнению с двумя другими фазовыми разделами значительно больший набор так называемых сил адсорбции, куда входят химические взаимодействия, электромагнитные, гидрофобные и гидрофильные свойства, силы Ван-дер-Ваальса и т. д. (Звягинцев, 1973, 1987). Данные фазовые взаимодействия в последние несколько десятилетий пополняются новыми свойствами, изученными супрамолекулярной и коллоидной химией (Лен, 1998; Попов, 2004; Суздалев, 2009; Стид, Этвуд, 2007). Важно отметить, что развитие биопленок на разделе «газ — твердое тело» при отсутствии влаги (воды) очень затруднено ввиду отсутствия ряда химических реакций и взаимодействий, гидрофобных и гидрофильных характеристик. При этом особенности бактериальных биопленок, позволяющие им развиваться на трех различных разделах фаз, заключаются в том, что они погружены в межклеточный матрикс, выполняющий защитные свойства и создающий аналог водной, гелевой среды. Также бактериальные биопленки и различные обрастания в водной среде могут развиваться на вертикальных поверхностях в отличие от биоценозов зарослей высших растений, способных развиваться лишь на горизонтальных поверхностях в силу большего влияния сил гравитации. Гидробиологи разделяют водные экосистемы на две подсистемы: пелагическую и бентосную, развитие которых и обусловлено приуроченностью к двум фазовым разделам (Алимов, 2000). Однако раздел «жидкость — твердое тело» в отличие от «газ — жидкость» характеризуется гораздо большей неоднородностью и в то же время устойчивостью, что способствует более высокому разнообразию и продуктивности литоральных и бентосных сообществ по сравнению с пелагическими.

Плотность организмов в двухмерном и трехмерном пространстве различных сред. Гидросфера — более плотная среда

в сравнении с атмосферой, и тем не менее жизнь в ней приурочена к разделам фаз «жидкость — газ», «жидкость — твердое тело». Ввиду высокой плотности в воде также могут как свободно плавать, так и «парить» в различных толщах ряд довольно крупных организмов, не имеющих специальных приспособлений для активного передвижения (Алеев, 1963; 1986). В воздушной среде передвигаться в газовых толщах могут лишь виды, приспособленные для полета, размер свободно парящих в воздухе организмов ограничен бактериями, актиномицетами и спорами различных растений и грибов (Грегори, 1964). По этой причине в водной среде плотность большого количества гидробионтов оценивается в трехмерном пространстве: $см^3$, $м^3$. В наземно-воздушной среде, кроме микроорганизмов, численность почти всех животных и растений оценивается в двухмерном пространстве: $см^2$, $м^2$, га, $км^2$. Тем не менее в водной среде численность многих гидробионтов по разным причинам оценивается в двухмерном пространстве. Это касается крупных гидробионтов, таких как рыбы, для которых, несмотря на их большую изученность, до сих пор слабо исследованы пространственные характеристики, в частности высота их агрегаций: стай, стад, «косяков». По традиции в большинстве случаев численность рыб оценивается в экз./$м^2$, экз./га, экз./$км^2$ и очень редко в отношении молоди и специальных исследованиях агрегированности стад — в экз./$м^3$ (Трусканов, Щербино, 1966; Пермитин, Половков, 1979; Китаев, 1994; Руденко, 2000). Во втором случае численность бентосной инфауны, также по традиции, оценивается в экз./$см^2$, экз./$м^2$ на горизонтальной поверхности, тогда как, по сути, она распространена на различную глубину в толще илов, песков, грунтов (Методика изучения биогеоценозов…, 1975; Методические рекомендации…, 1984а, 1984б). Опять же исключения составляют специальные исследования о пространственном распределении видов в донных отложениях.

Аналогичная ситуация наблюдается в отношении наземных экосистем, в частности в исследовании почв. Микробиологи, в свою очередь, при изучении численности используют навески в отношении тех или иных субстратов: тыс. кл./г, млн кл./г, млрд кл./г; реже — кл./мл или кл./$см^3$ (Романенко, Кузнецов, 1979; Романенко, 1985; Звягинцев, 1987; Кузнецов, Дубинина, 1989; Заварзин, 2003). В лабораторных условиях с искусственными субстратами чаще оценка производится в двухмерном пространстве: кл./поле

зрения, кл./мм^2, кл./см^2. В плотных и инертных средах, таких как вода, почвы и донные отложения, вертикальное распределение флоры и фауны определяется сменой концентраций микроэлементов, газовых компонент и других факторов среды в различных толщах, которые также различны по высоте для каждого вида. Помимо геохимических факторов в водной среде высота распределения агрегаций и сообществ различных гидробионтов определяется такими факторами, как фотический слой, гидрофронт, термоградиент и др. В атмосфере помимо характера распределения газов высота распространения биоты определяется влажностью.

Удельные жизненные поверхности и удельная плотность живых организмов. С создания общей теории относительности и построения четырехмерного пространства времени в физике прошло почти столетие, пока данные законы стали проецировать на сложные экосистемы (Мусатов, 1994; Алимов, 2000). Вопросы выяснения плотности живых организмов в контексте конкретной среды обитания берут начало в исследованиях Гилярова (1944), рассматриваются в работах Хатчинсона (1969), Численко (1981) и разбираются более основательно экологами в конце XX столетия. В последние два десятилетия получен ряд зависимостей, связывающих размер определенной среды, биотопа или ареала с размерами и численностью различных живых организмов (Китаев, 1994; Мусатов, 1994; 2001; Алимов 2003а, 2003б, 2006, 2008). Данная закономерность, впервые отмеченная М. С. Гиляровым (1944), получила в настоящее время название «удельное жизненное пространство» или «удельная жизненная поверхность». Основное положение данного определения заключается в том, что размер среды определяет оптимальный или максимально возможный размер организма и его максимальную плотность, которая может длительное время существовать в данной изолированной среде при постоянных условиях. То есть на самых маленьких площадях наибольшую численность могут иметь самые маленькие живые организмы, а для существования самых крупных организмов требуется максимально большое пространство. Снижение удельного жизненного пространства на особь с ростом плотности организмов сказывается на уменьшении размеров этих особей, сокращении продолжительности жизни, ускорении оборачиваемости живого вещества (Мусатов, 1994). Эти закономерности позволили установить величины мак-

симальной плотности для организмов определенного размера. Так, В. Я. Пушкарь (1987) и В. Д. Федоров (1969) для фитопланктонного сообщества указывают уравнение Nмакс. $= aV^{-1,5(-1,25)}$, где Nмакс. — максимальная численность, млн экз./л, V — объем клетки, мкм^3; для более широкого размерного спектра пелагиали Azam и Ammerman (1984) приводят уравнение $N = 3{,}52w^{-0{,}969}$, где w — масса сырого вещества; для рыб Л. И. Серебровым (1976), а также Horwood и Cushing (1978) для пелагических рыб приводится уравнение $N = 0{,}0688(0{,}0606)l^{-3(-2{,}65)}$, где l — длина рыбы, м[1]. В. Б. Цейтлиным (1986) для биоты океана от бактерий до рыб получена зависимость $w = 0{,}042l^{2{,}75}$, где l — размер организма. Для почвенных организмов значение степенного коэффициента b по различным данным в разных широтах колеблется в пределах –0,86…–1,1. Для наземных млекопитающих Peters (1983) приводит следующие зависимости: $N = 103w^{-0{,}93}$ для растительноядных и $N = 15w^{-1{,}16}$ для хищных, где N — плотность экз./км^2, w — масса, кг.

Пространство и размер среды обитания также определяют биоразнообразие. Так, А. Ф. Алимовым (2000) установлена положительная зависимость числа видов рыб различных континентов Земли с площадью бассейнов отдельных рек и представлена уравнением: $n = 0{,}134S^{0{,}544}$, где n — число видов, S — площадь водоема. Сходные закономерности получены и для других гидробионтов, однако авторы признают, что на разнообразие влияют не только количественные характеристики среды (площадь и глубина озер, площадь ландшафтов и биотопов), но и качественные: pH, концентрация гидрокарбонатов, минерализация, количество ярусов в лесах. Также установлено, что в сообществах с меньшим разнообразием средняя масса животных ниже, чем в более разнообразных сообществах. Последнее положение подтверждается концепцией трофического каскада, где большое разнообразие способствует появлению дополнительных трофических уровней в виде, например, хищников, а также продукционной экологией в виде большего количества энергетических и материальных ресурсов, поступающих в среду и позволяющих аккумулировать биогены и увеличивать биомассу. В численном выражении можем проследить следующие порядки величин плотности для различных водных и сухопутных животных.

[1] В скобках в уравнении приведены данные второго автора.

Плотность наземных и водных организмов различных экологических групп и особо плотные агрегации. Рассмотрим величины плотности различных живых организмов в водных экосистемах. Плотность бактерий в 1 $см^3$ воды в среднем составляет сотни тысяч и миллионы экземпляров, в 1 $см^3$ почвы или донных отложений плотность увеличивается до миллиардов и десятков миллиардов экземпляров (Романенко, 1985; Звягинцев, 1987; Вишнякова, 1988; Рыбакова, 2000, 2002). Монослой бактерий в случае образования биопленки достигает величин в 1 млрд клеток на $см^2$. В случае многослойной биопленки может составлять от нескольких миллиардов до нескольких десятков миллиардов экземпляров на $см^2$ (Олескин, 2000). Плотность колоний водорослей и других гидробионтов размером до 1 мм на ровной твердой поверхности 1 $см^2$ достигает 6—10 экз./$см^2$ (Константинов, 1986; Протасов, 1994; Комулайнен, 2003; Шарапова, 2007; Корляков, 2010). Плотность гидробионтов размерами несколько сантиметров характеризуется величинами от нескольких единиц до нескольких десятков экземпляров на 1 $м^2$ (Зевина, 1972; Горленко, Дубинина, Кузнецов, 1977; Раилкин, 2008). Однако специализированные гидробионты перифитона, такие как водоросли, двустворчатые моллюски, усоногие ракообразные, могут характеризоваться намного более значительными величинами плотности. Структура их колоний часто напоминает биопленки микроорганизмов, состоящие из нескольких вертикальных или горизонтальных слоев.

В трехмерном пространстве водной толщи наблюдаются схожие закономерности величин плотности. Так, численность простейших, большинства форм фитопланктона оценивается величинами в тысячи, десятки тысяч, редко сотни тысяч экземпляров на 1 $см^3$ (Винберг, 1946; Крисс, 1976; Кутикова, 1984; Копылов, Косолапов, 2011). Мезозоопланктон характеризуется величинами в сотни, тысячи, редко десятки тысяч экземпляров на 1 $м^3$ (Зенкевич, 1970; Константинов, 1986; Речкалов, 2000). Рыбы размером менее 5 см достигают плотности в десятки и сотни экземпляров на 1 $м^2$ (Лапицкий, 1967, 1970; Пермитин, Половков, 1979; Герасимов, 1983; Корляков, 2011). Плотность стай рыб размером 5—10 см оценивается величинами 10—30 экз./$м^2$ (Федоровский, 1960; Трусканов, Щербино, 1966; Радаков, 1972; Китаев, 1994; Руденко, 2000; Корляков, 2010).

Плотность насекомых в лесах оценивается величинами в сотни-экземпляров на 1 $м^2$ (Воронцов, 1982; Захваткин, 2001). В лесах для

дендробионтов разными исследователями указываются величины: 100—220 экз./м^2, 270—350 экз./м^2, 130—220 экз./м^2; для пауков — 77—330 экз./м^2 (Яхонтов, 1969; Литвинова, Шляхтенок, Овчаренко, 1980; Астраханский заповедник, 1991; Грюнталь, 2010). Хортобионты характеризуются численностью в десятки экземпляров на 1 м^2, редко в сотни. Так, на лугах двукрылые характеризуются численностью 26—46 экз./м^2, долгоносики — 30—35 экз./м^2, жужелицы — 18—46 экз./м^2, прямокрылые — 1—150 экз./м^2, щелкуны и личинки — 120—130 экз./м^2 (Радкевич, 1970; Сапегин, 1985; Росс, Росс, Росс, 1985; Шляхтенок, 1986; Тамарина, 1990; Ольшванг, 1992). Педобионты в степных почвах имеют численность 120—180 экз./м^2, в лесных почвах численность оценивается в 424, 2000, 10 000 экз./м^2 (Гиляров, 1941, 1985; Локшина, 1962; Алейникова, 1962; Веремеев, 1980; Молодова, 1982; Хотько, Литвинова, 1982; Бабьева, Зенова, 1983; Чеснова, Стриганова, 1999; Стриганова, 2011). То есть численность педобионтов в различных почвах колеблется в пределах сотен и тысяч экземпляров на 1 м^2.

Численность муравьев в муравейнике колеблется от 500—900 тыс. до 1,5 млн. Численность муравьев не в муравейниках может достигать 1500 экз./м^2, но, как правило, характеризуется значительно меньшими величинами, в муравейниках плотность может достигать 1 млн/м^2. При этом жилая площадь муравейника составляет 15—50 м^2 при 100 комнатах и глубинах до 8 м. Средняя глубина муравейника составляет 0,5—1 м при средней площади муравейника 0,8 м^2 (Фройде, 1986; Захаров, 2011). Таким образом, плотность муравьев превышает численность педобионтов на 2—3 порядка, дендробионтов — на 4, хортобионтов — на 5 порядков.

Наземные позвоночные характеризуются следующими величинами плотности. Копытные — от 1 до 13 экз./км^2 (Формозов, 1952); волки — 0,15 экз./км^2 (Исаков, Насимович, 1963); собаки — 19—22 экз./км^2; слоны — 6 экз./км^2; гнезда птиц — 19 пар/км^2, хищные птицы — 0,8 экз./км^2, птицы сорокопуты — 8—14 экз./км^2 (в кустах 47—63 экз./км^2); приматы — 90—120 экз./км^2, игрунка карликовая — 230 экз./км^2 (в отдалении водоемов — 50—60 экз./км^2). Средняя плотность людей на поверхности Земли оценивается величинами от 5 до 50 чел./км^2, что сопоставимо с приматами и копытными животными. Плотность людей в городах может

достигать 11 тыс. чел./км^2. Численность людей в городах превышает численность приматов на 2—3 порядка, численность копытных — на 4—5, хищников — на 6—7 порядков. Таким образом, динамика увеличения плотности человеческих популяций в городах имеет сходство с агрегацией популяций муравьев в муравейниках. В связи с этим встает вопрос о пороговых величинах плотности в сложно организованных популяциях.

Нами была проанализирована динамика увеличения плотности населения с ростом численности населения городов (рис. 5). Для подсчета плотности использовалась выборка городов из различных широт, различных государств, стран с различной плотностью населения. Плотность населения анализировалась в выборках по городам с численностью: 0,5—10 тыс., 10—50 тыс., 50—100 тыс., 100—250 тыс., 250—500 тыс., 500—1000 тыс., 1000—5000 тыс., 5000—10 000 тыс., более 10 000 тыс. чел. По каждой группе выборка составляла от 20 до 30 городов, за исключением городов с численностью свыше 10 млн чел. (9 городов). Рост плотности населения в городах наблюдается с увеличением численности населения этих городов при статистически значимой зависимости ($p = 0{,}0003$). Уравнение характеризовалось зависимостью $P = 375{,}760N^{0{,}3466}$, где P — плотность населения (чел./км^2), N — численность в городе (тыс. чел.). Согласно рис. 5, экспонента начинается с населения 1 млн чел., снижение плотности наблюдается в городах с населением более 10 млн. Таким образом, урбанистические плотностно-зависимые пределы можно обозначить единицей 10 млн чел., где начинается стационарная фаза.

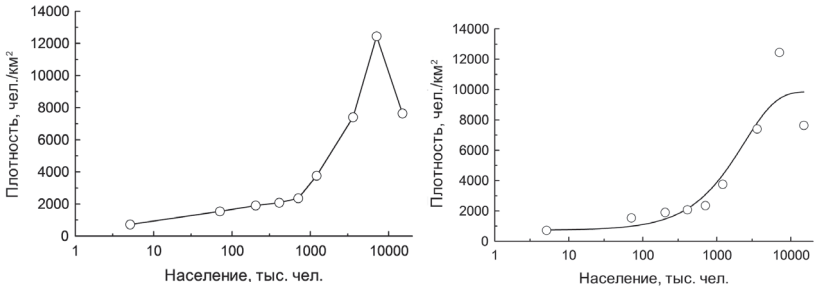


Рис. 5. Рост плотности населения в городах с увеличением численности населения этих городов

Муравейник в отличие от города более плотно укомплектован, пространство оптимально организовано, структура характеризуется четкими химическими связями и популяция генетически однородна (Захаров, 2011). Генетическая разнокачественность и иной комплекс коммуникативных связей у населения людей в городе требует большей дифференцировки пространства. Важно отметить, что эволюция увеличения агрегаций и плотности населения различных животных имела общие черты, то есть первичные муравейники и термитники не характеризовались настолько высокими величинами плотности. Подобным образом первые города-поселения, создаваемые несколькими семьями или диаспорами, отличалась гораздо меньшей плотностью и более выверенной структурой построек, часто характеризующейся радиальной симметрией (Генинг, Зданович, Генинг, 1992; Мусатов, 2013).

Наблюдаемые особо сложно организованные сгущения животных исследователи связывают с эмерджентными свойствами. Следует также отметить, что сложно организованные популяции с высокой плотностью, такие как муравейники, термитники, сообщества сот пчел и города с людьми, наблюдаются преимущественно у наземных животных, что может объясняться большим количеством коммуникативных связей в воздушной среде, а также более высокой скоростью передачи информации и потоков энергетических ресурсов.

Поверхностные экоморфы. По всей вероятности, более 95 % видов живых организмов на планете представлено формами, специализированными для освоения сложных поверхностей растений и минеральных и органических частиц в толщах отложений. Силы гравитации, как отмечено выше, ограничивают размеры свободно передвигающихся в воздухе организмов, которые в толще атмосферы представлены спорами грибов, растений, бактерий и некоторыми самыми мелкими бактериальными клетками, преимущественно в этой среде не размножающимися. В свою очередь водные толщи, занимающие около 70 % оболочки Земли, предоставляют большие возможности для их освоения биотой без жесткой привязки к границам разделов фаз, где силы гравитации уже не могут играть решающую роль в связи с более высокой плотностью воды. Каждый таксон характеризуется специфичными морфологическими особенностями, позволяющими ему осваивать тот или иной биотоп

с характерными формами рельефа. Рассмотрим различные таксоны животных, внешнее строение которых адаптировано к освоению тех или иных трехмерных поверхностей (рис. 6).



Рис. 6. Доля видов среди основных таксонов животных, приспособленных к передвижению по сложным трехмерным субстратам

Из млекопитающих, насчитывающих 5,5 тыс. видов, 1,2 тыс. видов приходится на рукокрылых и 2,3 тыс. — на грызунов; на приматов приходится 400 видов, на землеройковых — 400 видов. А хищные, многие из которых также осваивают сложные трехмерные древесные субстраты, насчитывают около 270 видов. Парнокопытных и непарнокопытных, передвигающихся исключительно по двухмерным поверхностям, еще меньше — 230 видов. То есть большая часть (76 %) млекопитающих приурочена к древесным растениям и углублениям почв (см. рис. 6).

Птицы, освоившие преимущественно древесные ярусы, насчитывают 9,7 тыс. видов. Исключения составляют пингвины, страусы и небольшое число других видов передвигающихся по суше, общая численность которых составляет несколько десятков, то есть 99 % птиц представлено формами, специализированными для стоянок на сложных поверхностях, о чем свидетельствуют специализация их нижних конечностей (см. рис. 6).

Пресмыкающиеся, так же как и птицы, представлены высоким видовым разнообразием, насчитывающим 9,4 тыс. видов. Из них ящерицы составляют — 5,9 тыс., змеи — 2,5 тыс. видов. Таким образом, большинство пресмыкающихся, за исключением крокодилов, варанов и гигантских черепах, представлено формами, также адаптированными к передвижению по сложным трехмерным субстратам.

Образ жизни земноводных полностью приурочен к нескольким разделам фаз.

Так как рыбы — самый богатый в видовом отношении таксон (33 тыс. видов) среди позвоночных и широко представлен в морских и пресноводных экосистемах, мы его рассмотрим отдельно. Рыбы интересны тем, что, как принято считать, вся их жизнь приурочена к свободному парению в толщах вод. Однако при детальном изучении морфофункциональных особенностей рыб выяснилось, что данные позвоночные также в образе жизни придерживаются определенных разделов фаз. Ю. Г. Алеев (1963) по функционированию и образу жизни выделил донных, придонных и придонно-литоральных рыб. Вместе с тем систематика рыб и структуры их ихтиоценов явно демонстрирует освоение рыбами мирового океана вдоль двух разделов фаз: «вода — воздух» и «вода — дно океана». Академик Н. В. Парин (1988) приводит большое количество морфологических, физиологических и ценотических доказательств, свидетельствующих в пользу эволюционного распространения рыб по дну океана. Современные данные инвазионной ихтиологии также свидетельствуют в пользу более быстрого освоения водных экосистем преимущественно придонными и литоральными видами (Алимов, Богуцкая, 2004; Корляков, 2011). По нашим данным, эти виды составляют более 80 % всех инвазионных форм (Корляков, Нохрин, 2014). Из пресноводных рыб численностью 8 тыс. видов 3 тыс. видов приходится на карповых рыб и 3 тыс. — на сомовых. По функциональной экоморфологии Ю. Г. Алеева (1963), все сомовые и более 80 % карповых рыб относятся к придонным формам, имеющим усики и другие характеристики морфологии, обеспечивающие им специализацию в освоении сложных поверхностей.

Если рассматривать беспозвоночных, то тенденции к увеличению соотношения доминирования видового богатства поверхностных экоморфов растут в геометрической прогрессии. Рассмотрим типичные примеры. Среди членистоногих, насчитывающих 1,2 млн видов, 1—1,1 млн приходится на насекомых, 120 тыс. — на пауков и всего 70 тыс. видов — на ракообразных. Абсолютное доминирование насекомых, освоивших нишу гетеротрофов, обитающих на наземных растениях, также обеспечивающих большую часть массы наземной биосферы, обусловило гигантское видовое разнообразие как первых, так и вторых. Здесь наблюдается симбиоз не только метаболический и физиологический, но и морфофункциональный. Если рассматривать самый богатый в видовом отношении таксон

членистоногих, то на ракообразных — организмы, приспособленные к открытым толщам воды, приходится менее 1 % всего разнообразия членистоногих. И более 99 % составляют насекомые и пауки, специализированные для освоения сложных субстратов, а не к парению в толще воды (см. рис. 6). Следует отметить, что 10—15 % видового разнообразия ракообразных также представлено бентосными формами, приуроченными к разделам фаз «твердый субстрат — жидкость». Если рассматривать группу первичноротых, то на долю моллюсков, то есть организмов, приспособленных к освоению разделов двух фаз, но неспособных осваивать плотные среды, приходится 200 тыс. видов. А на все формы червей, включая наиболее крупные таксоны плоских (25 тыс. видов) круглых (25 тыс.), кольчатых (18 тыс.), приспособленных к плотным средам, приходится около 70 тыс. видов. То же относится к отмеченным выше планктонным многоклеточным животным, которые представлены преимущественно ракообразными, передвигающимися в толще воды, численность которых, также оценивается в 70 тыс. видов. Среди моллюсков брюхоногие составляют — 80 %, двустворчатые — 19 %, и лишь малая часть, насчитывающая менее 1 %, представлена свободно передвигающимися пелагическими формами — головоногими (см. рис. 6).

Доминантность поверхностных экоморфов наблюдается и у других гидробионтов, таких как водоросли. Таксоны зеленых, диатомовых, динофлагелят и красных водорослей, отличающихся большим количеством бентосных и перифитонных форм, насчитывают тысячи и десятки тысяч видов, тогда как эвгленовые, золотистые, желто-зеленые, криптофитовые водоросли, представленные преимущественно планктонными формами, насчитывают по нескольку сотен видов.

Растения, грибы и микроорганизмы, осваивающие плотные среды (почвы, илы), отличаются намного более значительным видовым разнообразием по сравнению с различными таксонами животных и сопоставимы лишь с членистоногими. Грибы насчитывают, по разным оценкам, от нескольких сотен тысяч до миллиона видов, покрытосеменные — более 300 тыс., водоросли — более 100 тыс. видов.

Сопоставимые порядки числа видов растений, грибов и насекомых свидетельствуют о метаболических константах их вза-

имодействий, что подтверждает трофический и биохимический симбиотизм. С грибами у растений — трофический симбиотизм. С насекомыми у растений помимо трофического — воспроизводственный и миграционный симбиотизм, поэтому число видов насекомых несколько превышает число видов растений.

В целом различные организмы по образу жизни распределены по трем основным разделам фаз твердого, жидкого и газообразного вещества. Однако эти разделы фаз в большинстве случаев не двумерны, а трехмерны, что подтверждает разнообразие форм, специализированных для освоения сложных субстратов. Таким образом, биосфера земли как пленка жизни подразделена на множество биопленок в виде ярусов, слоев, толщ различных по пространственным, метаболическим или структурно-функциональным характеристикам.

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Период, объем и объекты исследований

Исследования проводились с 2008 по 2017 год. Район исследований — экотонный макроландшафт Южного Урала, представленный горно-лесной, лесостепной, степной зонами, а также лотическими и лимническими водоемами с различным уровнем трофности. Экспериментальная часть базировалась на лабораториях экологии водных сообществ, экологии микроорганизмов Челябинского государственного университета, лабораториях Челябинского государственного медицинского университета, Южно-Уральского государственного университета и лабораториях Института минералогии ИГЗ УрО РАН. Всего обработано более 600 выборок грунтов и вырезанных проб различных фитоценозов. Также изучено 150 проб биотопов созданных в искусственных условиях. Объектами исследований являлись величины удельных поверхностей и удельного объема растительных сообществ, почв, донных отложений и связанных с этими величинами показателей численности и биомассы животных, заселяющих вышеперечисленные субстраты. Изучались также метаболические свойства биоты и структурные характеристики среды, определяющие пространства биотопов.

3.2. Изучение биотопической структуры растительных сообществ

Исследования в природных условиях. В наземных экосистемах для выявления связи численности беспозвоночных с поверхностями и массой растений исследования проводились на различных фитоценозах и монокультурах растений. Растительные сообщества были

представлены хвойными лесами, березовыми подлесками, кустарниковыми ярусами сосновых лесов, искусственной дендрофлорой города Челябинска, степными травами. В водных экосистемах изучались заросли нитчатых водорослей и высших водных растений.

Исследования в экспериментальных условиях. Для выявления связи численности беспозвоночных и микроорганизмов с поверхностью растений проводили экспериментальные исследования с поли- и монокультурами в аквариумах и чашках Петри. Исследования в аквариумах проводились отдельно с микроорганизмами, беспозвоночными и всем комплексом гидробионтов вместе с рыбами и макрофитами. Выращивание биопленок цианобактерий производилось в питательной среде на агаре и стерильных грунтах. Биопленки выращивались при свете люминесцентных, светодиодных ламп и дневном свете. Для определения удельных поверхностей и удельного объема использовались тропические виды растений и водорослей, которые культивировались до максимального развития зарослей. Отдельные виды водных растений выращивались в монокультуре и отдельно в поликультуре до максимального развития зарослей в экспозиции от 3 до 8 месяцев, при температуре 23—29 ºС. Мощность люминесцентных ламп составляла от 26 до 40 Вт. Световой день составлял 8 ч. Из развитых зарослей мерным стаканом и сачком с перетяжкой по аналогу работы на водоемах вырезались пробы растений для определения их удельного объема (Корляков, 2011). Кроме того, в условиях аквариума изучалась биотопическая приуроченность брюхоногих моллюсков и характеристики их роста в наборе условий с различным количеством зарослей макрофитов.

Сбор материала. Для сбора материала пришлось вернуться к разработкам программы академика В. Н. Сукачева 1920—40-х годов, где были разработаны специальные приборы — биоценометры (Сукачев, Дылис, 1974; Катанская, 1981). Сконструированный нами биоценометр (80 × 80 × 80 см, объем 0,5 м³, площадь охвата дна водоема 0,6 м²) был модифицирован для изучения водных и наземных зарослей (Корляков, 2010) (рис. 7). Также использовался специально сконструированный сачок с перетяжкой (площадь охвата дна водоема 0,16 м²) для ловли рыб, обитающих среди зарослей водных растений (Корляков, Нохрин, 2011). С помощью вышеописанных орудий вырезались пробы «нитчатых» водорослей и макрофитов с мутовчатым листорасположением. Численность и биомасса плотвы,



Рис. 7. Процесс изъятия ротана-головешки (Perccottus glenii) из зарослей элодеи канадской (Elodea canadensis) выборки, взятой биоценометром на озере Плодушка

окуня, серебряного карася и верховки в озерах Уелги, Плодушка и заливе реки Миасс определялась площадным методом (Лапицкий, 1967; 1970). Плотность скоплений верховки в летний период также определялась методом фотографирования и далее проецировалась на площадь литорали в водоеме. Численность и распределение по акватории европейской корюшки, сига, плотвы, окуня в озере Б. Кисегач определялись комбинированным методом с использованием гидроакустических приборов (эхолот Side Finder) и контрольных обловов крючковыми снастями (Трусканов, Щербино, 1966; Пермитин, Половков, 1979; Китаев, 1994). Численность и биомасса зообентоса и зоопланктона определялись стандартными методами (Методика изучения биогеоценозов…, 1975; Методические рекомендации…, 1984а, 1984б). Для срезания травы при определении удельного объема полуводных растений использовались уголки из проволоки, которые представляли собой квадраты с отсутствующей одной гранью в виде буквы «п». Эти уголки вертикально погружались в плотные заросли тростника, рогоза, осок, после

чего открытой гранью уголок опускался вниз, принимая горизонтальное положение. Растения, попавшие в уголок, после этого срезались, и определялся объем данной пробы. Для исследований выбирались заросли растений, представленные преимущественно одним видом, или где его доминанта составляла более 90 % по массе. Пробы брались на участках зарослей с минимальной долей (менее 5 % по массе) или полным отсутствием второстепенных видов, представленных у сухопутных растений нижним ярусом почвенной подстилки и обрастаниями «нитчатых» водорослей на водных растениях.

Определения площадей зарослей макрофитов и других биотопов (литораль, профундаль) производились по методу В. М. Катанской (1981), точки на акватории отмечались с помощью системы JPS. Съемка глубин на открытой акватории производилась с помощью эхолота Side Finder. После этого с помощью программы AutoCAD 2004 определялась площадь биотопа в процентном соотношении от площади всего водоема. Общая численность и биомасса рыб проецировались как на весь водоем, так и на отдельные биотопы.

Площадь поверхности растений. После вырезания проб макрофитов с мутовчатым листорасположением измерялась площадь отдельных мутовок в начале, середине и конце побега и вычислялись средние значения, и далее модельных (эталонных) участков длиной 10 см (рис. 8, 9).

При определении площади поверхности стебля его форму принимали за «цилиндр». Таким образом, по 8—10 пробам находили среднюю удельную поверхность модельного участка растения длиной 10 см. Полная поверхность надземной части растения (plant area index) в пробе определялась с помощью модельных участков, которые проецировались, помимо массы, на общую длину растения в выборке и определялись по формуле

$$PAI = (Ss + (Sl \times n(l)) \times 10 \times Lf, \quad (3)$$

где PAI — полная поверхность растения, Ss — средняя площадь поверхности стебля модельного участка, Sl — средняя площадь поверхности (односторонней и двусторонней) мутовки модельного участка, $n(l)$ — среднее количество мутовок в модельном участке, Lf — общая длина растения в выборке (Корляков, 2010).

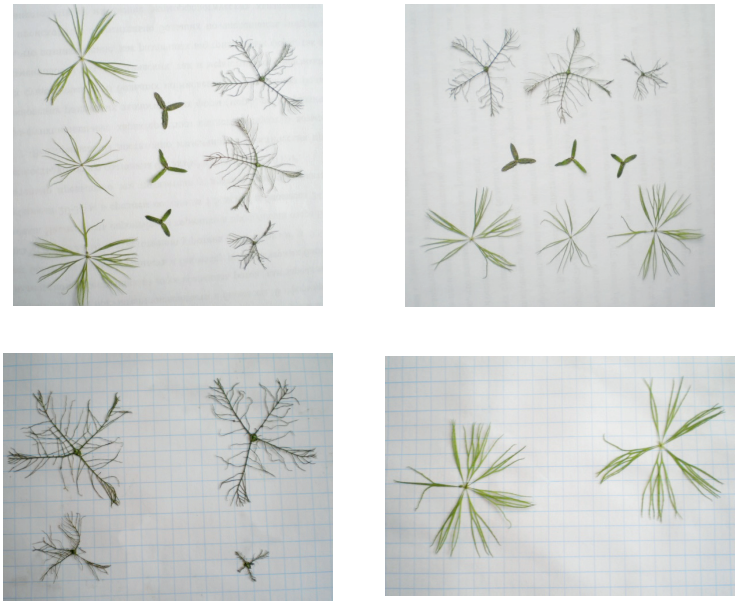


Рис. 8. Мутовки основных форм макрофитов (роголистник темно-зеленый Ceratophyllum demersum, элодея канадская Elodea canadensis, уруть мутовчатая Myriophyllum verticillatum) внутренних водоемов, используемых при промерах для определения удельных поверхностей

Площадь поверхности нитчатых водорослей родов *Spirogira*, *Ulothrix* и цианобактерий определялась подобно стеблям высших растений по диаметрам «нитей» и трихом, которые имели цилиндрическую форму (Миничева, Зотов, Косенко, 2003). Для определения удельных поверхностей водорослей брались небольшие объемы проб — 1—2 см³. Площадь поверхности древесных видов определялась согласно методикам лесной биогеоценологии (Уткин, Ермолова, Уткина, 2008). Удельная поверхность травянистых и полуводных растений с очерёдным листорасположением определялась площадным методом путем наложения модельных листьев на картографическую бумагу.

Объем растений. Для определения объема растения каждого вида вырезались ножницами с рамкой из зарослей в 5—7-кратной повторности. Высота зарослей различных видов растений определялась по верхней границе. Пробы брались с краев и из центра



Рис. 9. Элодея канадская (Elodea canadensis) с отдельной мутовкой около миллиметровки и обозначениями эталонных участков в начале, середине и конце побега

зарослей: у водных растений — также с краев перед глубинной частью литорали водоема. Высота зарослей погруженных видов растений также определялась специальной мерной линейкой по верхней границе зарослей растений и по высоте срезанных биоценометром растений. Далее после просушки до влажного состояния в мерных сосудах и ксилометрах определялся объем вырезанных участков зарослей. Исследования проводились согласно общепринятым методикам (Шенников, 1964. С. 97—98; Зенкевич, 1970; Сукачев, Дылис, 1974; Методика изучения биогеоценозов…, 1975; Катанская, 1981).

Подсчет животных на различных растениях. Численность подвижных микроорганизмов на нитях цианобактерий и водорослей подсчитывалась в полях зрения по фазам развития цианобактериальных биопленок или альгобактериальных матов. Одновременно с простейшими и нематодами подсчитывалось число трихом и нитей водорослей в полях зрения. Выращивание биопленок цианобактерий

производилось в аквариумных условиях с обилием различных гидробионтов. Численность беспозвоночных подсчитывалась путем разбора каждого стебля с мутовчатым листорасположением, извлеченного из пробы вырезанной биоценометром или сачком с перетяжкой. Для изучения пространственной структуры фитофильных беспозвоночных заросли «нитчатых» водорослей и макрофитов разрезались по высоте, и изучалось вертикальное распределение зоофитоса и зооперифитона. В многоярусных водных фитоценозах также поочередно брались пробы зарослей плейстофитов и гидатофитов, для выявления биотопического предпочтения, вертикальной структуры распределения беспозвоночных и определения удельных поверхностей полидоминантного фитоценоза. Пробы для подсчета беспозвоночных и рыб брались в различных по трофической структуре водоемах, где изучались все наиболее массовые в водном резервуаре макрофиты и водоросли. Пробы брались вручную на различных участках зарослей: у берега, в центре зарослей и у кромки зарослей перед открытой акваторией. После из растений извлекались рыбы, подсчитывались их численность и масса, в том числе сеголеток (рис. 10). Численность и биомасса рыб и беспозвоночных исходя из площади охвата активных орудий лова пересчитывалась на 1 м² дна водоема и 1 м² площади поверхности различных растений, вырезанных приборами. Для определения коэффициента уловистости крупных особей ротана-головешки перед взятием проб в озере Плодушка и заливе на реке Миасс заросли макрофитов по краям перегораживали сетями с диаметром ячей 18—20 мм. Доля рыб, пойманных биоценометром, составляла проценты по соответствующим возрастным группам от общего количества рыб, пойманных и биоценометром и сетями, и являлась коэффициентом уловистости.

В наземных экосистемах численность беспозвоночных подсчитывалась путем их сбора с травянистых растений, вырезанных биоцентометром, и ветвей деревьев, снятых с помощью сачка с перетяжкой. Далее численность беспозвоночных пересчитывалась на 1 м² поверхности земли и 1 м² поверхности различных растений, вырезанных приборами. Для изучения вертикальной структуры беспозвоночных пробы поочередно брались с двух-трех ярусов: травяного, кустарникового и древесного.

Численность крупных позвоночных точно определять в малых масштабах древесных фитоценозов даже на сегодняшний день до-



Рис. 10. Рыбы в зарослях водных растений
и в процессе их извлечения из растений и подсчета.
Сверху вниз: европейская щиповка, малая южная колюшка,
ротан-головешка

статочно затруднительно и, как правило, для этого используются комплексные методы (Формозов, 1952).

По ярусам и подлескам могут быть подсчитаны птицы, которые, однако, являются наиболее динамичной группой, и величина

ошибки в определении их плотности на небольших подлесках может быть очень высока.

Млекопитающие в лесных экосистемах умеренных широт представлены преимущественно грызунами, осваивающими почти все ярусы. Эти животные также отличаются большой активностью и мобильностью. Так как в целом плотность позвоночных оценивается в больших масштабах (га, км^2), а наши исследования ограничивались небольшими площадями (мм^2, см^2, м^2, редко — га), для дальнейших экстраполяций и моделирования мы ограничились литературными данными о плотности наземных позвоночных.

3.3. Изучение биотопической структуры донных отложений и почв

Исследования в природных условиях. Для исследования распределения беспозвоночных и микроорганизмов в донных отложениях проводились классические натурные исследования с взятием проб на различных биотопах, в водоемах, различающихся по гидродинамике и трофической структуре. Лимнические водоемы представлены озерами: М. Теренкуль, Б. Кисегач, Плодушка. Лентические полупроточные водоемы представлены: Шершневским водохранилищем (Тобол-Иртышский бассейн), Троицким водохранилищем (Тобол-Иртышский бассейн), прудом Станкомаш, Краснокаменным прудом, заливами и старицами на реках Миасс и Урал. Лотические экосистемы представлены реками Миасс и Урал. Пробы брались на различных природных биотопах: галечнике, гравии, песчанике, илистом песке, различных илах. Для взятия проб использовался дночерпатель Петерсона. После разбора проб грунты просеивались через набор геологических сит и определялась массовая доля различных по размеру фракций в каждой пробе. Кроме того, для определения фракционного состава мелкодисперсных илов и глинистых осадков помимо геологических сит с долями ячеек от нескольких миллиметров до нескольких десятков микрометров использовались мембранные фильтры с долями от микрометров до сотен нанометров.

Исследования в экспериментальных условиях. Параллельно с этим проводились экспериментальные исследования по заселению биотой искусственных биотопов в виде набора контейнеров

с различным размером фракций. Эти исследования проводились в двух типах водных экосистем: искусственных — аквариумах, и естественных — различных по трофической структуре водоемах. Для этого в специальные контейнеры, разделенные на ячейки (S — 10 см^2, h — 1 см^2), засыпались горные породы в наборе различных размерных фракций: 10—20; 5—10; 3—5; 2—3; 1—2; 0,5—1; 0,1—0,5 мм и менее 0,1 мм. Затем данные контейнеры выставлялись в водоемы на мелководные участки (рис. 11).

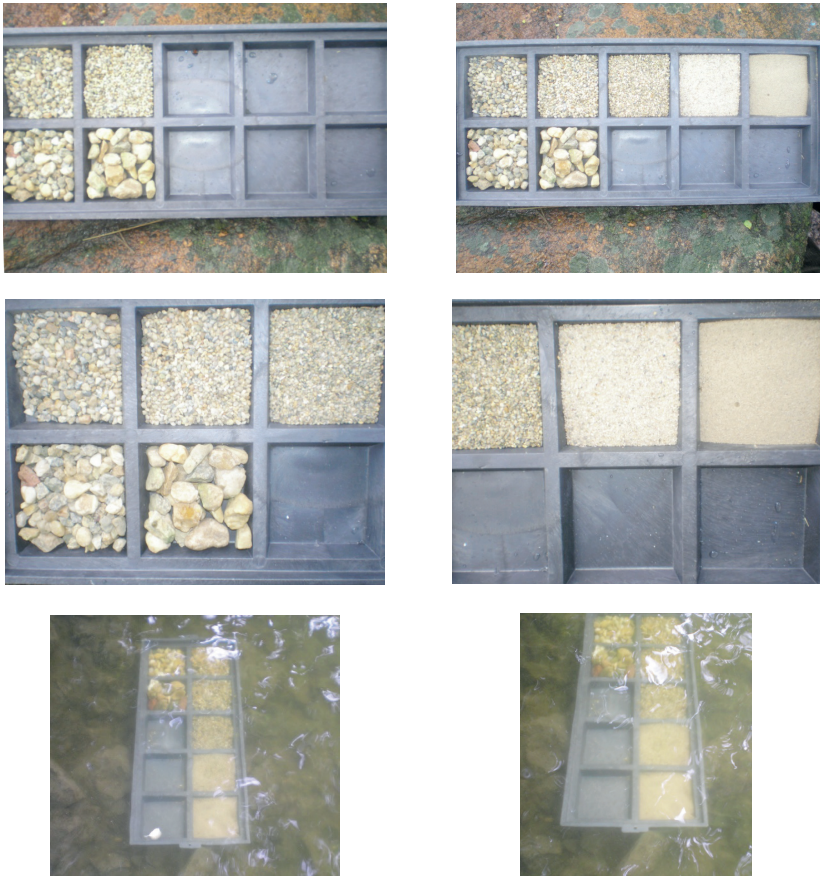


Рис. 11. Контейнер с емкостями, засыпанными грунтом, различного размера: 10—20; 5—10; 3—5; 2—3; 1—2; 0,5—1; 0,1—0,5 и менее 0,1 мм

Раз в месяц проводился учет численности, биомассы и разнообразия различных беспозвоночных, заселивших набор биотопов с различным размером фракций. Аналогично в аквариумных условиях изучался рост численности микроорганизмов в грунтах с набором различных по размеру фракций. Вместе с тем изучалось изменение структуры мелких фракций донных отложений, которые были представлены горными породами и набором глинистых минералов. Для этого глинистые минералы помещались в колбы, в каждой из которых после этого культивировался тот или иной микроорганизм, гидробионт или сообщество. Контролем являлась экспозиция глинистых минералов в стерильных условиях. После этого в различных экспозициях сопоставлялись данные по увеличению высоты глинистых отложений в контроле с этими же глинистыми отложениями при наличии живых организмов. Также определялось изменение пористости различных минералов после культивирования бактерий, цианобактерий, водорослей и грибов на приборе ASAP Micromeritics 2020. Для определения удельной поверхности использовалась модель многослойной адсорбции БЭТ. Объем микропор был вычислен с помощью модели Хорвата — Кавазое. Объем мезопор был определен по ветви десорбции с использованием модели капиллярной конденсации БДХ. Отдельной линией экспериментов было встряхивание и перемешивание колб и пробирок для искусственной имитации циркуляции воды и лотической гидродинамики.

В наземных экосистемах также были подготовлены контейнеры с двумя типами емкостей (длина, ширина, высота: 10 × 10 × 1,5 см и 30 × 30 × 15 см), в каждую помещались грунты различного размера: галька, гравий, песок, глинистые частицы. Затем эти контейнеры выставлялись в различной экспозиции в двух типах экосистем — лесных и степных. Эксперимент проводился в двух направлениях: первая группа контейнеров имела дно в виде сита для просачивания воды в случае дождей, во второй группе дно контейнеров было герметичным и емкость представляла собой обыкновенный таз. В первом случае изучалось влияние аккумуляции влаги структурой самого биотопа, а также фактора проникновения почвенных микроорганизмов, тепла и т. д. Во втором случае изучалось формирование герметичного, изолированного геохимически биотопа, проникновение биоты в который осуществлялось лишь сверху вниз. Часть

контейнеров была размещена на досках в 20—30 см от поверхности земли, вторая группа контейнеров вкапывалась в почву. Раз в месяц проводился учет численности, биомассы и разнообразия различных беспозвоночных, заселивших набор биотопов с различным размером фракций.

Для изучения роста численности беспозвоночных, преимущественно моллюсков, и динамики увеличения их размера в зависимости от удельных поверхностей среды проводили эксперименты в наборе одинаковых аквариумов (30 × 30 × 40 см), в каждый из которых засыпали различный объем грунта. Каждую неделю измеряли рост моллюсков, подсчитывали их численность. Также для выявления оптимальных условий биотопа моллюски выращивались в наборе аквариумов с грунтами различного размера: галечник, гравий, мелкий гравий, песок.

Определение удельных поверхностей и удельного объема. Удельные поверхности искусственных толщ различных размерных фракций определялись по формуле

$$Sb = N \times Sd \times P, \quad (4)$$

где Sb — удельная поверхность биотопа, N — число частиц в пробе, Sd — удельная поверхность частицы данного размера, P — коэффициент пористости без учета субкапиллярных пор.

В отдельных случаях удельная поверхность ряда проб, взятых из водоемов, определялась также по данной методике с предварительным просеиванием различных фракций через ряд сит после соответствующей просушки. Для этого определялись массовая доля и количество частиц каждой фракции, а также коэффициент пористости каждой фракции. Микропористость и удельная поверхность фракций горных пород менее 0,5 мм и глинистых минералов определялась с помощью порозиметрии (ASAP Micromeritics 2020). Размер пор для определения удельной поверхности учитывался до субкапиллярного (0,001 мм), исходя из того, что даже в случаях проникновения микроорганизмов в поры менее 1 мкм они не могут там размножаться вследствие отсутствия свободного пространства и капиллярных сил, обусловливающих динамику водной среды в данных порах. В более крупных фракциях учитывались макропоры (> 0,1 мм) и микропоры (< 0,1 мм), в том числе капиллярные 0,1—0,001 мм.

Удельный объем крупных частиц определялся последовательным помещением ряда различных по размеру фракций в мерный сосуд. По объему вытесненной воды определялся удельный объем каждой из фракций.

Для определения удельных поверхностей и удельного объема осадочных пород донных отложений были использованы наиболее распространенные по геометрической форме минералы и осадочные породы. Это породы плоской, вытянутой цилиндрической формы, сложной трехмерной изометрической формы и округлой формы. Также отдельно удельный объем и удельная поверхность определялись у всего набора геометрических форм минералов и горных пород: куба, октаэдра, тетраэдра, ромбододекаэдра, пентагондодекаэдра, ромбоэдра, трапецоэдра, призмы и бипирамиды. Некоторые из этих форм в дальнейшем использовались в экспериментах с искусственными биотопами. При экспериментах в аквариумных условиях для определения удельного объема и последующей экспозиции отбирались породы осадочного типа из естественных водоемов тектонического происхождения, так как полученные искусственно фракции могут иметь завышенную пористость вследствие различных взрывных эффектов и механических разрушений.

Следует отметить, что глинистые минералы характеризуются широким набором различных по конфигурации форм в виде сложных пластинок, трубок, игольчатых структур и т. д. Дополнительную сложность вызывают их маленькие размеры, в связи с чем эти маленькие структуры могут значительно изменять свое взаимное расположение не только вследствие сил изменения адсорбции на границах раздела фаз, но и вследствие сил, обусловленных сложными высокомолекулярными органическими и биоорганическими соединениями, а также изменения химического состава среды. А в результате этого могут значительно меняться показатели удельного объема и удельных поверхностей глинистых минералов. Ряд данных (Вальков, Казеев, Колесников, 2014) свидетельствует о большом разбросе показателей удельного объема глин (0—75 %) и илов (2—90 %). Следует отметить, что современная порозиметрия позволяет работать только на чистых минеральных структурах, без органических прослоек. Изучение пространственного распределения коллоидных, глинистых, илистых частиц может быть изучено с помощью специальной фиксации с использованием электронной

микроскопии. Динамическая составляющая пространственного распределения данных фракций может быть изучена физико-химическими методами, применяемыми, например, в супрамолекулярной и коллоидной химии. Изучение пространственного распределения различных глинистых минералов на поверхностях нитчатых водорослей производилось методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), изучение пространственной структуры гидрофильных межклеточных матриксов водорослей и бактерий — с использованием тепловизора (Fluke Ti400). Для этого межклеточные матриксы, предварительно высушенные с различными минералами и размерными фракциями и без них, искусственно увлажнялись, после чего изучалась динамика распределения влаги в данных различно структурированных органоминеральных комплексах.

3.4. Исследования с экспериментальными биотопами

Искусственные биотопы в природных условиях. Искусственные биотопы в природе представлены антропогенными конструкциями, которые в наземных экосистемах составляют заброшенные строения, а в водных экосистемах — затонувшие корабли и другие сложные трехмерные объекты. В первых нетипичные для природы биотопы наиболее изучены в части заселения их орнитофауной, в меньшей степени — энтомофауной. Во вторых в отношении водных искусственных рифов наиболее изучено заселение их ихтиофауной и в меньшей степени беспозвоночными и обрастаниями. Наиболее широкое исследовательское экспериментальное направление получили «искусственные рифы» для рыбного хозяйства, однако и в этом на сегодняшний день недостаточно проработаны общие методологические основы. Исключения составляют отдельные жилища для хозяйственно ценных видов, например соты для пчел и гнезда для птиц. По всей видимости, для того чтобы моделировать и строить для живых организмов те или иные искусственные биотопы, необходимо изучить пространственные характеристики природных биотопов. Мы основывались на положении о необходимости изучения в сложных трехмерных биотопах в первую очередь структурно-динамических характеристик первичных продуцентов

и нижних трофических звеньев пищевых цепей. Для этого при изучении заселения водными беспозвоночными и обрастаниями трехмерных синтетических субстратов, как и в случае с искусственными рифами для рыб использовались подручные материалы. Для экспозиции наиболее плотных субстратов использовались различные по конфигурации мочалки, прикрепленные к грузам.

Вторым, более структурно выверенным биотопом являлись специально собранные конструкции, которые представляли собой пластиковые крышки с прикрепленными на них различной длины и в различном количестве полимерными лентами. Эти ленты были прикреплены к стандартным по площади крышкам, и таким образом готовился набор искусственных биотопов с увеличением удельной поверхности полимерных лент. На этих конструкциях площадь поверхности лент или удельной поверхности составляла 10, 20, 30, 40 и 50 $см^2$ и превышала площадь поверхности дна соответственно в 2, 3, 4, 5 раз. Данные величины соответствовали удельным поверхностям макрофитов, произрастающих в водоеме. Для отдельных экспериментов готовились конструкции с удельными поверхностями из лент, превышающими площадь поверхности дна водоема в 20, 30, 50 раз, то есть на один порядок.

Третьим, еще более пространственно упорядоченным биотопом являлись синтетические губки, которые, так же как и мочалки, крепились на грузы, а центр этих губок пронизывала проволока, удерживающая конструкцию на дне водоема (рис. 12). Данные конструкции выставлялись в водоемы лимнического типа и располагались как около зарослей макрофитов и водорослей, так и на открытых литоральных участках. Губки с различным диаметром пор (0,5—5 мм) также выставлялись в лесных и степных экосистемах для изучения интенсивности заселения их герпетобионтами, хортобионтами и дендробионтами. Губки высотой от 5 до 15 см и диаметром от 3 до 12 см вставляли при полном погружении в слой почвы, ставились на почву при разрыхлении подстилки и сверху на почву без разрыхления поверхностного слоя. Во второй серии экспериментов губки накрывались прозрачными пластиковыми контейнерами и полиэтиленовыми пакетами для аккумуляции влаги в губках. Губки также дополнительно увлажнялись путем полива участков почвы под ними.

Аналогичным образом на суше и в воде выставлялись куски ваты, насаженные на проволоку, часть которых была погружена

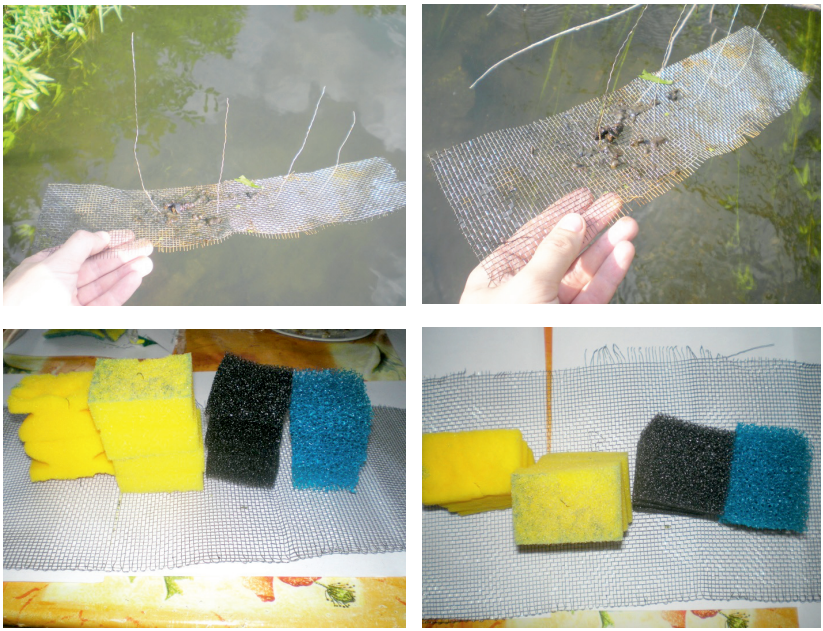


Рис. 12. Губки с различным диаметром пор (4—3 мм, 3—2 мм, 2—1 мм, 1—0,5 мм), нанизанные на проволоку и расположенные на одной площадке в порядке возрастания величины пор

в пластиковые контейнеры с порами для увеличения плотности, а часть оставалась в открытом виде (Малева, Корляков, 2015).

Искусственные биотопы в экспериментальных условиях. Исследования в экспериментальных условиях были выстроены таким образом, чтобы выявить пороговые показатели удельного объема того или иного биотопа, которые физически и геохимически ограничивают развитие биоты. Одновременно ставилась задача определить максимальные величины удельных поверхностей биотопической толщи в той или иной среде. В экспериментах использовались губки из полипропилена и пенополиуретана, что ограничивало развитие биоты лишь на поверхности материала и делало невозможным метаболическое использование биотой синтетического субстрата. Таким образом, определялись балансовые характеристики в системе «удельная поверхность — удельный объем» биотопа. Это достигалось посредством набора губок с различным диаметром пор, которые располагались в вертикальном

и горизонтальном направлениях. С уменьшением пористости, то есть с увеличением количества пор губок, увеличивалась их общая удельная поверхность и незначительно уменьшался удельный объем. Кроме того, с уменьшением пор менялись биотопические условия в градиенте размера живых организмов, заселяемых на эти губки. Велся подсчет живых и мертвых животных, извлеченных из губок. Параллельно с подсчетом численности гидробионтов, извлекаемых из губок, определялся гидрохимический состав воды в заполняемой поре. Основной акцент был сделан на азотсодержащие соединения, играющие ведущую роль в плотностно-зависимых эффектах, особенно в водной среде. Для этого также губки экспозировались в водоочистных сооружениях с анаэробной средой. Также в аквариумах, контейнерах с почвой и питательных средах с микроорганизмами подобно вате в природных условиях изучалось заселение бактериями, водорослями и грибами фибриллярных субстратов минерального и органического состава, среди которых были стекловолокно, базальтовое волокно, асбест, волосы, перья, тополиный пух, паутина и др. (Корляков, Малева, Липская, 2016). Исследования проводились в аквариумах с различным составом среды, фауны и флоры, а также в различных абиотических условиях, прежде всего световых и температурных, с различной долей органических веществ.

Содержание полиаминов в средах с различными культурами и видами гидробионтов определялось с использованием жидкостной хроматографии (ИЭиГМ УрО РАН). Концентрацию главных ионов (Cl^-, SO_4^{2-}, K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}), соединений азота и фосфора (NH_4^+, NO_2^-, NO_3^-, HPO_4^{2-}), а также ионов F^-, Li^+ и Sr^{2+} в губках, вате и зарослях нитчатых водорослей определяли методом капиллярного электрофореза. Анализ выполнен на системе «Капель 103-Р» (НПФ АП «Люмэкс», Россия) по методикам М 01-31-99 и ПНД Ф 14.1:2:4.157-99 (Методика выполнения измерения массовой концентрации катионов…, 1999; Методика выполнения измерения массовых концентраций хлорид-ионов…, 1999). Сбор данных, анализ полученных электрофореграмм и расчеты по калибровочным кривым выполнены в пакете для сбора и обработки хроматографических данных «МультиХром для Windows» (версия 1.52u, ЗАО «Амперсенд»). Активность каталазы в тканях животных и бактерий определяли фотометрическим методом. Метод основан на способности

перекиси водорода образовывать с солями молибдена окрашенный комплекс. Фотометрическая детекция образовавшегося комплекса производится при длине волны 410 нм (Королюк, Иванова, Майорова, 1988; Арутюнян, Дубинина, Зыбина, 2000).

Статистическая обработка материала. В ходе статистической обработки полученных данных для выявления наиболее общих закономерностей распределения гидробионтов в связи с гранулометрическим составом донных отложений применяли анализ главных координат. При этом в качестве меры сходства использовали коэффициенты корреляции Спирмена *rS*, а число наиболее важных координат определяли по осыпи Кэттелла. Связи считали статистически значимыми при $p \leq 0{,}05$, незначимыми — при $p > 0{,}10$. Расчеты выполнены в пакете PAST [v. 2.17c; (Hammer, 2001)]. Для статистической оценки степени связи между PAI (plant area index), с одной стороны, и численностью и биомассой рыб — с другой, использовали непараметрическую корреляцию Кендалла (Sokal, Rohlf, 1995). Расчеты и графические построения выполнены в пакете KyPlot [version 2.0 beta 15 (Yoshioka, 2002)].

4. ПРОСТРАНСТВО АБИОТИЧЕСКИХ СРЕД

4.1. Вертикальное распределение биоты и пространственные характеристики осадочных пород

В наземных условиях на границах разделов «твердый субстрат — воздух» растения достигают максимума численности, разнообразия, биомассы и объемного обилия, в водных условиях на разделе «вода — твердый субстрат» максимума достигают животные гетеротрофы и водные растения. Рассмотрим вертикальное распределение биомассы и численности живых организмов в различных геосферах.

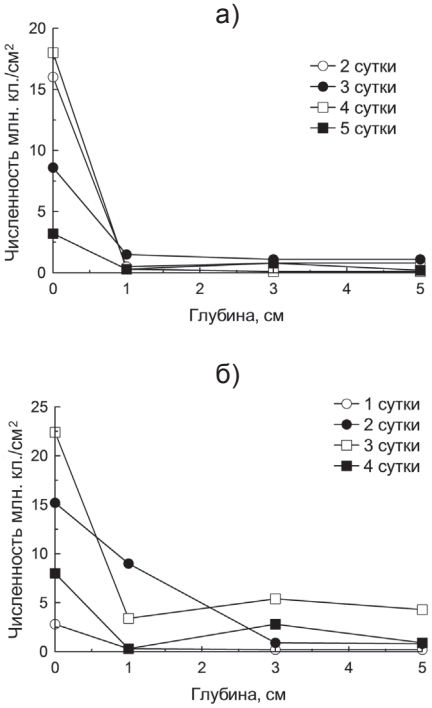
Атмосфера. Микроорганизмы и споры растений, грибов и бактерий обнаружены до высот 77 км. Плотность спор растений приближенных к воде, таких как мхи и папоротники, выше, чем у покрытосеменных и голосеменных. Также высокой плотностью при оседании отличаются споры грибов. Соответственно, скорость оседания спор с высокой плотностью, то есть более тяжелых, выше, более легкие задерживаются в воздухе дольше. При движении ветра время пребывания этих частиц в воздухе увеличивается. Осадки могут способствовать как снижению числа микроорганизмов и спор в воздухе путем их смыва, так и увеличению путем выбивания их с почвы вследствие увлажнения грибов и выделения ими спор и в результате волновых брызг в морях и океанах. Эти процессы обусловлены динамикой турбулентных и ламинарных слоев воздуха, которые очень усложняются в связи со сложностями макро- и микрорельефа, особенностями шероховатости поверхности земли, динамикой температур и т. д. В воздухе городов содержатся сотни, тысячи и даже миллионы экземпляров бактерий на 1 м^3 (Лыков, Павлова, 2014). Простейшие насчитывают единицы и десятки экземпляров на 1 м^3. Количество спор может доходить до десятков и сотен тысяч, иногда до миллионов экземпляров в 1 м^3. По данным

Ф. Грегори (1964), число пыльцевых зерен в смешанном лесу на высоте 7 см составило 31 300, на высоте 30 см — 24 200, на высоте 120 см — 20 300 шт./м^3. На высоте более 2 м численность пыльцевых зерен резко падает и составляет несколько сотен штук на 1 м^3. Такие же закономерности наблюдаются и на больших высотах вне биотопической среды различных ландшафтов. Так, пробы, взятые с самолетов над полями пшеницы на высоте 305 м, содержали 1600 шт./см^2 ловушки, на 1520 м — 190 шт./см^2, на 3050 м — 4 шт./см^2, на 4260 м — 2 шт./см^2. Как правило, на высоте более 2000 м численность микроорганизмов резко падает.

Вторая особенность заключается в том, что при приближении к какому-либо субстрату плотность спор значительно увеличивается. Если в открытой части леса плотность спор на высоте до 1 м от поверхности земли составляет десятки тысяч, то вокруг филлосферы растений — сотни тысяч. Так, вокруг филлосферы злаков на высоте 11 см плотность спор *Sporobolomyces* составила 237 000, на высоте 46 см — 170 000, на высоте 80 см — 41 000 шт./м^3 (Грегори, 1964). При аналогичной тенденции снижения спор с высотой над поверхностью Земли их плотность около филлосферы на порядок выше, чем на открытом пространстве в лесу, согласно данным Ф. Грегори (1964), что может быть обусловлено спецификой аэродинамики микробиоты в ламинарном слое воздуха.

Третьей закономерностью является то, что над городами численность микроорганизмов гораздо выше — на высоте 500 м насчитывается несколько тысяч экземпляров на 1 м^3. Так, над Москвой на высоте 2000 м концентрация бактерий составляла 650 экз./м^3, что в 4—5 раз превышало их концентрацию в загородной зоне окружающей среды (Грегори, 1964). В Париже численность бактерий составила 55 000 шт./м^3, а в рядом расположенном парке всего 7600. По разным данным, численность микроорганизмов и спор в городах может превышать численность этих же организмов на природных ландшафтах на 1—2 порядка. В океанах при удалении от береговой зоны численность наземных микроорганизмов падает. Численность микроорганизмов также снижается по мере удаления от поверхности воды в пресных и морских экосистемах. Любое увеличение механики ландшафта (волны, брызги, движение растений вследствие ветра и т. д.), как и в оживленных городах и богатых активными видами биотопах, способствует увеличению плотности микроорганизмов и спор в воздухе.

Гидросфера. Толщина бактериальных пленок на пленке воды составляет десятки микрометров, в особо продуктивных водоемах может достигать нескольких сотен микрометров, при наблюдаемом максимуме 500 мкм (Романенко, 1985), тогда как толщина пленки воды в зависимости от состава воды и количества поверхностно активных веществ колеблется от 1 до 10 мкм (Звягинцев, 1987). Плотность микроорганизмов в данной поверхностной пленке воды составляет десятки, сотни и тысячи миллионов. По данным В. И. Романенко (1985), с учетом погрешностей на методы взятия проб с водой, расположенной вне пленки воды, их численность составляет 4—9 млрд клеток на 1 мл воды. В дальнейшем на глубинах нескольких миллиметров и сантиметров от поверхности воды численность бактерий значительно снижается и обычно составляет несколько миллионов клеток на 1 мл воды (Олейник, 1997; Романенко, 1985). В малопродуктивных районах численность снижается до нескольких сотен и десятков тысяч клеток на миллилитр воды (рис. 13).



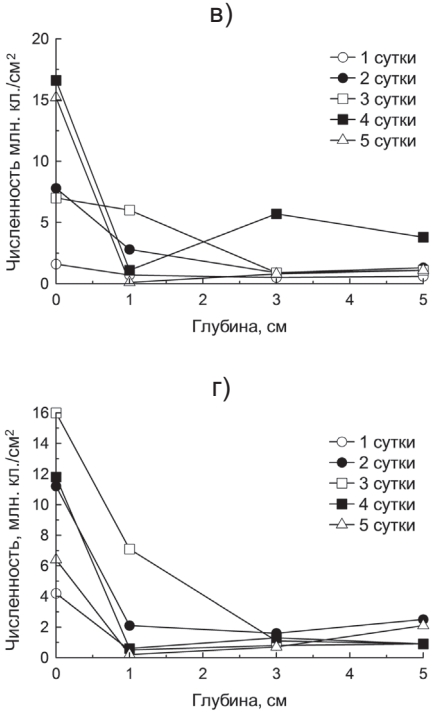


Рис. 13. Численность бактерий на глубинах 1—5 см от поверхностной пленки воды в различных средах (Романенко, 1985): *а) дистиллированная вода, б) вода из водохранилища, в) вода из водохранилища с водорослями, г) вода из водохранилища с добавкой стеблей камыша*

Аналогичная ситуация наблюдается с фитопланктоном (Крисс, 1976). Организмы зоопланктона и тем более нектона, способные активно передвигаться и рассеивать биогены, характеризуются более высокой толщей распределения от поверхности раздела фаз «вода — воздух» (табл. 2).

На глубинах 800—2000 м и в нескольких десятках метров от дна океана могут наблюдаться повышенные концентрации планктонных сообществ. В океане резкое снижение биомассы фитопланктона наблюдается на глубинах 25—50 м (от нескольких сотен миллиграммов до нескольких миллиграммов на 1 м^3), в пресных водоемах биомасса снижается на глубинах 2—6 м (от нескольких граммов до нескольких

миллиграммов на 1 м^3) от поверхности воды (Левашова, 1991; Речкалов, 2000; Бариева, 2001). В океане это способствует снижению биомассы зоопланктона на несколько бóльших глубинах — 60—80 м, что обусловлено экологической спецификой гетеротрофного сообщества, «подбирающего» первичную продукцию (Крисс, 1976). В водных толщах, приближенных к границам «вода — воздух», возникают сложные системы функционирования, обусловленные граничным эффектом, что проявляется в микробиальных петлях, описанных А. И. Копыловым (Копылов, Косолапов, 2011; Стройнов, 2014). В пределах эвфотической зоны выстраивается биоценотическая «цепочка», полностью перерабатывающая органическое вещество, то есть заново вовлекающая его во вторичный цикл. Чем больше толщина этого слоя, глубина воды, разнообразнее структура сообщества, тем эффективнее используется органическое вещество и пелагическая экосистема, приуроченная к разделу фаз «вода — воздух», становится более изолированной от донной экосистемы. Снижение численности, биомассы, обилия по мере отдаления жизни от границ раздела фаз «вода — воздух» в глубину водной среды, как и в случае с вертикальной структурой биоты в атмосфере, прослеживается на различных живых организмах: растениях (плейстофиты), животных (нейстон, плейстон), микроорганизмах. При этом для каждой таксономической группы характерны совершенно различные физические и физико-химические механизмы адаптации для жизни на фазовых разделах. Для плейстофитов — изменение плотности, для животных — увеличение гидрофобных поверхностей, для микроорганизмов — биофизические адсорбционные эффекты.

Таблица 2

Распределение биомассы (мг/м^3) зоопланктона в Тихом и Индийском океанах (Крисс, 1976)

Глубина, м	Биомасса	
	12° с. ш. — 12° ю. ш.	10—12° с. ш. и 12—40° ю. ш.
23	63	27
70	52	25
150	18	14
350	8	7
750	5	4
1500	1	2
3000	0,2	0,4

В отношении рыб также проявляется вертикальная стратификация снижения численности и разнообразия. Здесь следует отметить, что наиболее крупные животные планктофаги-фильтраторы — киты и акулы — также приурочены к наиболее продуктивной границе раздела фаз «вода — воздух». Первичная продукция в данных экосистемах отличается наиболее высокими показателями P/B (скоростями оборота живого вещества). При приближении к донным отложениям численность бактерий опять увеличивается и составляет в верхних слоях донных отложений от 1—2 до 40—50 млрд клеток на миллилитр воды (Романенко, 1985; Олейник, 1997). На разделах фаз по аналогии с ламинарным слоем в воздухе возникает граничная зона с замедленным течением и иной организацией структуры воды на микро- и наноуровне, что наблюдается на специфике функционирования перифитона и микроорганизмов (Протасов, 1994). Если вернуться к микрозональной динамике изменения плотности микроорганизмов, то можно выделить следующие закономерности. Численность клеток в поверхностном слое воды уменьшается скачкообразно. Первый скачок идет на 10 мкм, где численность снижается с миллиардов до сотен миллионов клеток на 1 мл, второй скачок — на глубине 50—100 мкм со снижением обычно с сотен до десятков миллионов клеток на 1 мл, и третий скачок наблюдается на глубине 1 см, где численность снижается до нескольких миллионов клеток на 1 мл (Романенко, 1985). Аналогичные закономерности микрозональности прослеживаются в почве, например в подстилке или водоносных горизонтах и детритовых прослойках на поверхности донных отложений.

Литосфера (почва и донные отложения). Наибольшие величины биомассы, продукции и численности живых организмов приурочены к разделам «вода — донные отложения» и «воздух — почва». Вертикальную стратификацию биоты на границах разделов фаз удобнее всего рассмотреть на примере микроорганизмов, характеризующихся наибольшим градиентом распространения в различных толщах: воздушной, водной, минеральной. Численность бактерий в верхних слоях донных отложений во внутренних водоемах и морях достигает десятков миллиардов клеток на 1 г (Романенко, 1985; Олейник, 1997). Далее в пределах нескольких сантиметров, иногда метров, численность микроорганизмов снижается до сотен, десятков миллионов. Начиная с глубин 300—500 м в толще отложений

под дном океана плотность микроорганизмов достигает миллионов клеток на 1 г, что сопоставимо с наибольшими величинами их плотности в толще воды (Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere, 2008; Inagaki, Hinrichs, 2015). Далее в зависимости от обогащенности донных отложений органическими веществами плотность микроорганизмов может снижаться до сотен, десятков и нескольких тысяч клеток на 1 г. Как правило, это наблюдается на глубинах в несколько километров (1—4 км из изученных скважин). В этих глубинах могут наблюдаться колебания численности, то есть увеличение и снижение, обусловленные термическими условиями, геохимическими показателями, пищевыми ресурсами (Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere, 2008; Huber, 2015). Эти колебания также хорошо прослеживаются в водных толщах и литосфере. Например, в океане при сходе осадков в результате регрессий некоторые слои более обогащены пищевыми ресурсами для микроорганизмов. Биота в воде меньше подвержена флуктуациям в сравнении с литосферой. Однако в водных толщах также проявляются различные физико-химические градиенты, которые используются биотой и проявляются во флуктуациях ее численности или продуктивности. Тем не менее флуктуации колебаний численности и биомассы в водной толще и глубинных осадках отличаются значительно меньшими величинами по сравнению с этими показателями на границах раздела фаз. Аналогичная закономерность распределения плотности микроорганизмов наблюдается на суше — в почве и верхних слоях земной коры (рис. 14).

Так, если в верхнем слое дерново-подзолистой почвы глубиной 10 см численность бактерий составляет 1400—1900 млн кл./г, то на глубине 15—60 см — 100—400 млн кл./г, а на глубине 100—120 см — 5—35 миллионов клеток на 1 г (Звягинцев, 1987). Выявленная нами для дерново-подзолистой почвы обратная зависимость уменьшения численности бактерий с увеличением глубины была достоверно значима и составила $p = 0{,}014$, для чернозема — $p = 0{,}01$, для темно-каштановой — $p = 0{,}041$. То же самое наблюдается на примере водорослей (Штина, Голлербах, 1976) и грибов (Мирчинк, 1976). Что касается макроорганизмов, таких как растения, грибы и животные, то их биомасса в пределах 1 м от поверхности почвы снижается на несколько порядков (9—12). От нескольких десятков килограммов на 1 м^2 в нескольких сантиме-

трах от поверхности почвы до нескольких миллиграммов на 1 м^2 на глубинах 1,5—3 м (Степановских, 2001). Аналогичная картина в отношении бентоса и перифитона наблюдается в верхних слоях донных отложений, где биомасса макрофитов и моллюсков может достигать нескольких килограммов на 1 м^2 (Зенкевич, 1970; Mann, 1973). В экосистемах черных курильщиков наблюдаются схожие закономерности снижения биоты в верхних толщах воды по мере

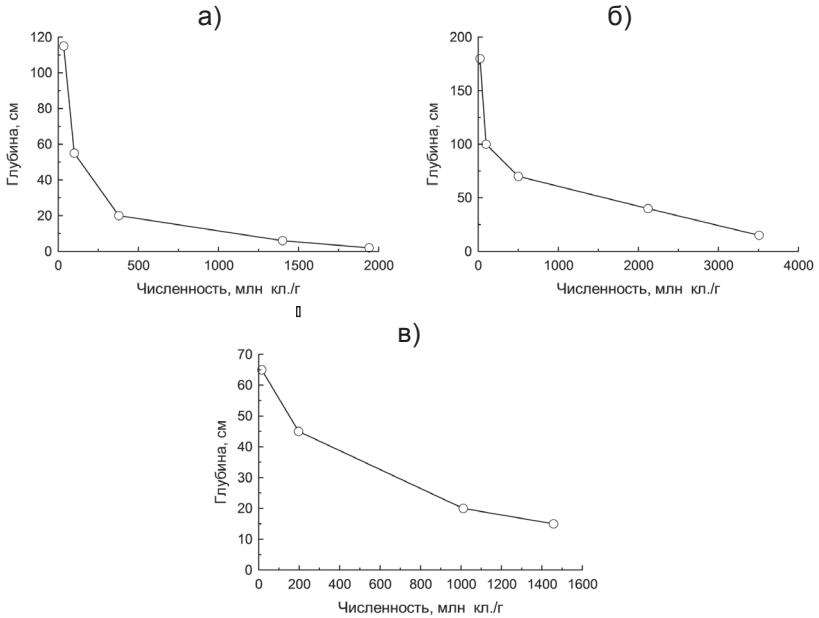


Рис. 14. Распределение численности бактерий по профилю различных почв: а) дерново-подзолистая, б) чернозем, в) темно-каштановая

использования биотой газов при хемосинтезе. Внутрь литосферы жизнь проникает до глубин 3—7 км на суше и 3—5 км в глубину донных отложений, что ограничивается температурой 110—120 ºС, являющейся верхним термическим порогом для жизни архей. Глубина донных отложений в пресноводных водоемах может достигать десятков метров, тогда как в океане — сотен метров и километров. С выходом жизни на сушу и развитием в этих условиях высокопродуктивных экосистем в водоемах стали превалировать

осадки, вымываемые с суши в ходе регрессий и климатических циклов, обусловленных спецификой ландшафта. В этих условиях часто сохранялась наземная биота в исходном виде, так как ее полная минерализация водными организмами, как правило, весьма заторможена по причине низкой адаптации редуцентов из другой среды или несформированности трофического каскада.

Общие закономерности вертикального распространения биоты. Важной особенностью является увеличение глубины распространения биоты, в частности микроорганизмов, от северных широт к экваториальным при одновременном увеличении их плотности. Так, если в северных подзолах численность сапрофитных бактерий насчитывает 1—3 млн экз./г почвы, доходя до 10 млн экз./г в дерново-подзолистых, то в серых лесных, черноземах и каштановых их плотность достигает десятков миллионов экземпляров на 1 г (Мишустин, Емцев, 1978; Звягинцев, 1987; Почвоведение, 1988; Галиулин, Галиулина, Башкин, 2013; Риск нарушенных почв…, 2017). В отношении грибов прослеживается обратная закономерность увеличения их биомассы к северным широтам (Вертикально-ярусная организация микробных сообществ…, 1993; Мирчинк, 1976). Биомасса и численность биоты в почвах определяется толщиной гумусового горизонта и толщиной самой почвы, и здесь прослеживается пространственная вертикальная специфика, объясняющая динамику численности, биомассы и глубины распространения биоты. Так, подзолистые почвы характеризуются высотой гумуса 5—10 см и общей высотой почвы 30—50 см, у серых лесных гумус 15—20 см, общая высота 1,5 м, у черноземов гумус до 120 см, общая высота до 2 м, у каштановых гумус до 80 см, общая высота до 170 см, такыры, коричневые, желтые характеризуются высотой до 1 м и солоди, солонцы — до 1,5—2 м при толщине гумуса 5—20 см (Хазиев, 1976; Практикум по почвоведению, 1980; Добровольский, 1999; Защита и восстановление земель и ландшафтов..., 2003; Белобров, 2012; Патент на изобретение № 2491137, 2013; Вальков, Казеев, Колесников, 2014). Животные гетеротрофы распространены в толще донных отложений и земной коры гораздо глубже водорослей и грибов, которым необходимо значительное количество энергии и питательных веществ (рис. 15в, 15г). Растения и грибы также ограничены в атмосфере, если не брать в расчет их споры (Савельева, 1969; Калинин, 1991). При построении вертикального градиента

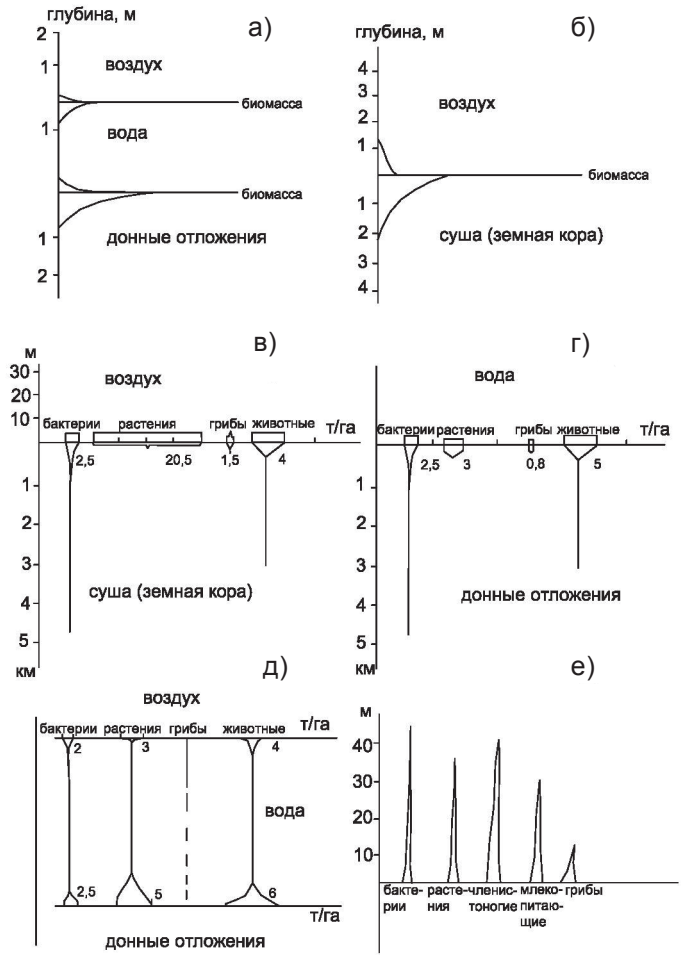


Рис. 15. Распределение массы биоты и биомассы различных таксонов на разделах фаз различных геосфер: а) вертикальное распределение массы биоты на разделах воздух — вода — донные отложения; б) вертикальное распределение массы биоты на разделе воздух — земная кора; в) вертикальное распределение биомассы различных таксонов на разделе воздух — земная кора; г) вертикальное распределение биомассы различных таксонов на разделе вода — донные отложения; д) общий градиент распределения биомассы различных таксонов на разделах воздух — вода — донные отложения; е) распределение по высоте различных таксонов растительного биоценоза

в атмосфере учитывались только живые растения, споры в расчет не брались (рис. 15в, 15г). С учетом спор растений и грибов в высоту атмосферы растения и грибы распространены на значительные расстояния, как правило, на километры. Для каждой группы организмов (бактерии, водоросли, грибы, растения, зоопланктон, фитопланктон) характерен резкий спад численности при отдалении от границ раздела фаз.

Гетеротрофные сообщества, представленные бактериями, червями и членистоногими, осваивают вертикаль литосферы и гидросферы интенсивнее первичных продуцентов (см. рис. 15). Это свидетельствует о выработке энергии на основных разделах фаз, ассимиляции ее по вертикали с освоением консументами органической продукции в слоях, далеко стоящих от основных геосферных разделов. Широта вертикального распространения микроорганизмов превышает вертикальную широту распространения макроорганизмов в большинстве случаев на несколько порядков. Биомасса на границах разделов фаз у всех крупных доменов превышает на несколько порядков их биомассу по сравнению с ниже- и вышележащими горизонтами. Наибольшая биомасса на границе атмосферы и гидросферы с литосферой, в верхних ее горизонтах обусловлена высокой дискретностью и значительными колебаниями всех фаз вещества в почвах и донных отложениях (рис. 15а, 15б).

Таким образом, наибольшей численностью и биомассой различных групп организмов отличаются минеральные толщи почв и донных отложений. Однако при общих закономерностях вертикальной динамики численности и биомассы живых организмов эти показатели определяются рядом дополнительных факторов влияющих на характер их распределения. Во-первых, это определяется характером среды и соответствующими градиентами: термическими, фотическими, химическими. Во-вторых, минеральные частицы представлены широким набором размеров и форм, не говоря о плотности частиц, их адсорбционных характеристиках, агрегатных свойствах и т. д. Главной особенностью является тот факт, что верхние слои почв и донных отложений представлены наиболее маленькими фракциями минеральных частиц в наибольших по биомассе ценозах, притом что общая динамика гравитационных и адсорбционных сил, определяющая седиментацию и осадконакопление, должна способствовать их аккумуляции в нижних толщах осадков. В-третьих, различные

размеры, формы и плотности частиц определяют пространственные составляющие среды обитания для живых организмов. В-четвертых, каждая минеральная частица определенного размера может служить в пространственно-временном градиенте средой обитания для тех или иных живых организмов. В-пятых, сложные соотношения отдельных частиц в размерном спектре и специфика их функциональных взаимодействий еще больше дифференцируют среду как в структурном аспекте, так и в функциональном. В функциональном плане это описано в концепциях микрозональности почв (Заварзин, 1984; Звягинцев, 1987) и донных отложений (Перфильев, Габе, 1961; Свальнов, Алексеева, 2005). В первую очередь это сказывается на пространственных составляющих минеральной среды, представленной различными по размеру фракциями. Рассмотрим специфику структуры пространств минеральных толщ и осадков.

Удельные поверхности горных пород и минералов. Удельная поверхность — это суммарная поверхность частиц и поровых каналов, содержащихся в единице объема горной породы. Удельная площадь поверхности самых маленьких минеральных частиц в виде глин и илов может составлять сотни квадратных метров на 1 $см^2$, заключенных в 1 $см^3$ (рис. 16). То есть удельная поверхность глин и илов составляет 10^6 $см^2$ на 1 $см^2$ горизонтальной поверхности, и площадь поверхности частиц глин превышает на 6 порядков площадь поверхности субстрата, на котором эти частицы расположены. В случае с коллоидными частицами удельная поверхность может составлять тысячи квадратных метров на 1 $см^2$, заключенных в 1 $см^3$, то есть превышать площадь поверхности субстрата на 7 порядков. Однако часть субстрата из самых мелких частиц, доступная для адгезии микроорганизмов, по оценкам некоторых исследователей (Карпинская, 1926; Миненков, 1928; Кириллова, 1983; Кириллова, Кожевин, Звягинцев, 1983; Звягинцев, 1987), может составлять 1—3 $м^2$ или 10—30 тыс. $см^2$ на 1 $см^2$, то есть превышать площадь горизонтальной поверхности, на которой они расположены, на 4 порядка. Другими словами, бактерии прикрепляются в массовом количестве на минеральные частицы размером 5—10 мкм; на более мелких частицах, сопоставимых с размерами самих микроорганизмов, возникают плотностно-зависимые и пространственные ограничения — расстояние между небольшими частицами не дает поместиться там клетке микроорганизма. Поры в горных породах

и минералах диаметром менее 1 мкм микроорганизмы заселять не могут (Перфильев, Габе, 1961; Звягинцев, 1973). В свою очередь удельная поверхность различных фракций песка, доступная для микроорганизмов, по разным оценкам, составляет тысячи и сотни квадратных сантиметров на 1 см^2 горизонтальной поверхности (Карпинская, 1926; Tschapek, Garbosky, 1950; Страхов, Бушинский, 1957; Ромм, 1966, 1985). Для гравия и галечника удельная поверхность составляет десятки квадратных метров на 1 м^2 поверхности материнской породы (табл. 3). То есть разница в удельной поверхности, доступной для микроорганизмов в 1 см^3 объема среды, от глин и илов до самых крупных фракций из галечника, может составлять 3 порядка. Но так как толщи мелкодисперсных осадков составляют в высоту несколько сантиметров, иногда десятки и даже сотни метров, в океане — до нескольких километров, то удельная поверхность отложений, состоящих из минеральных частиц, доступных для микроорганизмов, может быть значительно выше. Однако ниже нескольких метров в глубину отложений жизнедеятельность этих микроорганизмов заторможена, биомасса на порядки ниже, и они находятся там в виде пула (Pearson, 2008; Huber, 2015).

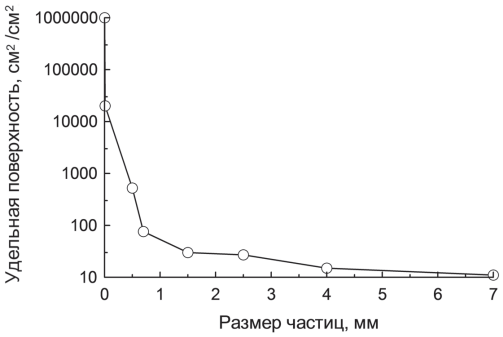


Рис. 16. Связь удельной поверхности частиц с размером этих частиц, помещенных в 1 см^3

Если в почве микроорганизмы обитают преимущественно в органоминеральном геле, пленке воды и капиллярах, в водной среде — в грунтах и илах обитают также в свободном пространстве между частиц. Однако не вся доступная поверхность мелкодисперсных

Таблица 3

Удельная поверхность, удельный объем и число частиц различных фракций в стандартном объеме на примере гранита и кварца

Размер частиц, мм	Объем занятый горной породой (удельный объем породы), %	Объем свободного пространства, между частицами, занятого водой и воздухом, %	Кол-во частиц в $см^3$	Удельная поверхность частиц в 1 $см^3$, $см^2$
0,001	80	–	1012	1 000 000
0,01	75	–	109	20 000
0,1	–	–	106	2619
0,5—0,1	70	30	43 666 ± 10 969	523
1—0,5	70	30	2540 ± 242	76
1—2	65	35	224 ± 16	30
2—3	60	40	72 ± 4	27
3—5	55	45	16 ± 3	15
5—10	48	52	4 ± 1	11

частиц минералов осваивается микроорганизмами по причине сложной специфики взаимодействий организмов с этими минералами, ряда блокирующих адсорбцию микроорганизмов органических веществ и газовых компонент. Важно отметить, что в большинстве случаев прикрепление и взаимодействие микроорганизмов с твердыми субстратами минеральной природы осуществляется посредством специальных выростов на поверхностях микроорганизмов: пилей, фимбрий, шишковидных выростов, капсул, полисахаридного матрикса и др. Д. Г. Звягинцевым (1973) была показана связь численности микроорганизмов с поверхностями отдельно взятых минеральных частиц различного размера. Установлено, что с увеличением размеров минеральных частиц численность бактерий на их поверхности возрастает. Коллоидные частицы и глины, меньшие по размеру, чем бактериальные клетки, адсорбируются на поверхности этих клеток. Для более крупных организмов, например представителей инфауны, большее значение имеет не удельная поверхность, а плотность среды, обусловленная механическими свойствами той или иной толщи. Однако питательная среда этих толщ в большей части обусловлена жизнедеятельностью микроорганизмов. Чем меньше частицы, тем больше обменное взаимодействие поверхности клетки с отдельными минералами, входящими в их состав молекулами и микроэлементами, где также немаловажную роль помимо мембранного комплекса и ферментов играют пили, фимбрии и жгутики.

Удельный объем горных пород и минералов. Как отмечено выше, с уменьшением фракций горных пород увеличивается удельная поверхность той или иной толщи и уменьшается объем свободного пространства между частицами (см. табл. 3). Удельный объем толщи осадков с уменьшением фракций горных пород, в свою очередь, увеличивается (рис. 17).

С увеличением размеров частиц, наоборот, увеличивается вместимость — объем свободного пространства между частицами — и уменьшаются удельные поверхности твердого субстрата (см. табл. 3). Удельный объем вещества мы в данном случае рассматриваем по отношению не к массе, а к объему пространства, в котором данное вещество находится. Эта характеристика также называется «объемное обилие» и выражается в процентах. На примере кварца и гранита нами получена статистически значимая обратная зависимость удельной поверхности и размера частиц, составившая

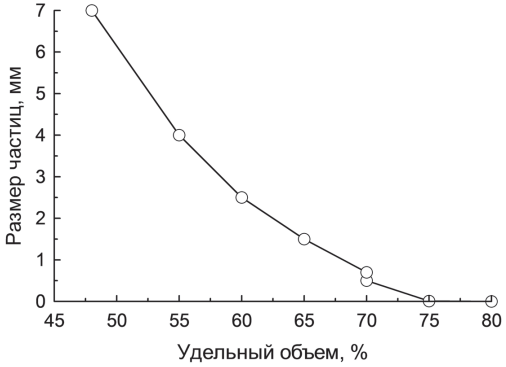


Рис. 17. Связь удельного объема, сложенного частицами различного размера с размером частиц, помещенных в 1 см³

p = 0,0005 по Кендаллу. Обратная зависимость размера частиц и удельного объема также была статистически значима и составила p = 0,0007 по Кендаллу. Положительная зависимость увеличения удельной поверхности и удельного объема для различных по размеру частиц кварца составила p = 0,0007 по Кендаллу (рис. 18).

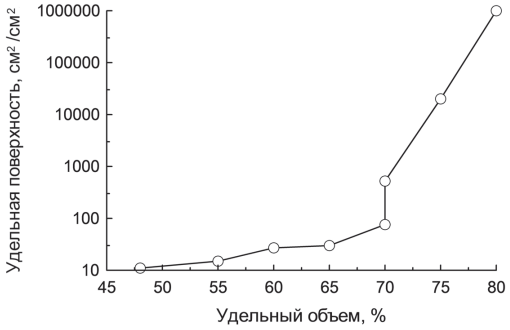


Рис. 18. Связь удельной поверхности и удельного объема частиц, помещенных в 1 см³

Однако в природных осадочных толщах доля различных размерных фракций в том или ином горизонте отложений значительно варьируется. Почвы и донные отложения помимо органических включений представлены наборами различных по размеру частиц минералов и горных пород. Исключения составляют толщи

на локальных участках гидропотоков с различной скоростью течений. Поэтому объем свободного пространства, заполненного водой, в большинстве донных отложений часто составляет 20—30 % и очень редко превышают 50 %. С увеличением глубины донных отложений объем свободного пространства, не заполненного минералами и породами, уменьшается. Это, в свою очередь, определяет развитие анаэробных сообществ при дефиците кислорода. То есть численность анаэробных организмов в толщах с маленьким объемом свободного пространства и дефицитом кислорода начинает расти, а численность аэробов — снижаться. Поэтому численность, обилие и биомасса тех или иных гидробионтов в донных отложениях с уменьшением размеров фракций горных пород и уменьшением свободного пространства может как увеличиваться, так и уменьшаться. Но так как с уменьшением фракций горных пород увеличивается плотность среды, интенсивность обменных взаимодействий между микроорганизмами и минеральными частицами, а также увеличивается площадь поверхности субстрата, численность организмов, как правило, возрастает. Причем эти характеристики оптимальны не только для микроорганизмов, но и для животных инфауны, актиномицетов, нитчатых водорослей и корневой системы высших растений. При этом развитие биоты в почвах и донных отложениях ограничено определенным объемом в пределах 20—30 %, из которых основная доля — более 90 % — приходится на органические вещества. Но, как правило, объем биоты, то есть объемное обилие, как в донных отложениях, так и в почвах редко достигает нескольких процентов и составляет десятые и сотые доли процента от объема минеральных частиц. Одновременно с тем представители инфауны могут увеличивать объем среды путем рыхления.

Пористость горных пород и минералов. Особое место в удельной поверхности и удельном объеме минеральных частиц занимает пористость. В более точном определении под пористостью понимают долю объема пор в общем объеме пористого тела. То есть пористость — это объем всех пор, находящихся в горной породе. Различают: открытую пористость — суммарный относительный объем открытых пор; закрытую, или изолированную пористость — суммарный объем закрытых, замкнутых пустот; соответственно, полную абсолютную пористость — сумма открытых и закрытых пор; межагрегатную пористость (табл. 4).

Таблица 4

Пористость различных горных пород и минералов
(Дахнов, 1985; Ромм, 1985; Волженский, 1986;
Технология катализаторов, 1989;
Флоренский, Милосердова, Балицкий, 2003)

Порода	Пределы колебаний, %	Средний интервал, %
Песок	4—55	20—35
Песчаник	0—30	5—25
Алевролиты	1—40	3—25
Ил	2—90	50—0
Глина	0—75	20—50
Бентонит	32—81	–
Известняки	0—35	2—15
Мел	40—55	40—50
Доломиты	2—35 (до 39)	3—20
Глинистые сланцы	0,54—1,4	–
Туфы	14—40	–
Базальты	1	–
Гранит	1—3	–
Пемза	85	–
Диатомит	50—80	–
Оксид алюминия	50—70	–

Межагрегатная пористость может очень различаться у разных по составу веществ, так как определяется размером и формой частиц, агрегатов и конгломератов. Так, у минералов различают куб, тетраэдр, октаэдр, ромбододекаэдр, пентагондодекаэдр, тетрагонтриоктаэдр, ромбоэдр, скаленоэдр, трапецоэдр, многогранные призмы и бипирамиды, более сложные друзы и секреции. У почв выделяют зернистые, землистые, шестоватые, волокнистые, пластинчатые, чешуйчатые (Вальков, Казеев, Колесников, 2014). В свою очередь почвы, сложенные микроагрегатами, отличаются еще более сложными формами мицелл в наноразмерном диапазоне, глинистых агрегатов в микрометровом диапазоне. Еще более сложные формы создают органоминеральные агрегаты. Пористые однородные тела на микрометровом и нанометровом уровнях делятся на губчатые (цилиндрические, бутылкообразные), корпускулярные (глобулярные),

смешанные, слоистые (пластинчатые), волокнистые структуры. Поры по размеру разделяют на три класса: сверхкапиллярные (более 0,1 мм), капиллярные (0,002—0,1 мм) и субкапиллярные (менее 0,002 мм) (Дахнов, 1985). В химической классификации М. М. Дубинина классифицируют микропористые (поры до 2 нм), мезопористые (от 2 до 50 нм) и макропористые (более 50 нм); по однородности этих размеров — однородно- и разнороднопористые; по жесткости структуры — на жесткие и набухающие. Для микроорганизмов жилищем могут быть капиллярные (более 1—2 мкм) и более крупные поры, то есть диаметром не менее 0,001—0,002 мм. Даже если размеры клеток составляют несколько сотен нанометров, обычно клетки заселяются в порах с запасом свободного пространства, то есть не впритык. Размер, форма и пористость частиц определяют размеры суммарной пористости и удельной поверхности субстрата (табл. 5).

Таблица 5

Удельная поверхность мелкодисперсных минеральных, органоминеральных осадков

Минералы и органоминеральные комплексы	Удельная поверхность, $м^2/г$	Источник
Каолинит	20—80	Тарасович, Овчаренко (1975); Пащенко, Сербин, Старчевская (1985); Reid-Soukup, Ulery, Smectites (2002); Юдович, Кетрис (2000); наши данные
Галлуазит	100—170	
Иллит	400—500	
Сепиолит	800—1000	
Монтмориллонит	450—900	
Песок	0,01—20	Хинт (1962); наши данные
Графит	100—10 000	Углеродные сорбенты (2000); Мишенин, 2002; наши данные
Фуллерен	100—10 000	
Перлит	1000—1500	
Туфы	62	Перфильев (2012)
Цеолиты	400—1050	Бузимов, Кульков, Eckl (2014)
Окись алюминия	230—280	Айвазов (1968)
Силикагель	500—600	Давидянц, Первушкин (1972); Перфильев (2012)
Пемза	5—10	Технология катализаторов (1989)

Окончание табл. 5

Минералы и органоминеральные комплексы	Удельная поверхность, $м^2/г$	Источник
Асбест	20—150	Меркурьев (1970); Артемов, Кузнецова (1979)
Диатомит	10—50	Комар, Баженов, Сулименко, (1990)
Известняк	5—20	Водная известково-магнезиальная суспензия… (Патент. 2344099)
Торф	0,5—400	Лиштван (1989); Физика и химия торфа (2012); Емельянова, Крамаренко (2004)
Сапропель	0,2—278	Изучение сорбентов… (2014); наши данные
Гуминовые кислоты	900	Попов (2004); Физика и химия торфа (2012)

Высокой пористостью отличаются глинистые минералы (монтмориллонит, сепиолит, иллит, галлуазит), характеризующиеся малыми размерами отдельных частиц диаметром 100—2000 нм. У неглинистых минералов и пород (перлит, цеолит) высокая пористость достигается за счет нанометровых пор. Соответственно, чем больше доля наименьших пор в твердом веществе, а значит, выше их плотность распределения, тем больше удельная поверхность. У органоминеральных комплексов с увеличением доли органического вещества увеличивается удельная поверхность, что прослеживается в последовательности: сапропель — торф — гуминовые кислоты (см. табл. 5). Пемза, туфы, диатомит, известняк при достаточно высокой пористости характеризуются невысокой удельной поверхностью по причине крупных фракций и более монолитных пород по сравнению с мелкодисперсными глинистыми минералами. Наибольшими удельными поверхностями отличаются аллотропные модификации углерода (графит, фуллерен), что обусловлено как наиболее упорядоченными свойствами их структуры, так и нанометровым размером пор и, по всей видимости, меньшей долей образования мицеллярного типа структур. Поверхность их может составлять более 10 000 $м^2/г$. Здесь следует отметить, что, согласно

теоретическим расчетам, поверхность для частиц нанометрового диапазона, к которым относятся многие из изученных частиц, должна составлять десятки тысяч квадратных метров на 1 г, а на практике экспериментальные данные различных порозиметров дают величины в сотни, редко тысячи квадратных метров на 1 г. То есть для всех самых маленьких минералов в экспериментах удельная поверхность составляет максимум 1,5 тыс. $м^2$/г, что может объясняться мицеллярной организацией структур наночастиц и формированием агрегатов (Осипов, Соколов, Румянцева, 1989; Суздалев, 2009). Согласно коллоидной химии, нанометровые частицы в гетерогенной среде, особенно в комплексе с органическими веществами, образуют мицеллы, размер которых составляет десятки нанометров (Зимон, 2002; Попов, 2004). Вместе с тем за счет нанопор достигается удельная поверхность в тысячи и десятки тысяч квадратных метров на 1 г, по большей части за счет ведущей роли мезопор (2—50 нм). Большой удельный объем мелких частиц определяется благодаря пористости на различных уровнях, то есть как межагрегатной пористости, так и наличием пор на поверхности частиц (см. табл. 4). С увеличением пор в нанометровом диапазоне уменьшается удельная поверхность различных частиц. Наши исследования на ASAP 2020 Micromeritics на примере глинистых минералов и аллотропных модификаций углерода показали следующие результаты. Удельная поверхность бентонита составила 41 $м^2$/г при среднем диаметре пор 9,8 нм, каолинита — 13 $м^2$/г при среднем диаметре пор 23,9 нм. Удельная поверхность фуллерена — 47 $м^2$/г при среднем диаметре пор 5,9 нм, графита — 10,2 $м^2$/г при среднем диаметре пор 14,8 нм. Поры в нанометровом диапазоне в отличие от микрометрового не могут служить биотопом для микроорганизмов, однако влияют на метаболические характеристики жизнедеятельности и особенности адсорбции на поверхностях твердых частиц. Представленные показатели поверхностей наночастиц и частиц микрометрового диапазона важны для рассмотрения функционального пространства органоминеральных комплексов, являющихся местом обитания микроорганизмов, что будет рассмотрено далее.

4.2. Связь численности и биомассы живых организмов с минеральными частицами различного размера в природных условиях водных экосистем

В верхней части литосферы — почвах и илах вертикальное распределение биоты имеет следующую закономерность: биомасса живых организмов возрастает при приближении к разделам фаз «жидкость — твердое тело» и «газ — твердое тело». Основная биомасса сосредоточена в верхней мелкодисперсной части толщ в донных отложениях и почвах. На сегодняшний день имеется немало данных, свидетельствующих о том, что биовыветривание и аквализ способствовали измельчению крупных монолитных горных пород и толщ осадочных пород до более мелких фракций (Полынов, 1953; Заварзин, 1972; Роль микроорганизмов некоторых физико-химических факторов…, 1984; Взаимодействие глинистых минералов с микроорганизмами…, 2009; Корляков, Бондарь, Морозов, 2016). С увеличением глубины размеры фракций горных пород в почвах увеличиваются вплоть до материнской породы. В донных отложениях наблюдаются схожие закономерности с заменой материнских пород на глинистые минералы. В водных экосистемах наибольшей биомассой и продуктивностью характеризуются илы, уменьшение общей биомассы организмов наблюдается с увеличением фракций донных отложений в порядке: илы — илистые пески — пески — гравий — галечник — валуны (Зенкевич, 1970; Константинов, 1986). Аналогичная закономерность наблюдается в наземных экосистемах от почв к пескам и скалистым насыпям. В природных пресноводных экосистемах биомасса и численность бактериобентоса в донных отложениях уменьшается с увеличением фракций частиц в направлении: илы — илистые пески — пески (Олейник, Белоконь, Кабакова, 1996; Олейник, 1997; Дзюбан, 2003, 2004). В искусственных экосистемах, в частности в аквакультуре, часто наблюдается обратная зависимость (Спиридонов, 2008; Арсентьева, Скрябин, Корляков, 2010). В наших экспериментах, проведенных с различными по размерам фракциями гранита, численность бактерий увеличивалась с увеличением размерных фракций горной породы. Причем эксперимент производился в сообществе бактериобентоса в аквариумных условиях, куда была помещена коробка

с ячейками, заполненными различными по размеру фракциями: от 5 до 0,5 мм и менее. По всей видимости, увеличение численности микроорганизмов в толщах из более крупных фракций обусловлено аэробностью данного сообщества, представленного нитрификаторами и аммонификаторами, так как в более крупных фракциях больше объем свободного пространства, заполненного водой. Также эксперименты проводились в заново запущенных аквариумах, обедненных сообществами анаэробных редуцентов.

Для изучения особенностей распределения численности, биомассы и экологических форм зообентоса в грунтах с доминирующей долей различных по размеру фракций нами были проведены специальные исследования, заключающиеся в следующем. Изменение характеристик потока воды обеспечивает формирование грунтов с различными долями размерных фракций, среди которых наиболее известны: ил, песок, гравий, галечник. Однако в большинстве случаев биотопы бывают смешанные, такие как илистый песок, песчаный ил, песчаный галечник, галечно-гравелистые пески и т. д. Доля тех или иных фракций грунта в вышеописанных донных отложениях значительно варьируется и сказывается на обилии, численности, биомассе, разнообразии тех или иных форм зообентоса: инфауне, фильтраторах, облигатных беспозвоночных. Для исследований были отобраны различные по гидродинамике и трофической структуре водоемы: река Миасс (9 проб) и залив на ней (6), озеро Малый Сунукуль (8), Краснокаменный пруд (2). В пределах каждого водоема пробы отбирались на нескольких наиболее типичных участках донных отложений: илах, песчаниках, галечниках.

Параллельно с определением таксономического состава и биомассы зообентоса проб определялся ее гранулометрический состав, с массовой долей каждой из 7 основных фракций: менее 0,5; 0,5—1; 1—2; 2—3; 3—5; 5—20 и более 20 мм. В ходе статистической обработки полученных данных для выявления наиболее общих закономерностей распределения гидробионтов в связи с гранулометрическим составом донных отложений применяли анализ главных координат. При этом в качестве меры сходства использовали коэффициенты корреляции Спирмена *rS*, а число наиболее важных координат определяли по осыпи Кэттелла (Корляков, Нохрин, 2014). На рис. 19 показано соотношение различных фракций на типичных биотопах четырех водоемов. Главная координата 1 объясняла около

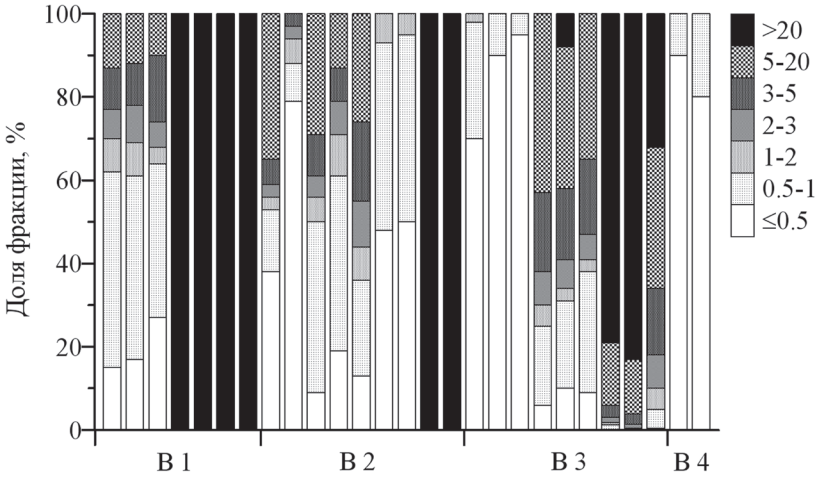


Рис. 19. Соотношение размерных фракций донных отложений в исследованных водоемах. Размер фракций указан в мм. Названия водоемов: B1 — залив реки Миасс, B2 — озеро Малый Сунукуль, B3 — река Миасс, B4 — Краснокаменный пруд

четверти (24,4 %) общей дисперсии. Как видно из рис. 20, вдоль нее проявились преимущественно особенности соотношений в гранулометрическом составе проб, которые заключались в отрицательной связи наиболее крупной каменистой фракции донных отложений (> 20 мм), и остальных, особенно более тонкодисперсных (до 2 мм). Данная закономерность видна также из рис. 19, где во всех водоемах, кроме реки Миасс, каменистая и тонкодисперсная фракции вообще не встречались одновременно.

Как видно из рис. 20, к наиболее крупной каменистой фракции донных отложений тяготели ручейники, ракообразные и личинки жуков, а к мелким фракциям — хирономиды, олигохеты. Это обстоятельство подтверждает четкую биотопическую приуроченность инфауны (хирономиды, олигохеты) к плотным средам донных отложений и других беспозвоночных с конечностями к освоению более разреженных грунтов, представленных для беспозвоночных сложными трехмерными субстратами (Корляков, 2011). Главная координата 2 объясняла 17,8 % общей дисперсии. Вдоль нее проявились различия по биомассе между лотическим участком реки Миасс с одной стороны и заливом реки Миасс и озером Малый

Сунукуль — с другой. Также данная координата отражала факт наибольшего вклада в биомассу олигохет (см. рис. 20).

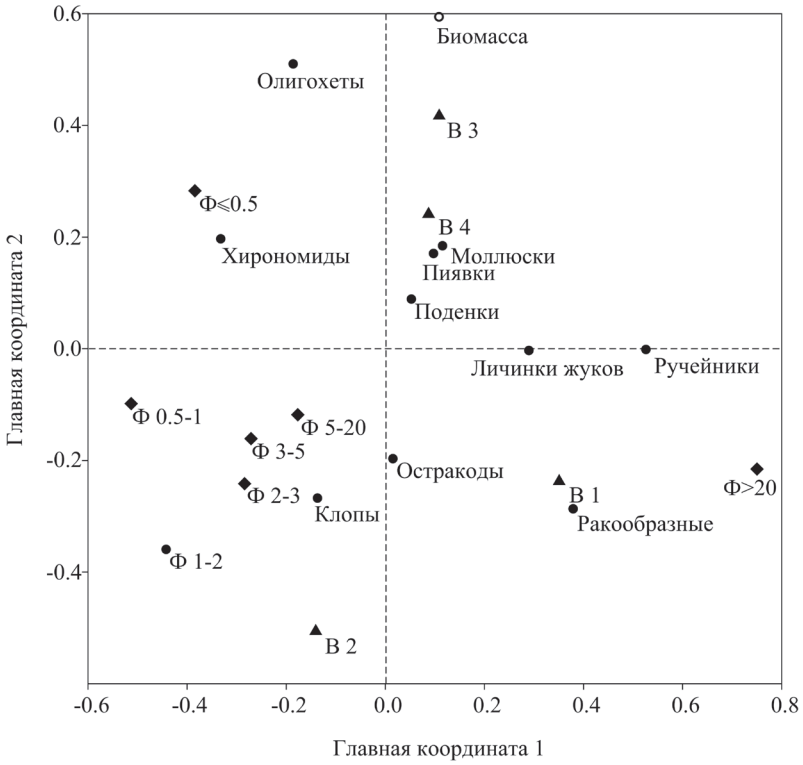


Рис. 20. Ординационная диаграмма результатов анализа главных координат. Ф — размерные фракции донных отложений, мм. В1 — залив реки Миасс, В2 — озеро Малый Сунукуль, В3 — река Миасс, В4 — Краснокаменный пруд

Основные положения проведенного многомерного анализа хорошо подтверждаются и отдельными коэффициентами корреляции Спирмена. Так, для хирономид статистически значимыми и близкими к таковым были положительные связи с долей фракции до 0,5 мм (rS = 0,38; p = 0,052) и 0,5—1 мм (rS = 0,41; p = 0,035), а также отрицательная связь с долей фракции более 20 мм (rS = –0,53; p = 0,004). Для олигохет значимыми были положительные корреля-

ции с долей фракции до 0,5 мм (rS = 0,59; p = 0,001) и биомассой (rS = 0,71; $p = 3{,}5 \times 10^{-5}$) и отрицательная связь с долей фракции более 20 мм (rS = –0,53; p = 0,004). В связи с этим можно констатировать, что оптимальным биотопом для инфауны исследованных водоемов являются грунты с фракциями менее 1 мм. Таким образом, с увеличением доли наиболее мелких фракций в донных отложениях биомасса зообентоса в целом увеличивается благодаря вкладу относительно маленьких представителей инфауны, характеризующихся большей численностью. Причем данная тенденция наблюдается в различных по гидродинамике и трофической структуре водоемах.

4.3. Связь численности живых организмов с минеральными частицами различного размера в искусственных условиях водных экосистем

Нами была проведена экспериментальная работа по выявлению специфики предпочтений организмами зообентоса и общего характера освоений сообществом грунтов, представленных определенным размером фракций. Грунт извлекался из водоема, просеивался через набор сит, и каждая отдельная фракция загружалась в изолированный сектор контейнера, отделенный от другого сектора перегородкой (см. рис. 11). Затем контейнеры с разными грунтами выставлялись в различные водоемы. Эксперименты, проведенные в различных по гидродинамике и трофической структуре водоемах, с ячейками, заполненными горной породой из различных по размеру фракций, в отношении зообентоса показали сходные закономерности с распределением биоты в нативных условиях природных донных отложений (рис. 21). Биомасса и численность зообентоса на различных этапах экспозиции от гравийных и галечных фракций увеличивалась в направлении самых маленьких частиц — менее 0,5 мм. Причем биомасса в более мелких фракциях увеличивалась не только за счет инфауны (олигохеты, хирономиды), но и за счет крупных фильтраторов, седиментаторов, таких как моллюски.

Показатели численности зообентоса значительно колебались в направлении к более мелким фракциям, что обусловлено сменой доминирующих форм гидробионтов, и это не позволило нам выявить статистически значимую связь этих показателей с размером

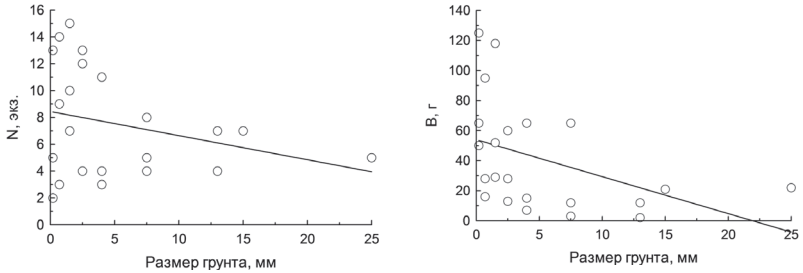


Рис. 21. Численность (N) и биомасса (B) зообентоса в грунтах различного размера по трем сходным по гидродинамике и трофической структуре водоемам (река Миасс, залив на реке Миасс, Троицкое водохранилище)

фракций, удельным объемом и удельной поверхностью. Однако во всех экспериментах наблюдалась обратная зависимость между общим увеличением биомассы зообентоса и увеличением размеров фракций горной породы (Корляков, 2011). Рассмотрим динамику изменения численности, биомассы и разнообразия животных зообентоса из контейнеров с грунтами различного размера в различных водоемах.

В Троицком водохранилище численность беспозвоночных снижалась с увеличением фракций грунта (рис. 22). Зависимость была почти линейной и характеризовалась тенденцией к статистической значимости (p = 0,0683). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 11{,}6L^{-0{,}0965}$, где N — численность зообентоса (экз./дм^2), L — размер грунта (мм). По численности доминировали олигохеты, значительный вклад в биомассу во фракциях 3—4 мм вносили моллюски и хирономиды. Биомасса снижалась скачкообразно, поэтому статистической связи не выявлено. В заливе на реке Миасс, наоборот, наблюдался достоверный рост численности беспозвоночных с увеличением фракций (p = 0,0574). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 3{,}88L^{0{,}1425}$, где N — численность зообентоса (экз./дм^2), L — размер грунта (мм). Во всех фракциях присутствовали олигохеты и хирономиды. Значительный вклад в биомассу вносили моллюски и ручейники, встречающиеся во фракциях от 1 до 7 мм. Биомасса же, наоборот, снижалась с увеличением фракций (рис. 23). Колебания биомассы, обусловленные наличием различных групп беспозвоночных, не позволили выявить статистически значимую связь. В Теренкуле по численности доминировали

хирономиды, при снижении их численности во фракциях 2—4 мм, наблюдалось увеличение численности пиявок, обусловленное, по всей видимости, антагонизмом в данных экологических нишах. В самых маленьких фракциях также присутствовали моллюски и ручейники, гаммарус единично встречался почти во всех фракциях. В Теренкуле выявлена корреляция между ростом биомассы (p = 0,05088) и снижением размеров фракций грунта (рис. 24). Уравнение характеризовалось зависимостью $B = 265{,}52L^{-1{,}067}$, где B — биомасса зообентоса (г/дм^2), L — размер грунта (мм). В реке Миасс численность также значительно колебалась, моллюски присутствовали во фракциях до 2 мм, хирономиды — до 3 мм, поденки — до 14 мм. В реке Миасс биомасса и численность в целом также снижались с ростом размера фракций (рис. 25). В случае с биомассой выявлена высокозначимая зависимость (p = 0,0043). Уравнение характеризовалось зависимостью $B = 38{,}3L^{-0{,}4669}$, где B — биомасса зообентоса (г/дм^2), L — размер грунта (мм).

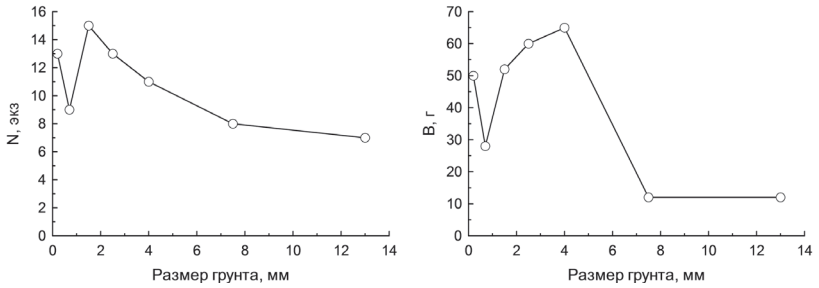


Рис. 22. Численность (N) и биомасса (B) зообентоса в секторах с грунтами различного размера в Троицком водохранилище

В целом для различных по гидродинамике и трофической структуре водоемов численность и биомасса беспозвоночных снижались с увеличением фракций грунта. В сумме по трем сходным по гидродинамике водоемам (река Миасс, залив на реке Миасс, Троицкое водохранилище) была выявлена статистически значимая связь (p = 0,0278) между уменьшением размеров фракций грунта и увеличением биомассы зообентоса (см. рис. 21). Уравнение характеризовалось зависимостью $B = 49{,}25L^{-0{,}3108}$, где B — биомасса зообентоса (г/дм^2), L — размер грунта (мм). Пик биомассы зообентоса в лотических экосистемах (река Миасс, Троицкое

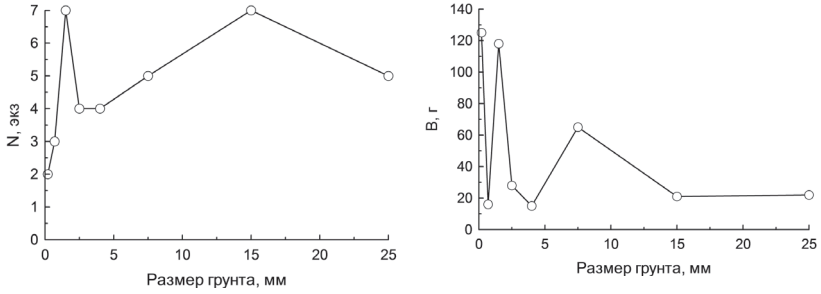


Рис. 23. Численность (N) и биомасса (B) зообентоса в секторах с грунтами различного размера в заливе на реке Миасс

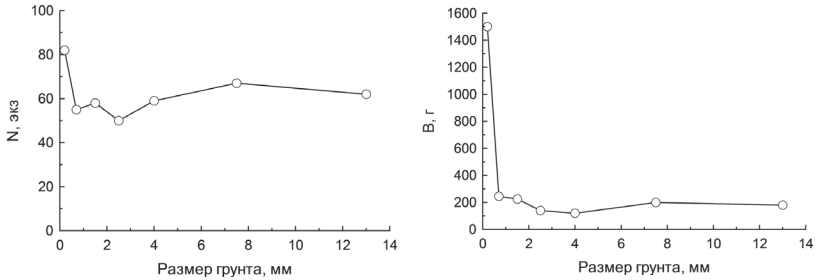


Рис. 24. Численность (N) и биомасса (B) зообентоса в секторах с грунтами различного размера в озере Теренкуль

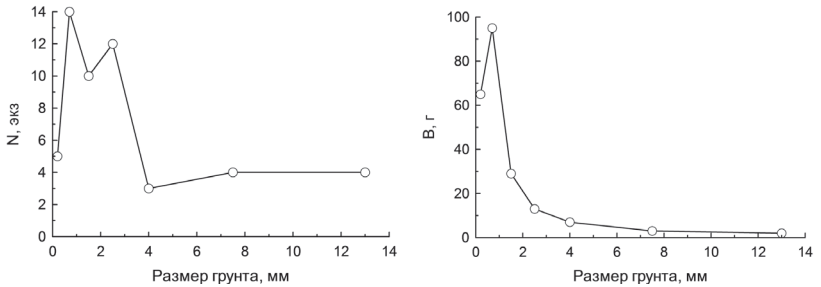


Рис. 25. Численность (N) и биомасса (B) зообентоса в секторах с грунтами различного размера в реке Миасс

водохранилище) приходится на фракции 1—4 мм, в лимнических экосистемах (залив на реке Миасс, озеро М. Теренкуль), представленных значительным количеством осадков, населенных инфауной, пик биомассы приходится на самые маленькие фракции — менее

0,5 мм. Численность бентоса значительно колебалась и в целом снижалась с увеличением фракций (см. рис. 21). Это обусловлено сменой доминирующих видов в наборе различных по размеру фракций. Наибольшие колебания численности приходятся на диапазон фракций от 0,5 до 2—4 мм. Далее колебания численности выходят на «плато». Наибольшей численностью в самых мелких фракциях характеризуется инфауна, преимущественно личинки хирономид и олигохеты, имеющие наибольшую численность в целом, что также экспериментально подтвердило данные многомерного анализа из проб, взятых в природных условиях на биотопах с доминирующей долей типичных биотопических фракций: ил, песок, гравий, галечник. Кроме того, в самых мелких фракциях грунта присутствуют двустворчатые, брюхоногие моллюски и ручейники, которые во фракциях больше 5 мм отсутствуют. Эти группы также вносят значительный вклад в увеличение биомассы в мелкой фракции. Достоверно значимой связи снижения численности беспозвоночных с увеличением фракций грунта выявлено не было по причине смены групп гидробионтов, отличающихся спецификой физиологических адаптаций к освоению среды и поэтому значительно отличающихся по размерам. Однако с учетом микроорганизмов численность животных с уменьшением фракций грунта однозначно растет. Таким образом, с уменьшением фракций грунта донных отложений биомасса и численность зообентоса увеличиваются. Немаловажную роль играет доминирующая доля тех или иных фракций, определяющая общую структуру биотопа: галечник, гравий, песчаник, ил.

В аналогичных экспериментах с различными макрофитами (элодея канадская — *Elodea canadensis Michx.*, уруть мутовчатая — *Myriophyllum verticillatum L.*, роголистник погруженный — *Ceratophyllum demersum L.*) наблюдались схожие закономерности. Вегетативные части растений и участки корневой системы в 95 % случаев заселяли ячейки с самыми мелкими фракциями — 0,5 мм и менее. Частота заселения растениями фракций размером 1—2, 2—3 и 3—5 мм составляла от 50 до 20 %. Ячейки с самыми крупными фракциями — 5—10 мм и более — не заселялись растениями. Активное заселение сред из мелкодисперсных фракций растениями с последующим ростом обусловлено как механическими, так обменными характеристиками среды. Во-первых, с уменьшением размеров минеральных частиц возрастает плотность среды, что

способствует механическому укреплению органов растений. Во-вторых, с уменьшением минеральных частиц увеличивается площадь поверхности этих частиц, взаимодействующая, соответственно, с большей площадью поверхности корневой системы растений. Эти характеристики также способствуют освоению большей глубины толщ донных отложений отдельными особями растений. Механизм взаимодействия трихомных бактерий и водорослей с минеральными частицами осадочных пород мало чем отличается от аналогичного взаимодействия корневой системы высших растений с этими частицами. Однако пространственные характеристики в контексте размера минеральных частиц и размера живых организмов значительно различаются. У актиномицетов, нитчатых бактерий, цианобактерий, нитчатых водорослей за счет высокой плотности распределения их гифов, трихом и «нитей» значительно больше площадь поверхности организма, заключенная в том или ином объеме среды, которая при ограниченности пространства интенсивнее взаимодействует с минеральным и органическим субстратом (Штина, Голлербах, 1976; Мирчинк, 1976; Звягинцев, 1987; Зенова, Штина, 1990; Миничева, 2006; Дзюбан, 2004; The earliest stages of ecosystem succession…, 2008). Примером таких ценозов в водных экосистемах служат заросли нитчатых водорослей и маты цианобактерий. В целом в воде поверхность наиболее значима и оптимальна для обменных процессов микроорганизмов до частиц алевролита и самых крупных фракций пелита, в почве — до физического ила.

4.4. Связь численности и биомассы живых организмов с минеральными частицами различного размера в сухопутных экосистемах

В наземных экосистемах наибольшую биомассу в верхних слоях почвенных профилей создают растения, в меньшей степени — грибы и микроорганизмы, еще в меньшей — водоросли, простейшие и членистоногие. Однако все таксоны биоты, обитающие в почвах, существуют в органоминеральных комплексах, представленных наборами различных соотношений фракций минеральных частиц и различной долей органических веществ. На увеличение количества

влаги и органических веществ влияют пористость, структура минералов, формирующая шероховатость и адсорбционные свойства, а также высота слоя фракций определенного размера, уровень освещенности и термический режим. Для выяснения роли различных по размеру минеральных частиц в качестве среды обитания для беспозвоночных животных и растений проводились специальные эксперименты. Контейнеры с различными фракциями грунтов выставлялись на период летней экспозиции в лесных и травянистых биотопах, после чего в ячейках контейнеров изучалась численность животных, заселивших грунты. Также изучались заселенность и всхожесть растений в различных по размеру фракций грунтах. Для этого контейнеры с различными фракциями доинкубировались после летнего периода в экспериментальных условиях с дополнительным увлажнением и подогревом, для чего накрывались сверху полиэтиленовой пленкой. Также контейнеры, в которые засыпали грунт, подбирались с различной глубиной: от 1 до 10 см. В ходе данных экспериментов было установлено, что фракции размером 2—3 мм являются верхним порогом развития в них растений вследствие аккумуляции влаги, а также по причине застревания в них различных органических остатков растительного происхождения, таких как семена, частицы побегов, листьев и т. д. Целесообразно предположить, что в других ландшафтах — тропических и экваториальных или пустынных и арктических широт — возможен сдвиг начального диаметра частиц для почвообразовательного (аккумуляционного) процесса вверх или вниз по размерной шкале. Так, в особо увлажненных контейнерах под пленкой в эксперименте семена растений развивались на дне пластикового контейнера среди различных по размеру фракций даже при высоте слоя 1 см. Растения развиваются во фракциях с 1,5—2 мм и меньше, где может конденсироваться влага (табл. 6). Во фракциях менее 0,5 мм при достаточном увлажнении развивались мох (*Leptodictyum riparium, Hedw.*) и водоросли. Частота развития мха составляла 70—80 %, водорослей — 80—90 %. То есть снижение фракции до данных размеров способствует увеличению влажности, появлению агрегатов из отдельных фракций и в конечном счете сказывается на уменьшении пространства среды и соответственном уменьшении растительных форм осваивающих субстрат. Накопление органических веществ и формирование альгобактериальных матов

на поверхности пород и минералов, состоящих из различных по размеру фракций, характеризовалось следующими особенностями. Альгобактериальные маты, аккумулирующие углерод из окружающего воздуха и органических веществ, накопленных во время экспозиции грунтов, в природе связывают фракции при максимальном размере 1,5—2 мм. Начиная с 3—4 мм альгобактериальный мат уже формирует обрастание, покрывающее отдельные фракции, и «корка», связывающая весь верхний слой частиц при данном размере фракций, не образуется, то есть не может скрепить фракции данного размера. Здесь опять следует допустить, что при формировании на исследованных нами грунтах альгобактериальных матов, сформированных, например, из эукариотических «нитчатых» водорослей, или многослойных цианобактериальных матов связываться могут частицы размером более 2—3 мм (The earliest stages of ecosystem succession..., 2008). При более высоком слое грунта — 5 и 10 см — всхожесть растений незначительно возрастает в более крупных фракциях (табл. 6). Увеличение количества частиц в объеме способствует увеличению удельной поверхности субстрата и снижению количества солнечной радиации, что содействует накоплению влаги и органических веществ в достаточном количестве для развития некоторых видов растений. По данному принципу осуществляется гидропонный способ выращивания растений.

Таблица 6

Прорастание растений в контейнерах различной высоты, заполненных фракциями твердых минеральных частиц разного размера

Число проросших побегов			
Размер фракций	**Высота контейнера 1 см**	**Высота контейнера 5 см**	**Высота контейнера 10 см**
Менее 0,5 мм	3	3	5
0,5—1 мм	5	4	6
1—2 мм	4	6	4
2—3 мм	2	1	2
3—5 мм	–	3	3
5—10 мм	–	–	1
10—20 мм	–	–	–

Беспозвоночные заселяли только контейнеры с высотой грунта не менее 3 см. В агроландшафтах доминировали черви, пауки, личинки насекомых. В степных ландшафтах доминировали преимущественно двукрылые, в хвойных и широколиственных биотопах состав энтомофауны, заселяющей контейнеры с грунтом, был схож с агроландшафтами. В различных наземных экосистемах с уменьшением фракций увеличивалась численность беспозвоночных. То же самое наблюдалось в отношении биомассы. На агроландшафтах численность резко снижалась во фракциях 2—4 мм, зависимость уменьшения численности беспозвоночных с увеличением размера фракций горной породы характеризовалась статистически значимым показателем $p = 0{,}008$ (рис. 26). На степных биотопах наибольшая численность приходилась на фракции размером 1 мм со снижением до 3 мм и плавным выходом на «плато», статистически значимая связь составила $p = 0{,}01$ (рис. 27). В хвойном лесу характер динамики численности был сходен со степным биотопом, статистически значимая связь составила $p = 0{,}01$ (рис. 28). В широколиственном лесу отличие в динамике численности было выражено в том, что максимальная численность наблюдалась во фракциях менее 1 мм, так же как и в агроландшафтах, статистически значимая связь составила $p = 0{,}024$ (рис. 29). Схожий характер зависимости с агроландшафтами и широколиственными лесами установлен и для увлажненных биотопов вблизи водоемов, статистически значимая связь составила $p = 0{,}006$ (рис. 30).

Отдельным исследованием являлось изучение искусственных навалов гравийных и галечных насыпей. Как правило, наиболее интенсивно заселяются края насыпей и места соприкосновения основной фракции с более мелким материалом, являющимся разрушенными остатками основной породы. То есть стык межфазового раздела разнодисперсных фракций является наиболее продуктивным. В мелком гравии (0,5—1 см) растения приживаются среди частиц на высоте 20 см от поверхности почвы, на которой насыпи гравия расположены. В щебне размером 2—5 см растения среди частиц гравия не приживаются. Крупные фракции щебня заселяет энтомофауна хортобионтов и дендробионтов, в нижних горизонтах присутствуют педобионты. Таким образом, крупные фракции горных пород, заполненные воздушным пространством, являются аналогом трехмерных субстратов, создаваемых наземными растениями.

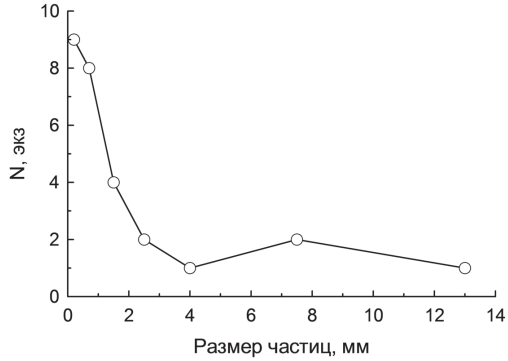


Рис. 26. Численность (N) беспозвоночных в секторах с грунтами различного размера на агроландшафте (садовый участок)

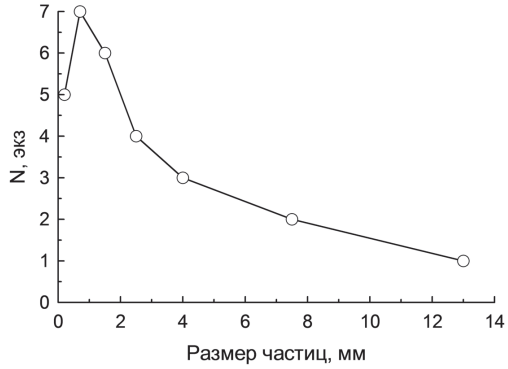


Рис. 27. Численность (N) беспозвоночных в секторах с грунтами различного размера на степных биотопах

Также изучены насыпи выветренных частиц возле скальных вертикальных выходов пород. Частицы были представлены разнодисперсными фракциями, которые заселялись по всем стадиям сукцессии почвообразовательного процесса: цианобактерии — водоросли и мхи — растения (Штина, Голлербах, 1976). Чем выше доля наиболее маленьких фракций от общего количества выветренных пород, тем быстрее и обильнее развивались растения. Как правило, развитие растений наблюдалось при доле частиц размером менее 1 мм, составляющим по массе не менее 20 % общего количества выветренных частиц, и при толщине слоя этих частиц не менее 2 мм. Как и в случае с искусственно насыпанными в емкости горными

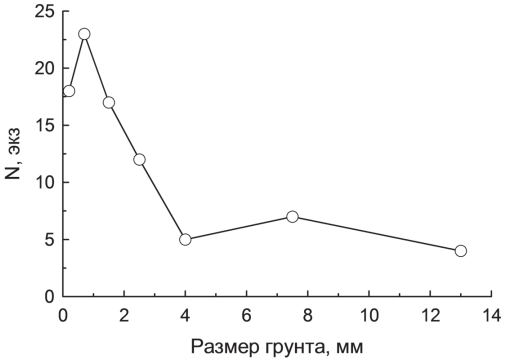


Рис. 28. Численность (N) беспозвоночных в секторах с грунтами различного размера на почвах хвойного леса

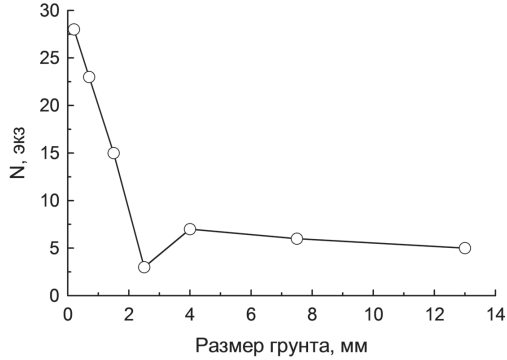


Рис. 29. Численность (N) беспозвоночных в секторах с грунтами различного размера на почвах широколиственного леса

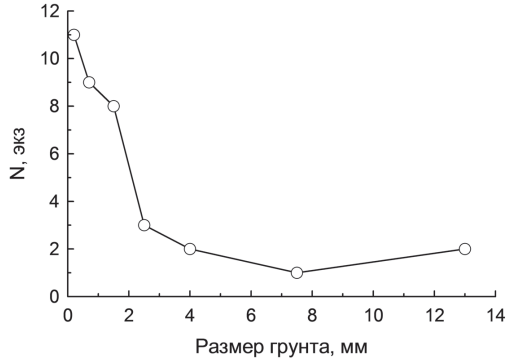


Рис. 30. Численность (N) беспозвоночных в секторах с грунтами различного размера на увлажненных местах у водоемов

породами, немаловажную роль играет влажность окружающей среды и пористость подстилающей породы, так как некоторые растения при достаточной влажности могут развиваться в порах даже при отсутствии мелко раздробленных фракций.

5. ПРОСТРАНСТВО БИОТИЧЕСКИХ СРЕД

5.1. Биомасса, продуктивность и разнообразие различных биомов

Продуктивность и общая биомасса растительных биомов в наземных экосистемах убывает в следующем порядке: тропический лес — умеренный смешанный лес — умеренный широколиственный лес — хвойный лес — саванны — разнотравная степь — однотравная степь — прерии — тундры — пустыни (Одум, 1986; Степановских, 2001). В мировом океане продуктивность ценозов убывает в следующем порядке: водорослевые леса — коралловые рифы — мелководная литораль без растений — открытая пелагиаль (Mann, 1973). В пресноводных экосистемах: заросли макрофитов — заросли нитчатых водорослей — мелководная литораль — пелагиаль. Наиболее продуктивные из всех вышеперечисленных биомов отличаются также наибольшим видовым разнообразием. Причиной тому служит помимо разнообразных трофических потоков, преобразованных в цепи и сети, большое количество пространственно упорядоченных, вертикально укомплектованных ярусов, слоев, толщ, обусловливающих пространственное распределение ниш. Наиболее продуктивные и разнообразные экосистемы, как правило, отличаются наибольшей высотой и глубиной в градиенте удаления от раздела фаз, то есть имеют наибольшую высоту в атмосфере и гидросфере и наибольшую глубину в педосфере и донных отложениях. Так, в более продуктивных и разнообразных наземных экосистемах, среди деревьев, эвкалипты и секвойи достигают высоты 110—120 м, а в водных экосистемах водорослевые леса достигают в высоту 45—50 м. Однако в отношении биомассы и продуктивности отдельных видов водные и сухопутные экосистемы имеют схожие величины. Биомасса наиболее продуктивных наземных лесных экосистем характеризуется величинами 50—20 кг/м^2, ламинариевые заросли — до 51 кг/м^2, таких же величин достигают

моллюски. Но за счет большего разнообразия биомасса наземных биомов в целом выше, чем водных. В трофической экологии всегда возникают вопросы о взаимном сосуществовании на ограниченной площади большого количества видов. Некоторыми авторами высказывались предположения о значительной роли больших поверхностей растений, которые во много раз превышают поверхность Земли, на которой эти растения произрастают и обеспечивают субстратом консументов (гетеротрофов) различных порядков (Грин, Стаут, Тейлор, 1993; Данилов-Данильян, 2005; Angiosperm leaf vein evolution…, 2009; Pennisi, 2010).

Коэволюция биомов с большим видовым разнообразием определяет баланс между разнообразием форм автотрофных организмов и населяющих их гетеротрофных животных (Шварц, 1980). Причем разнообразие форм растительных сообществ определяет увеличение разнообразных в морфофункциональном плане как трофических, так и топических консортов, их населяющих. В. Н. Беклемишевым (1951) на основании данных закономерностей была выстроена система консорциумов, где одним из основных положений являлось разделение на трофические и топические консорты. Топические консорты в отличие от трофических используют растения как местообитания или определенную площадь без потребления первичной продукции. Доля топических консортов по отношению к трофическим в различных экосистемах значительно варьируется. Животные, населяющие сложные поверхности растений, выработали ряд специфичных приспособлений для передвижения по этим поверхностям, такие как различные выросты у одноклеточных животных, различные по размеру, форме и конфигурации крючки у членистоногих, присоски у червей и моллюсков и пятипалые конечности у высших позвоночных.

5.2. Удельные поверхности растений

Определение показателей удельных поверхностей различных растений особенно активизировалось во второй половине прошлого столетия в связи с изучением продуктивности растительных сообществ и их роли в глобальном балансе газовых компонент и распределении влаги. У наземных растений изучены как

удельная поверхность ($см^2$, $м^2/г$), так и индексы листовой поверхности (LAI — leaf area index, $м^2/м^2$, $га^2/га^2$) и удельная поверхность листьев, ветвей и стволов к массе этих растений (Уткин, 2008). У водных растений изучена только удельная поверхность различных вегетативных органов по отношению к массе (Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей, 1992; Хайлов, Юрченко, Шошина, 2001; Миничева, 2003). В последние годы появляются данные о полной поверхности некоторых наземных растений (Площадь поверхности стволов…, 2009).

Полная поверхность растений, или индекс удельной поверхности (PAI — plant area index) — это площадь поверхности всех вегетативных частей отдельного вида растений или фитоценоза на определенном участке земной поверхности к площади поверхности этого участка, выражаемая в $см^2/см^2$, $м^2/м^2$, га/га. Нами также с помощью специальной методики подробно изучены показатели полной поверхности различных растений пресных вод (Корляков, 2010; Корляков, Корлякова, 2010). Данные по индексам полной поверхности водных растений или удельным поверхностям приведены в табл. 7.

Наиболее интенсивное развитие макрофитов наблюдалось с июня по июль (рис. 31). В июле — августе рост растений замедлялся и начиналось цветение. В этот период индекс листовой поверхности достигал 2—3 $м^2/м^2$ и наблюдалось максимальное развитие макрофитов. У высших водных растений индекс листовой поверхности (LAI) колебался в пределах 1—3,5 $м^2/м^2$ и в среднем составил 2,2 (см. табл. 7). У макрофитов, выращенных в искусственных условиях, индекс листовой поверхности составил 0,5—5,9 $м^2/м^2$, в среднем 3,2 (табл. 8). То есть водные растения, выращенные в искусственных условиях, за исключением роголистника, отличались несколько более значительными величинами удельных поверхностей по сравнению с растениями, произрастающими в природе. Аналогичные данные по удельным поверхностям агрокультур по сравнению с дикими растениями приводят Б. А. Быков (1957) и Л. С. Ермолова, А. И. Уткин (1998). Более высокие показатели удельных поверхностей декоративных тропических видов могут быть обусловлены как видовой спецификой развития кроны, то есть тропические виды могут отличаться изначально бóльшими величинами удельных поверхностей по сравнению с видами умеренных

Таблица 7

Удельные поверхности пресноводных растений в природных условиях

Водоем	Вид растения	LAI	PAI*	Источник
Озеро Плодушка	Элодея канадская (Elodea canadensis)	1,85 ± 0,49	4,5 ± 1,2	Корляков (2009; 2010; 2013); Корляков, Корлякова (2010)
Залив на реке Миасс		3,53 ± 0,66	8,5 ± 1,5	
	Уруть мутовчатая (Myriophyllum verticillatum)	1,8 ± 0,83	4,9 ± 2,2	
Река Урал	Рдест курчавый (Ceratophyllum demersum)	1,05 ± 0,03	3,1 ± 0,3	
Озеро Б. Табанкуль	Роголистник (Ceratophyllum demersum)	2,7 ± 0,56	6,3 ± 1,3	
Заводской пруд (Челябинск)		2,4	5,7	
Река Миасс	Спирогира (Spirogyra)	31,4	31,4	
		12,4	12,4	
		59,4	59,4	
		21	21	
Озеро Плодушка	Улотрикс (Ulothrix)	21	21	
		11,5	11,5	
		19,2	19,2	
		14,7	14,7	
Криворожская ГРЭС	Лингбия (Lyngbya)	35	35	Нестеренко (1989)
	Кладофора (Cladophora)	7	7	

Примечание: LAI — индекс листовой поверхности (м/м²); PAI* — индекс полной поверхности растения: поверхность стебля + двусторонняя поверхность листьев (м²/м²) — PAI зачастую определяется исходя из показателя LAI, для которого, в свою очередь, у широколиственных пород определяется односторонняя, а у хвойных полная, двусторонняя поверхность (м/м²).

широт, так и особенностями искусственного освещения: более широкий градус углов освещения, стабильность освещенности и т. д. Также причиной может быть монодоминантность видов, выращиваемых в чистых культурах и поэтому отличающихся более интенсивно развитой кроной.

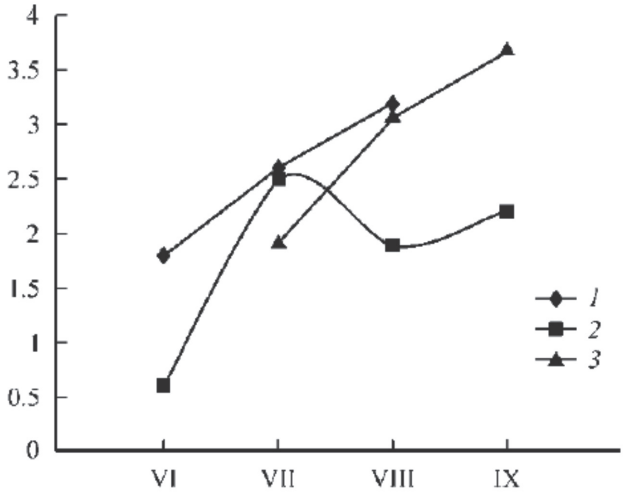


Рис 31. Динамика индекса листовой поверхности (LAI) макрофитов в летние месяцы
1 — роголистник (озеро Б. Табанкуль); 2 — уруть (залив реки Миасс); 3 — элодея канадская (залив реки Миасс).
По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — значения LAI, м²/м²

Таблица 8

Удельные поверхности декоративных водных растений (M ± m)

Вид растения	LAI, м²/м²	PAI, м²/м²
Мох яванский (*Vesicularia dubyana*)	9,35 ± 2,21	24,57 ± 5,8
Гигрофила (*Hygrophila polysperma*)	5,96 ± 3,35	12,22 ± 6,6
Ротала (*Rotala roundifolia*)	2,2 ± 0,42	5,2 ± 0,98
Людвигия ползучая (*Ludvigia repens*)	2,8 ± 0,18	6,1 ± 1,42
Бакопа (*Bacopa caroliniana*)	1,3 ± 0,89	3,4 ± 1,67
Роголистник (*Ceratophyllum*)	0,57 ± 0,04	1,38 ± 0,09

Окончание табл. 8

Вид растения	LAI, м²/м²	PAI, м²/м²
Нитчатые водоросли из аквариума	38,6	38,6
	42,9	42,9
	31,6	31,6
	35,1	35,1
	59,1	59,1
	53,1	53,1

Схожие закономерности отмечены для наземных растений. А. П. Шенников (1964) для луговых трав приводит значения LAI от 1,4 до 4,5 $м^2/м^2$, тогда как, согласно данным R. W. Brougham (1958), для сельскохозяйственных культур в период наибольшего развития LAI может достигать 5—11,2 $м^2/м^2$. Индекс листовой поверхности высших водных растений в природных условиях характеризовался тем же порядком, но несколько меньшими величинами значений по сравнению с наземными растениями (см. табл. 7). Причиной могут являться недостаток солнечной радиации и более короткая продолжительность светового дня для видов, находящихся в воде. Так, согласно данным А. И. Уткина (Вертикально-фракционное распределение фитомассы…, 1986; Уткин, 2008), в лесных сообществах Восточно-Европейской равнины LAI для крапивы в среднем составил 3,3, для березы — 4, осины — 4,5, сосны — 7,2. Средними показателями для популяций многих наземных растений, отвечающими оптимуму чистой первичной продукции, считаются индексы листовой поверхности, равные 4—4,5 $м^2/м^2$ (рис. 32).

Анализ данных по индексу листовой поверхности наземных растений различных биомов, проведенный исследователями Института лесоведения РАН, выявил, что этот показатель колеблется в пределах от 1 до 19 и в среднем составляет 4,5 (Уткин, 2008). А. И. Уткин с соавт. (Дылис, Уткин, Солнцева, 1989; Уткин, Гульбе, Рождественский, 1988; Ермолова, Уткин, 1998) для древесных видов приводит следующие значения индекса листовой поверхности: лиственный лес умеренного пояса — 3—7 га/га, субтропические и тропические леса — 6—17 га/га, хвойные леса из светолюбивых пород — 5—11 га/га, хвойные леса из теневыносливых пород — 10—18 га/га. Следует отметить, что Б. А. Быков (1983) приводит максимальные величины индекса листовой поверхности: для хвой-

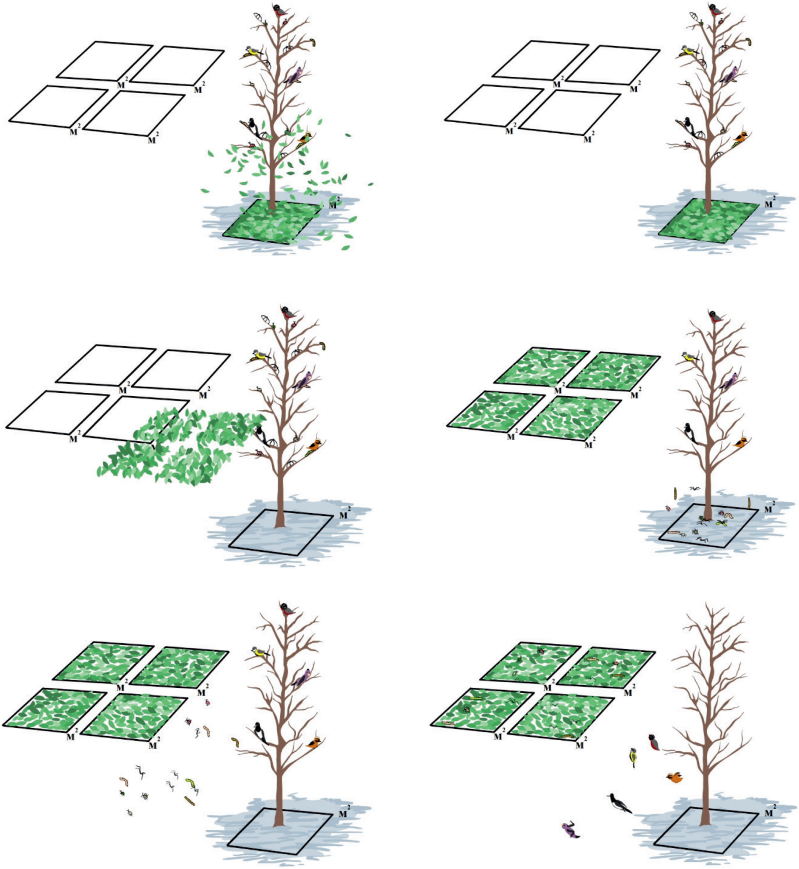


Рис. 32. Иллюстрация средних удельных поверхностей наземных растений с демонстрацией распределения на дереве членистоногих и птиц

ного леса — 28 га/га, лугов — 30 га/га, степей — 2,5 га/га. Эти данные по неточности методических подходов являются несколько завышенными. Подобным образом А. Ф. Хайретдинов (1990) указывает, что лиственная поверхность растений может превышать поверхность почвы в десятки и сотни раз, где «сотни раз» никак не могут соответствовать действительности. С учетом данных о камбиальной поверхности и поверхности ветвей можно определить, что полная поверхность высших наземных растений может

достигать в среднем 2—4 десятков, то есть превышать площадь поверхности участков земли, на которой они произрастают, на один порядок (Whittaker, Woodwell, 1967; Дылис, Уткин, Солнцева, 1980; Уткин, 2008; Площадь поверхности стволов…, 2009). Полная поверхность (PAI) макрофитов в природных условиях с учетом двусторонней поверхности листьев и поверхности стеблей растений колебалась в пределах 3,1—8,5 $м^2/м^2$, в среднем составила 5,5 (см. табл. 7). У изученных нами высших водных растений полная поверхность (PAI) превышала индекс листовой поверхности (LAI) в 2—3 раза. Если интерполировать эти критерии применительно к наземным растениям, то, исходя из максимальных значений LAI, PAI наземных растений не может превышать 60 $м^2/м^2$. В наиболее разнообразных тропических фитоценозах индекс полной поверхности может быть несколько выше, если учитывать несколько видов, а не монокультуру.

Намного более значительными показателями полной поверхности отличались растения, более приспособленные к жизни в водной среде: мхи и особенно нитчатые эукариотические водоросли. Так, полная поверхность нитчатых водорослей составляла от 11 до 31 $м^2/м^2$ и в редких случаях достигала почти 60 $м^2/м^2$ (см. табл. 7), то есть превышала площадь поверхности донных отложений на 1 порядок. Полная поверхность нитчатых водорослей в различных пресных водоемах колебалась от 11 до 59 $м^2/м^2$, улотрикс — от 11 до 21 $м^2/м^2$, спирогира — от 12 до 59 $м^2/м^2$. Данные в этих же пределах для лингбии (35 $м^2/м^2$) и кладофоры (7 $м^2/м^2$) в Криворожской ГРЭС приводит Г. В. Нестеренко (1989). Следует отметить, что в экспериментальных аквариумных условиях нитчатые водоросли имели схожие показатели удельных поверхностей с более высоким нижним лимитом, составляющим 31 $м^2/м^2$ (см. табл. 8). Нами были также рассчитаны величины полных поверхностей морских растений на основании данных Г. Г. Миничевой (Миничева, Зотов, Косенко, 2003; Миничева 2006) по удельным поверхностям и средним величинам биомассы изученных видов в исследованном водоеме. По данным исследователей (Миничева, Зотов, Косенко, 2003), полная поверхность морских водорослей колебалась в широких пределах — от 0,2 до 98 $м^2/м^2$, при этом максимальные значения имели нитчатые формы (кладофора, улотрикс, лингбия) — 17—98 $м^2/м^2$ (табл. 9).

Таблица 9

Удельные поверхности морских водорослей и высших растений в природных условиях
(Миничева, Зотов, Косенко, 2003)

Водоем	Вид растения	PAI
Черное море	*Phaeophyta (бурые водоросли)*	
	Ectocarpus confervoudes (Roth.)	5,2
	Scytosiphon lomentaria (Lyngb.)	8,1
	Rhodophyta (красные водоросли)	
	Bangia fuscopurprea (Dillw.)	0,2
	Kylinia virgatula (Harv.)	13
	Ceramium rubrum (Huds.)	5
	Ceramium elegans Ducl.	13
	Callithamnion corymbosum (J. E. Smith)	33
	Polysiphonia elongata (Huds.)	1,8
	Chlorophyta (зеленые водоросли)	
	Ulothrix implexa (Kutz.)	63
	Ulothrix zonata (Web. Et Mohr)	30
	Enteromorpha clathrata (Roth.)	0,6
	Enteromorpha intestinalis (L.)	5,1
	Enteromorpha linza (L.)	1,5
	Ulva rigida Ag.	2,1
	Chaetomorpha chlorotica (Mont.)	0,3
	Chaetomorpha linnum (Mont.)	4,2
	Rhizoclonium implexum (Dillw.)	21,9
	Cladophora vadorum (Aresch.)	45,4
	Cladophora albida (Huds.)	17,1
	Cladophora laetevirens (Dillw.)	18,5
	Cladophora liniformis Kutz.	61,6
	Cladophora siwaschensis C. Meyer.	51,7
	Cyanophyta (сине-зеленые водоросли)	
	Lyngbya confervoides C. Agardh.	98
	Lyngbya lutea (Ag.)	43
	Thalassiophyta (высшие растения)	
	Zostera marina L	3,5
	Zostera nolti (Cavol.)	4,9
	Potamogeton pectinatus	1,3

Значительно более высокие показатели удельных поверхностей водорослей по сравнению с макрофитами, по всей видимости,

обусловлены спецификой набора пигментов и форм хлорофилла (более широкий набор — от *a* до *f*) у водорослей, что позволяет в водной среде наиболее оптимально использовать солнечную энергию. Так, известно, что хлорофиллы *c*, *d*, *f*, характерные для водорослей и цианобактерий, могут поглощать более длинноволновое излучение, тогда как у высших растений присутствует только хлорофилл *a* и *b*. Стратегиями для увеличения листовых поверхностей служат особенности листовых мозаик и ритмика движений листьев. В случае с нитчатыми водорослями и трихомными цианобактериями помимо особенностей их движения при улавливании света немаловажную роль играет гетеротрофное питание, позволяющее им некоторое время оставаться без света, не теряя фотосинтетических функций. В отношении суммарной поверхности одноклеточного фитопланктона ввиду высокой дискретности его таллома и более активного передвижения в толще воды удельная поверхность может быть увеличена еще на один порядок. Эта особенность характеризует данную группу растений наибольшими величинами первичной продукции, но не является объектом нашего исследования, так как одноклеточные водоросли адсорбируют значительно меньше клеток по сравнению с многоклеточными.

5.3. Связь численности животных с удельными поверхностями растений в водных экосистемах

Установлено, что численность бактериоперифитона, населяющего высшие водные растения пресных вод, составляет примерно 2—4 млрд клеток на 1 г растения (Рыбакова, 2000, 2002). Эти показатели на несколько порядков превышают численность бактериопланктона и сопоставимы с показателями бактериобентоса донных отложений различных внутренних водоемов. Численность бактерий на водорослях, в том числе на трихомных цианобактериях, также достигает нескольких миллиардов клеток на 1 г водоросли (Бершова, Коптева, Танцюренко, 1968; Панкратова, 1970; Соколова, 1971; Штина, Панкратова, 1974; Заварзин, 1984). Численность бактерий на листьях наземных растений колеблется от десятков тысяч до сотен миллионов клеток на 1 г зеленой массы (Шестакова, 1961;

Новикова, 1963; Делова, Кузнецова, 1973; Возняковская, 1976; Гузев, Зайцев, Бабьева, 1980; Садыков, 1980; Черняковская, Добровольская, Лысак, 1990; Вертикально-ярусная организация микробных сообществ…, 1993; Бактерии в почве…, 1996; Гродницкая, 2005). Следует отметить, что даже самые высокие значения численности бактерий, населяющих листья наземных растений, на один порядок меньше значений численности бактерий, населяющих водные растения. Причина заключается в том, что бактерии, обитающие на поверхности водных растений, всегда обеспечены водой, необходимой для различных метаболических реакций. Так, ряд исследователей (Зубрилин, Мишустин, Харченко, 1950; Ленькова, 1954; Заикина, 2008) отметили, что во влажные периоды и после дождей количество бактерий на листьях сельскохозяйственных растений значительно увеличивается. Бактерии, развивающиеся на поверхности наземных растений, питаются метаболитами, выделяемыми растениями на поверхность листьев, ветвей и стволов, и в период засухи пассивно зафиксированы на поверхности эпидермиса (Холодный, 1944; Кузнецова, 1973; Метанотрофы и метилобактерии…, 2004; Глушакова, Чернов, 2004). Второй причиной высокой вариабельности численности бактерий на поверхности наземных растений является то, что по мере развития растений, увеличения их размеров и выделения питательных веществ увеличивается соответственно и численность микроорганизмов, населяющих филлосферу. Так, по мере вегетационного сезона, с апреля по август, численность бактерий на 1 г зеленой массы растения значительно вырастает. По данным исследователей, для травы с пастбищ в мае численность бактерий составила 175 000, в июне — 685 000, в июле — 2 040 000 клеток в 1 г зеленой массы; в 1 г зеленой массы люцерны численность бактерий составила: в апреле — 1 804 000, в мае — 26 383 000, в июне — 62 116 000 (Kroulik, Burkey, Wiseman, 1955; Рыбакова, 1963). Немаловажным моментом является то, что после кошения травы в осенний период численность бактерий на поверхности наземных растений значительно увеличивается — с нескольких миллионов и десятков миллионов до нескольких миллиардов на 1 г зеленого растения (Макарова, 1954). На этом этапе численность бактерий, населяющих наземные растения, сопоставима с численностью бактерий, населяющих водные растения, однако в этом случае на наземных растениях развивается сообщество

редуцентов и начинается стадия трансформации органического вещества. Таким образом, поверхность различных растений в водных и наземных экосистемах населена разнообразными микроорганизмами, численность которых увеличивается соответственно при увеличении поверхностей этих растений. Плотность микроорганизмов при этом стремится к миллионам, десяткам, сотням миллионов и миллиардам клеток на 1 г зеленой массы растения. Пик численности приходится на последние стадии развития растения при максимуме выделяемых веществ, и биомасса уже мертвого растения переходит в стадию следующих трофических звеньев и трансформации в редуцентное сообщество. Таким образом, по аналогии с ризосферой, филлосфера является субстратом для многих организмов, развивающихся на поверхности растений.

Плотность микроорганизмов на поверхностях водных растений имеет два важных аспекта. Первый: удельные поверхности цианобактерий и «нитчатых» водорослей значительно превосходят удельные поверхности высших водных растений. Второй заключается в том, что трихомные цианобактерии и «нитчатые» водоросли характеризуются очень плотными структурами зарослей, часто в виде биопленок и альгобактериальных матов. Это может служить причиной кворум-эффектов, ограничивающих плотность организмов, заселяющих эти водоросли. Заселение поверхности вытянутых форм микроорганизмов (нитчатых бактерий, цианобактерий, актиномицетов, грибов, водорослей) рядом прикрепленных и подвижных форм микроорганизмов неоднократно отмечалось микробиологами (Заварзин, 1984) и гидробиологами (Заика, 1981).

Для установления связей численности животных, заселяющих маты цианобактерий, с поверхностью трихом этих водорослей нами проводились специальные исследования. На разных стадиях развития искусственно выращенных в аквариумных условиях матов водоросли *Phormidium sp.* изучалась численность животных, эти маты населяющих. Кроме того, изучалась удельная поверхность матов путем вырезания отельных кусочков — секторов, подсчета числа трихом в секторе и определения диаметра трихом по ранее описанной методике. Изучалась достоверность связи числа простейших и нематод с числом нитей (трихом), количество которых колебалось в поле зрения от нескольких десятков до нескольких сотен штук (рис. 33а). Численность нематод и простейших корре-

лировала с числом нитей или трихом цианобактерий, при этом характеризовалась статистически значимой связью ($p = 0{,}0547$). Нити располагались в объективе микроскопа в виде пучка, и чем больше было нитей, тем больше на их поверхности и между нитями было животных. Исследования на других фазах развития цианобактериального мата подтвердили данную корреляцию (рис. 33б). Статистическая значимость характеризовалась более достоверными значениями ($p = 0{,}0263$). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 1{,}21L^{0{,}2972}$, где N — численность эукариотических микроорганизмов и многоклеточных (экз. в поле зрения), L — число трихом в поле зрения (шт.). Следует отметить, что чем более длительными были наблюдения, тем выше была статистически значимая связь. Тем не менее значения были близкими к статистической достоверности и животные были представлены как активно плавающими видами, так и передвигающимися по поверхности твердых субстратов. Поэтому мы проанализировали связь числа трихом с различными экологическими формами гидробионтов, поселяющихся на поверхностях водорослей. При сравнении числа трихом с численностью подвижных плавающих инфузорий статистически значимой связи не выявилось ($p = 0{,}3817$). Важно отметить, что инфузории наблюдались только среди трихом плотностью до 250 шт. в поле зрения (рис. 33в), тогда как нематоды фигурировали и в матах плотностью трихом 500 шт. в поле зрения (рис. 33г). В свою очередь численность ползающих по поверхности нематод, наоборот, достоверно коррелировала с числом трихом цианобактерий, где была установлена высоко статистически значимая связь ($p = 0{,}00099$). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 0{,}121L^{0{,}6782}$, где N — численность нематод (экз. в поле зрения), L — число трихом в поле зрения (шт.).

Следующим этапом являлось установление связи численности беспозвоночных животных с поверхностями эукариотических «нитчатых» водорослей, таких как *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Zygnema*, *Ulothrix*, *Cladophora*. Особенностями этих водорослей является то, что они создают обширные, сложно структурированные трехмерные заросли, прикрепленные к различным субстратам (растениям, корягам, галечнику, бетонным плитам), и достигают высоты в среднем несколько десятков сантиметров. Заросли «нитчатых» водорослей брались из мелководий различных водоемов (река Миасс,

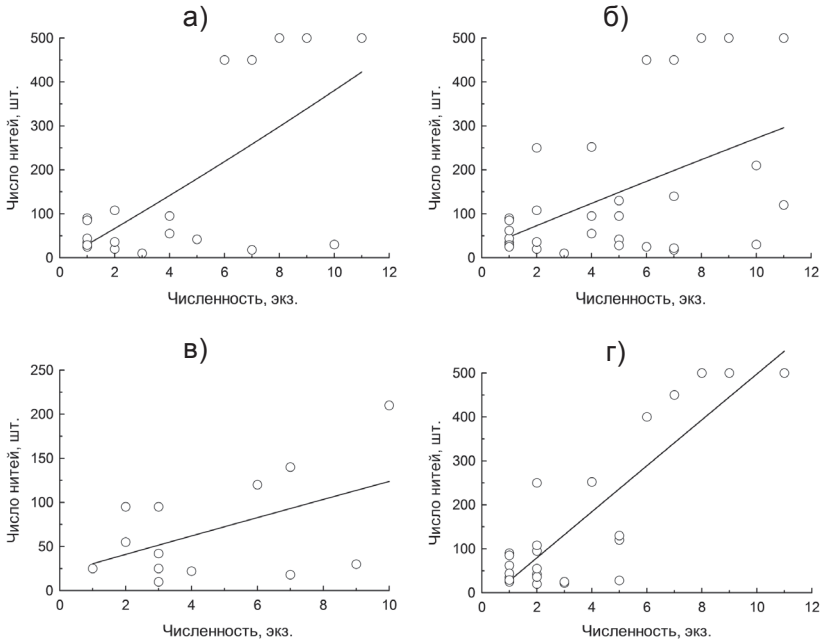


Рис. 33. Связь численности гетеротрофных организмов с числом нитей (трихом) цианобактериального мата: а) нитчатые цианобактерии и простейшие с нематодами (1 экспозиция развития цианобактериального мата); б) нитчатые цианобактерии и простейшие с нематодами (2 экспозиции); в) число нитей цианобактерий и численность инфузорий; г) число нитей цианобактерий и число нематод

заводской пруд Станкомаш, озеро М. Табанкуль). В наших исследованиях фигурировали преимущественно заросли *Spirogyra* и *Ulothrix*. Из середины зарослей зажимами и специальными приборами вырезались участки водорослей и подсчитывались беспозвоночные, населяющие эти заросли (Корляков, 2013). Ценозы эукариотических водорослей были заселены типичными представителями зообентоса и зоофитоса, среди которых доминировали моллюски, олигохеты, хирономиды, поденки, остракоды, дафнии, личинки жуков и клопы. В реке Миасс между числом нитей водорослей и численностью беспозвоночных выявлена корреляция, близкая к статистически значимой тенденции ($p = 0{,}1259$). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 0{,}02L^{1{,}0238}$, где N — численность

беспозвоночных (экз.), L — число «нитей» в поле зрения (шт.). Численность беспозвоночных с ростом массы «нитчатых» водорослей на примере пруда завода «Станкомаш» также росла и характеризовалась уже статистически значимой связью (p = 0,0444) (рис. 34). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 3{,}48M^{0{,}5592}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), M — масса растения (г). Для проверки трофической обусловленности численности беспозвоночных от массы зеленых эукариотических водорослей был проведен специальный анализ связи двух крайних экологических форм — брюхоногих моллюсков представляющих зоофитос, и дафний, представляющих зоопланктон (рис. 35). Численность моллюсков не коррелировала и не имела значимой связи с ростом массы водорослей, на которых эти моллюски обитали (p = 0,4415). Аналогичная картина наблюдалась в отношении дафний (p = 0,2242). Данное обстоятельство свидетельствует о сложных топических и трофических взаимоотношениях в данных сообществах, в сумме все беспозвоночные имеют достоверную значимую связь с поверхностью, а отдельные крайние формы — не имеют. Это подтверждает сложные коэволюционные взаимоотношения в растительных ценозах в данных альгологических сообществах, обусловленные, по всей видимости, трофическими и метаболическими характеристиками. Подтверждением данного факта служат дальнейшие аналогичные исследования на макрофитах и животных зоофитоса.

Многими исследователями отмечены более высокие показатели численности и биомассы организмов зоофитоса и зооперифитона по сравнению с зообентосными сообществами в одних и тех же водоемах (Саватеева, 1978; Оценка состояния водных объектов…, 1994; Протасов, 1994; Шарапова, 2007; Раилкин, 2008). Нами была подробно изучена связь численности и биомассы организмов зоофитоса и зооперифитона с удельными поверхностями водных растений, населенных этими организмами (Корляков, 2010; Корляков, Нохрин, 2011). Обширные заросли погруженных растений были представлены элодеей канадской (*Elodea canadensis*), роголистником темно-зеленым (*Ceratophyllum demersum*) и урутью мутовчатой (*Myriophyllum verticillatum*). Высота зарослей макрофитов в различных водоемах варьировалась от 0,2 до 1,3 м. Средняя высота зарослей элодеи канадской в двух водоемах составила 58 см, роголистника — 39 см, урути — 46 см. Животные, населяющие

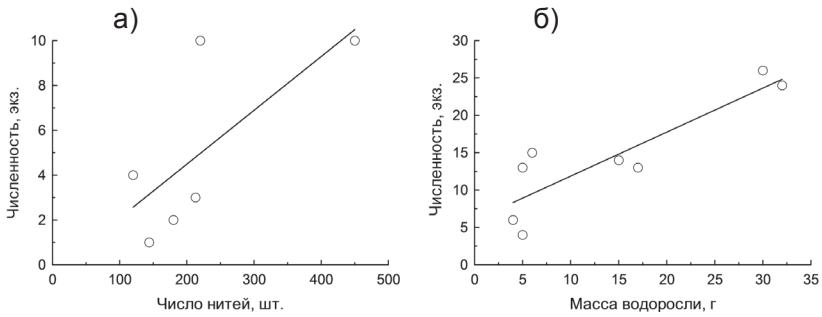


Рис. 34. Связь численности беспозвоночных зоофитоса с числом нитей и массой водорослей: а) река Миасс; б) пруд Станкомаш (Челябинск)

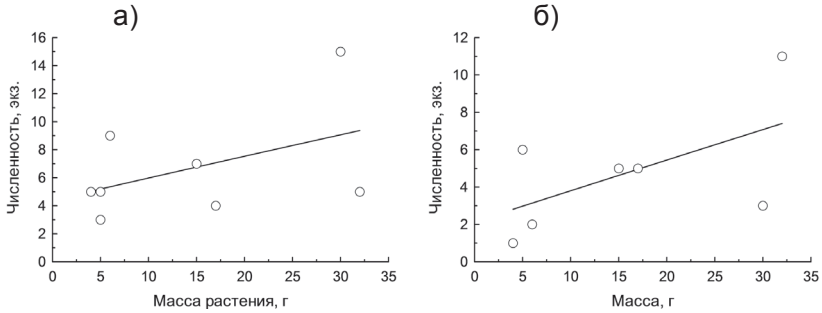


Рис. 35. Зависимость численности зоопланктона и зоофитоса от массы «нитчатых» водорослей в пруду Станкомаш: а) моллюски; б) дафнии

растения, представлены формами, специализированными для освоения сложных трехмерных субстратов; доминировали брюхоногие моллюски, личинки стрекоз, жуков, поденки. Как в сезонной динамике, так и в зависимости от объема пробы, ее глубины с увеличением площади полной поверхности различных макрофитов биомасса и численность организмов зоофитоса нелинейно возрастала (рис. 36). Причем это наблюдалось на различных макрофитах, в различных по гидродинамике водоемах — лотических и лимнических.

В ходе корреляционного анализа по Кенделлу установлены статистически значимые связи между численностью зоофитоса и полной поверхностью элодеи и роголистника — соответственно

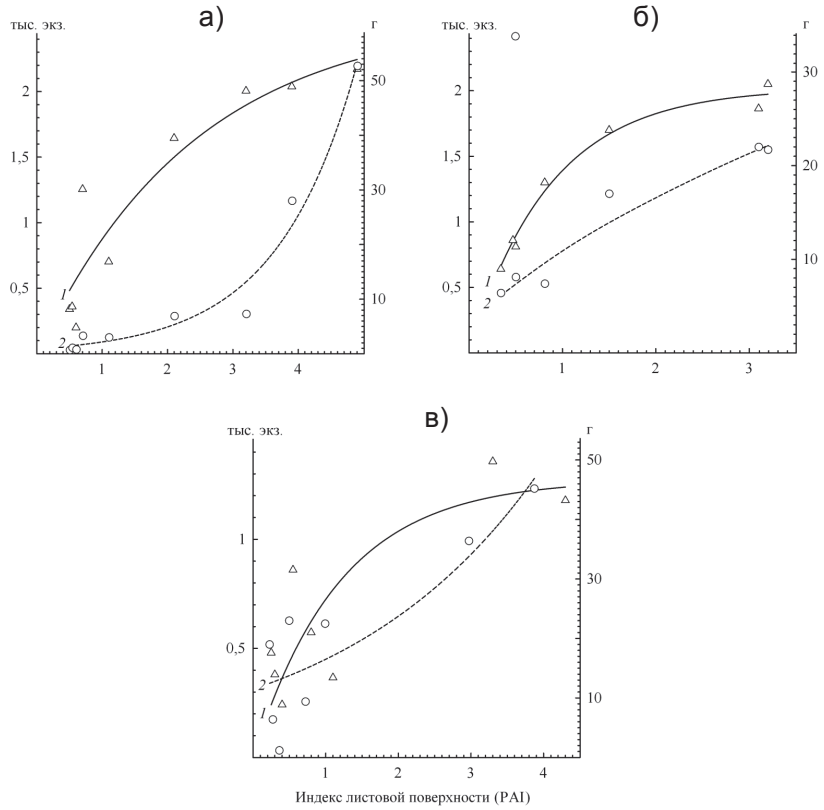


Рис. 36. Численность (1) и биомасса (2) зоофитоса в различных водоемах в зависимости от индекса полной поверхности макрофитов: а) элодея канадская, б) роголистник темно-зеленый, в) уруть мутовчатая

p = 0,0018 и p = 0,0043. Для урути коэффициент корреляции составил p = 0,2160. Тем не менее объединение вероятностей по всем трем макрофитам однозначно указывает на наличие связи между численностью гидробионтов и полной поверхностью растения: p = 0,0002. В случае биомассы статистически значимые корреляции получены для всех трех изученных видов: элодея — p = 0,0008, роголистник — p = 0,0388, уруть — p = 0,0478 (p = 0,0002). Для элодеи канадской уравнение характеризовалось зависимостью $N = 819ИЛП^{0,531}$, где N — численность беспозвоночных (тыс. экз./м^2),

ИЛП — индекс листовой поверхности растения ($м^2/м^2$). Для урути уравнение характеризовалось зависимостью $N = 671{,}5ИЛП^{0{,}4439}$, где N — численность беспозвоночных (тыс. экз./$м^2$), ИЛП — индекс листовой поверхности растения ($м^2/м^2$). Уравнения по биомассе имели вид: для элодеи $B = 0{,}184ИЛП^{3{,}61}$, для роголистника $B = 9{,}46ИЛП^{1{,}1657}$, для урути $B = 19{,}12ИЛП^{0{,}5691}$, где B — биомасса беспозвоночных (г/$м^2$), ИЛП — индекс листовой поверхности растения ($м^2/м^2$). Следует отметить, что на уровне PAI, соответствующему 1 м² поверхности илов, на которых произрастали растения, средняя биомасса зоофитоса на элодее канадской составила 3—6 г/м², на роголистнике — 7—10 г/м², на урути — 17—20 г/м². Причем эти показатели имели близкие значения по сравнению с биомассой зообентоса в этих водоемах. Численность организмов зоофитоса при PAI, соответствующему 1 м², на элодее составила 700 экз./м², на роголистнике — 1500 экз./м², на урути — 730 экз./м². Относительно невысокая по сравнению с организмами зообентоса численность организмов зоофитоса, очевидно, компенсируется крупными размерами доминантных форм последних — моллюсков и личинок стрекоз, которые специализированы для освоения сложных растительных субстратов. Как видно из рис. 36, биомасса беспозвоночных в отличие от численности увеличивается экспоненциально. То есть с увеличением удельных поверхностей растений прирост биомассы зоофитоса ускоряется, а относительная плотность снижается. По всей видимости, численность может ограничиваться хемокоммуникативными барьерами, то есть плотностно-зависимыми эффектами, тогда как биомасса может быть компенсирована крупными размерами организмов.

Из данных, приведенных в табл. 10, видно, что численность зоофитоса на мелкорасчлененных видах водных растений (спирогира, роголистник) выше, чем на растениях с листовой пластинкой (элодея канадская, рдест курчавый), тогда как в отношении биомассы не наблюдается подобных тенденций. Об уменьшении размерной структуры фитофильных беспозвоночных в более мелко сегментированных зарослях водных растений свидетельствуют данные о средних размерах моллюсков в различных по разреженности и плотности зарослях (табл. 11). Плотные заросли водорослей рода *Spirogira* со сложной структурой характеризовались самыми мелкими размерами моллюсков. Более разреженные за-

росли элодеи канадской и роголистника темно-зеленого характеризовались более крупными размерами моллюсков. И в наиболее разреженных зарослях урути мутовчатой и рдеста курчавого обитали самые крупные моллюски. В различных водоемах в зарослях *Spirogira* средний размер моллюсков составил 2,8 мм, в зарослях элодеи — 4,2, в зарослях роголистника — 6,5, в зарослях урути — 6,0 и в зарослях рдеста — 7,5 мм. Причем в одних и тех же водоемах — озеро Плодушка и залив реки Миасс — в зарослях элодеи канадской были более крупные моллюски, а рядом в зарослях «нитчатых» водорослей *Spirogira* обитали более мелкие моллюски.

Таблица 10

Численность (N, тыс. экз./м²) и биомасса (B, г/м²) зоофитоса на макрофитах в различных водоемах

Водоем	Вид растения	*N*	*B*
Озеро Плодушка	*Elodea canadensis* Michx.	1,82 ± 0,25	7,1 ± 0,28
	Spirogira	8,41 ± 1,04	19,1 ± 2,72
Залив на реке Миасс	*Elodea canadensis* Michx.	2,34 ± 0,16	54,1 ± 3,8
	Myriophyllum verticillatum L.	0,96 ± 0,53	34,7 ± 11,4
	Spirogira	3,16	15,5
Река Урал	*Potamogeton crispus* L.	0,61 ± 0,49	28,8 ± 25,7
Озеро Б. Табанкуль	*Ceratophyllum demersum* L.	2,12 ± 0,1	21,8 ± 0,2
Заводской пруд (Челябинск)	*Ceratophyllum demersum* L.	1,86	22

Таблица 11

Средние размеры моллюсков на различных растениях в различных водоемах, мм

Водоем	Вид растения	*M ± m*
Озеро Плодушка	*Elodea canadensis* Michx	3 ± 0,2
	Spirogira	2,4 ± 0,9
Залив на реке Миасс	*Elodea canadensis* Michx	5,4 ± 2,2
	Myriophyllum verticillatum L.	6 ± 1,3
	Spirogira	3,3 ± 0,1
Река Урал	*Potamogeton crispus* L.	7,5 ± 0,5
Озеро Б. Табанкуль	*Ceratophyllum demersum* L.	8,5 ± 2,1
Заводской пруд (Челябинск)	*Ceratophyllum demersum* L.	4,6 ± 0,7

Далее изучалась связь численности беспозвоночных с полупогруженными макрофитами. Объектом для исследований был выбран поручейник широколистный (*Sium latifolium*). Особенностью этого растения является то, что его крона создает места стоянок для животных плейстона, таких как жуки водомерки (*Gerridae*). Исследования проводились в береговой части реки Миасс. Число беспозвоночных, как водных (зоофитос), так и полуводных (зооплейстон), статистически значимо (p = 0,050) коррелировало с длиной побегов поручейника (рис. 37а). Многолетние наблюдения и увеличение выборки выявили динамику роста статистической достоверности (p = 0,012) между длиной побегов и численностью беспозвоночных, заселяющих эти побеги (рис. 37б). Уравнение связи имело вид $N = 6{,}51L^{0{,}8123}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), L — длина побегов растения (м).

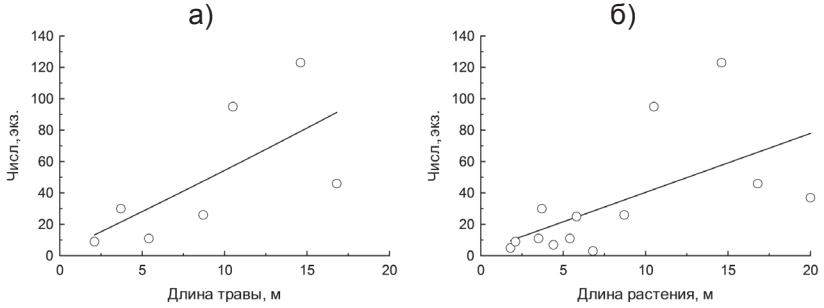


Рис. 37. Связь численности беспозвоночных с длиной стеблей поручейника в прибрежье реки Миасс: а) 2013 год, б) 2010—2013 годы

Связь численности гидробионтов из различных экологических ниш и фазовых разделов (зообентос, зоофитос, зооплейстон) с удельными поверхностями различных водных растений демонстрирует общую фундаментальную физическую закономерность — так называемые удельные жизненные поверхности. Вертикальные слои, толщи и ярусы населены специализированными формами гидробионтов, осваивающих тот или иной ярус водных растительных сообществ или отдельного вида растений. Так, заросли элодеи канадской, населенные по всей высоте моллюсками, личинками хирономид и поденками, в нижней части, в 15 см от корней растений,

также были населены олигохетами и ручейниками. А верхняя часть зарослей высотой 10 см помимо вышеперечисленных доминантов включала в себя жуков-плавунцов. При этом численность в верхней части составляла 68 экз. беспозвоночных на 0,06 м^2 поверхности элодеи канадской, а в нижней — 41 экз. Аналогичная картина наблюдалась в отношении урути мутовчатой. В верхней части урути высотой 20 см численность беспозвоночных составила 40 экз. на 0,03 м^2, в нижней части зарослей, примыкающей к корневой системе, также высотой 20 см, численность беспозвоночных составила 25 экз. на 0,03 м^2. При этом нижняя часть зарослей была разнообразнее, в ней присутствовали моллюски, поденки, хирономиды и ручейники, тогда как в верхней части инфауна и донные организмы отсутствовали, а обитали только моллюски и жуки. Преимущественно большая плотность беспозвоночных в верхних слоях макрофитов может быть обусловлена как фотическими и аэрофильными условиями, более благоприятными для жизни гидробионтов, так и большей продукцией верхней вегетативной части растений, которые посредством последующих трофических уровней (микроорганизмы) обеспечивают питательными ресурсами и энергией вторичных консументов — беспозвоночных.

В отношении зарослей «нитчатой» водоросли *Spirogyra* выявлены следующие особенности. Верхний слой зарослей площадью 4 дм^2 и высотой 8 см от поверхности воды насчитывал 37 беспозвоночных, более нижележащий слой такой же площадью, расположенный в 17 см от поверхности воды, насчитывал 57 беспозвоночных. Гидробионты по всей высоте зарослей водоросли не отличались по составу и были представлены олигохетами, хирономидами, поденками, остракодами и личинками жуков. В других зарослях спирогиры наблюдалась обратная закономерность: верхние ярусы зарослей были более плотно заселены хирономидами и ракообразными. Данные особенности могут объясняться миграциями беспозвоночных по высоте водорослевых ценозов, при этом высокая плотность зарослей обеспечивает более однородный состав с доминантами из инфауны.

Для проверки плотностно-зависимых эффектов в плотных зарослях «нитчатых» водорослей и выявления особенностей вертикальной миграции беспозвоночных нами были проведены исследования в зарослях спирогиры в более высокопродуктивном озере

М. Теренкуль. Численность в верхнем ярусе зарослей спирогиры высотой 15 см в данном водоеме составила 143 экз. на 4 мд^2 (3500 экз./м^2), а в нижнем ярусе такой же высотой — 119 экз. на 4 мд^2 (2975 экз./м^2). При этом нижний ярус был заселен личинками хирономид и гаммарусом, которые являлись доминантами в обоих ярусах. А верхний ярус помимо двух указанных групп гидробионтов населяли моллюски, пиявки и ракообразные. Наибольшая численность и разнообразие беспозвоночных в верхних слоях плотных зарослей спирогиры может свидетельствовать о миграциях и распределении вверху особо чувствительных к низким концентрациям кислорода форм гидробионтов, так как в нижних толщах зарослей при недостатке света выделение углекислоты зачастую превалирует над выделением кислорода.

Зоофитос водного фитоценоза, состоящего из спирогиры и ряски трехдольной *Lemna trisulca*, характеризовался следующими особенностями. Верхний слой, состоящий из ряски высотой 15 см от поверхности воды, был заселен беспозвоночными численностью 130 экз. при массе растения в пробе 53 г. Нижний слой высотой 15 см от дна, представленный спирогирой, насчитывал 159 экз. беспозвоночных при массе растения в пробе 30 г. Таким образом, численность беспозвоночных в зарослях спирогиры, отличающейся большими удельными поверхностями, значительно превалировала над численностью беспозвоночных в ряске. Среди беспозвоночных доминировали моллюски, а также оба вида растений населяли личинки хирономид, олигохеты, поденки, ракообразные, жуки. В зарослях спирогиры по сравнению с ряской значительно превалировали по численности представители инфауны — олигохеты и личинки хирономид (23 к 7 и 39 к 5 экз. соответственно), а также в водорослях присутствовали ручейники.

Нами аналогичным образом исследовалась связь численности и биомассы верхних трофических звеньев — рыб, обитающих в зарослях макрофитов и водорослей, — с удельными поверхностями этих растений. Три выбранных для исследования вида рыб значительно отличались по морфофункциональным характеристикам (Алеев, 1963). Малая южная колюшка (*Pungitis platigaster*) — пелагическая форма, ротан-головешка (*Perccottus glenii*) — придонная форма, европейская щиповка (*Cobitis taenia*) — донная форма. Ротан-головешка, европейская щиповка и малая южная колюшка

отсутствовали в открытой толще воды, где обитали другие виды рыб (плотва — *Rutilus rutilus*, окунь — *Perca fluviatilis*, верховка — *Leucaspius delineatus*, серебряный карась — *Carassius auratis*) и заселяли заросли водных растений. При этом каждый вид был приурочен к зарослям определенного вида растения, значительно отличающегося по плотности и структуре зарослей (табл. 12). Причем это явление наблюдалось в течение всего летнего сезона в различных водоемах с разными доминантами среди макрофитов. Так, малая южная колюшка, как наиболее пелагическая форма в функциональном плане, предпочитала держаться в более разреженных зарослях рдеста курчавого (*Potamogeton crispus* L.). Ротан-головешка, в свою очередь, на протяжении всего летнего сезона имел наибольшую численность в более плотных зарослях элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michx.). Европейская щиповка обитала исключительно в плотных зарослях нитчатых водорослей рода *Spirogira*. Этот вид более специализирован для освоения плотных субстратов. Известно, что щиповка в речных биотопах закапывается в песчаник и галечник, что отмечено и другими исследователями (Пушкин, Мурыгин, 1988; Атлас пресноводных рыб России, 2002). Важно отметить, что приуроченность каждого вида рыбы к определенному виду растительности была характерна для всех возрастных групп отдельного вида с характерным снижением численности более старших возрастов (табл. 13). Пропусков отдельных возрастов не было, за исключением ротана-головешки, которому свойствен каннибализм.

В зарослях водных растений присутствовали как сеголетки, так и взрослые половозрелые рыбы. Учитывая, что все изученные рыбы отличаются коротким жизненным циклом и на протяжении всего летнего сезона обитали в зарослях макрофитов и водорослей, водные растения можно считать их основным «нагульным» и репродуктивным биотопом. Многолетние исследования связи удельных поверхностей макрофитов с численностью и биомассой ротана при первичном анализе имели различные и прямо противоположные зависимости (рис. 38).

В то же время все три исследованных вида рыб (ротан-головешка, европейская щиповка, малая южная колюшка), различающихся по морфофункциональным характеристикам на характерных биотопах, то есть в зарослях макрофитов, отличались показателями,

Таблица 12

Биотопическое распределение рыб ($M \pm m$, экз./м²) по различным зарослям водных растений

Водоем	Вид рыбы	Вид растения			
		***Potamogeton crispus* L.**	***Elodea canadensis* Michx.**	***Myriophyllum verticillatum* L.**	***Spirogira***
Озеро Плодушка	Ротан-головешка	*	135 ± 17	*	13 ± 2
Залив на реке Миасс	Ротан-головешка	*	34 ± 3	21 ± 2	–
Залив на реке Урал	Малая южная колюшка	26 ± 11	1 ± 1	*	–
Река Урал	Европейская щиповка	–	–	*	6 ± 2

* Примечание: данный вид растительности отсутствовал в водоеме.

Таблица 13

Численность (N) и биомасса (B) различных возрастных групп рыб в зарослях макрофитов различных водоемов

Водоем	Вид рыбы	Возраст	N, экз./м²	B, г/м²
Залив на реке Миасс (2008)	Ротан-головешка	0+	40 ± 3	24 ± 2,8
		1+	9 ± 2	21 ± 4,9
		2+	2 ± 1	16 ± 2,1
		3+	1,4 ± 1	18 ± 7,2
		4+	0,7 ± 1	12 ± 6,6
Залив на реке Миасс (2009)	Ротан-головешка	0+	–	–
		1+	14 ± 7	12 ± 6,6
		2+	4 ± 2	13 ± 5,6

Окончание табл. 13

Водоем	Вид рыбы	Возраст	*N*, экз./м²	*B*, г/м²
		3+	2 ± 1	22 ± 5,5
		4+	2 ± 1	33 ± 19,7
Озеро Плодушка (2009)	Ротан-головешка	0+	94 ± 49	30 ± 10,7
		1+	20 ± 3	16 ± 4,3
		2+	–	–
		3+	2 ± 1	22 ± 9,3
Залив на реке Урал (2009)	Малая южная колюшка	0+	8 ± 5	2,4 ± 1,4
		1+	4 ± 2	2 ± 2
		2+	3 ± 1	1,9 ± 0,3
		3+	2 ± 1	1,8 ± 0,8
Река Урал (2009)	Европейская щиповка	0+	1 ± 1	0,2 ± 0,1
		1+	9 ± 2	9 ± 1,2
		2+	2 ± 1	3,6 ± 0,5
		3+	2 ± 1	7 ± 4,2

Примечание: в последней колонке подчеркнуты кульминирующие по биомассе возрастные группы.

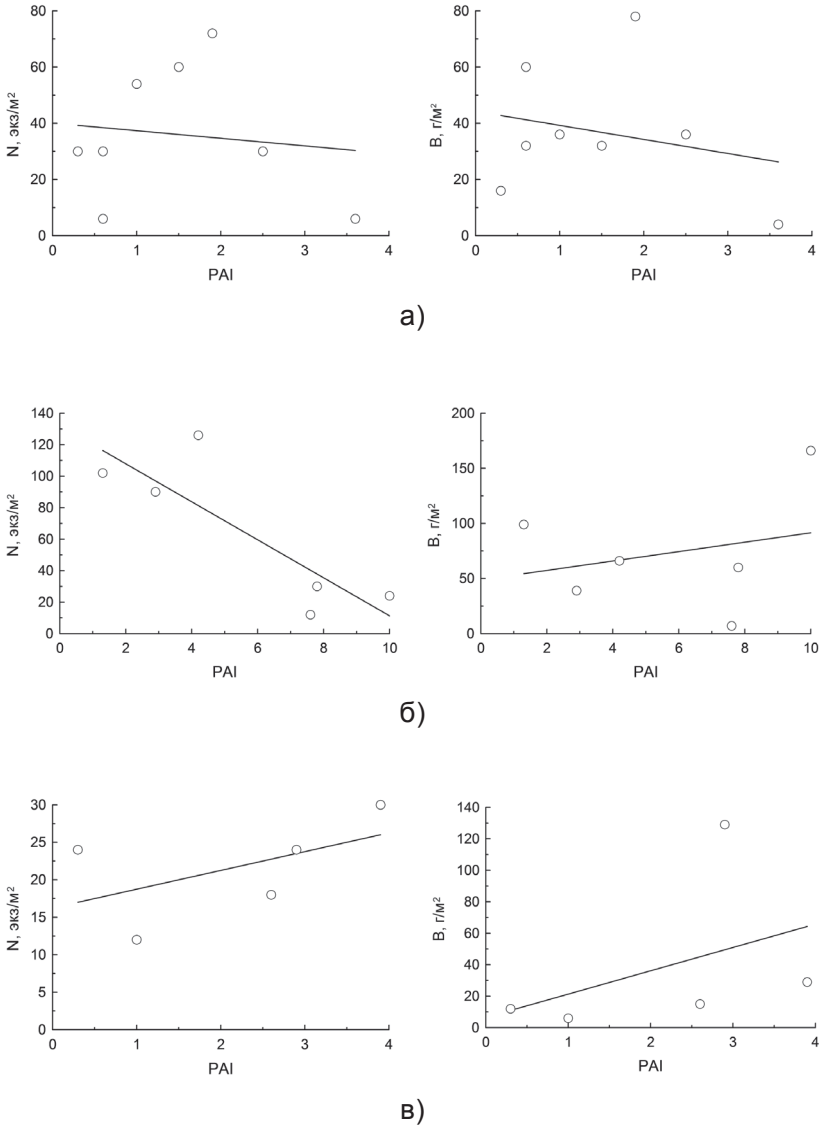


Рис. 38. Зависимость численности (N)
и биомассы (B) ротана-головешки
от полной поверхности (PAI) макрофитов в заливе реки Миасс:
а) 2008 год; б) 2009 год; в) 2010 год

значительно превышающими нормативы ихтиомассы для водоемов данных широт. Показатели их биомассы колебались от 7 до 165 г/м², средняя биомасса ротана-головешки в различных водоемах составила 86 г/м² (Корляков, 2010, 2011). Так, по надежным данным ряда исследователей, полученным независимыми методами (Трусканов, Щербино, 1966; Пермитин, Половков, 1979; Китаев, 1994; Руденко, 2000), известно, что показатели биомассы рыб в морях и пресноводных водоемах колеблются в пределах 0,3—40 г/м². В исследованных нами водоемах биомасса других изученных нами рыб (верховка, плотва, окунь, серебряный карась) на характерных на для них биотопах колебалась в пределах 0,8—8 г/м². Есть основания утверждать, что большая биомасса рыб, специализированных для освоения макрофитов, обусловлена большими нагульными площадями в виде удельной поверхности растений, о чем свидетельствует ряд выявленных закономерностей по распределению рыб в толще растений (рис. 39). Старшие возрастные группы ротана-головешки возрастом от 1+ до 4+ лет характеризовались положительной зависимостью численности и биомассы от полной поверхности макрофитов (рис. 39в).

В отношении численности старших возрастов ротана-головешки выявлена статистически значимая связь ($p = 0,05$). Уравнение связи имело вид $N = 8,58PAI^{0,2883}$, где N — численность ротана-головешки (экз./м²), PAI — индекс полной поверхности растения (м²/м²). В свою очередь младшие возрастные группы ротана-головешки, наоборот, тяготели к разреженным зарослям и свободным пространствам (рис. 39б), что вполне характерно для молоди, питающейся зоопланктоном на открытых пространствах. Взрослые же особи заселяют заросли макрофитов, где активно питаются зообентосом и зоофитосом, позже переходя к хищничеству. В отношении европейской щиповки, обитающей в зарослях «нитчатых» водорослей, выявлена высоко статистически значимая связь как по численности ($p = 0,0007$), так и по биомассе ($p = 0,002$) с площадью полной поверхности растений (рис. 40). Для численности уравнение связи имело вид $N = 0,5PAI^{0,781}$, где N — численность щиповки (экз./м²), PAI — индекс полной поверхности растения (м²/м²). Для биомассы $B = 0,5PAI^{0,9513}$, где B — биомасса щиповки (г/м²), PAI — индекс полной поверхности растения (м²/м²). Как установлено выше, биомасса зоофитоса и перифитона зачастую значительно превосходит

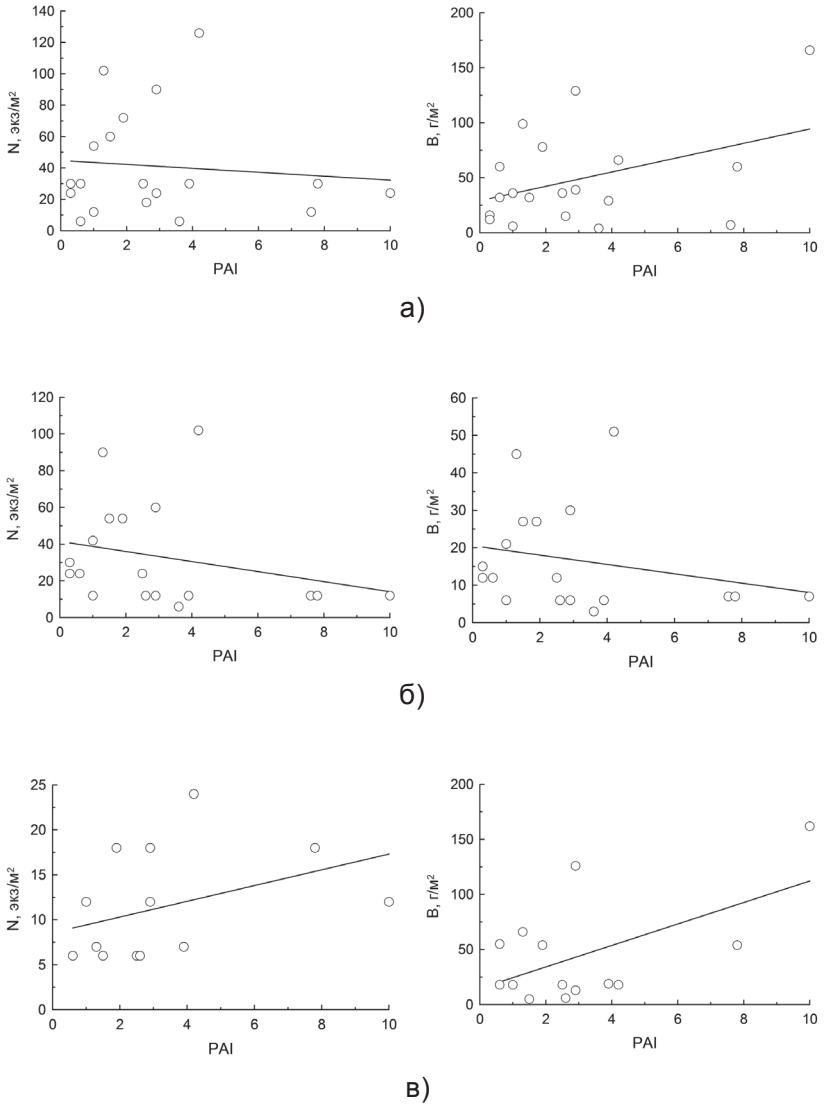


Рис. 39. Зависимость численности (N) и биомассы (B) ротана-головешки от полной поверхности (PAI) макрофитов в 2008—2009 годах в заливе реки Миасс: а) все возрастные группы; б) сеголетки; в) старшие возрастные группы (1—4 года)

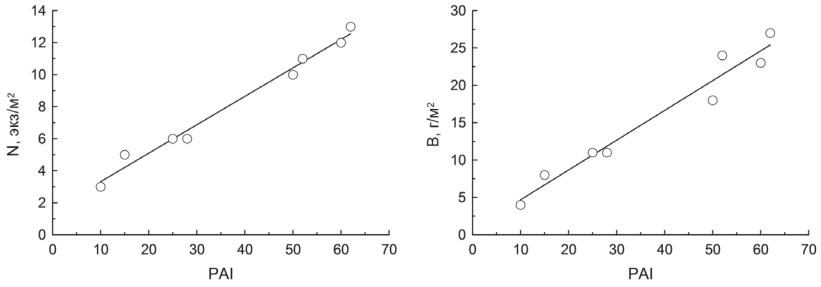


Рис. 40. Зависимость численности (N) и биомассы (B) щиповки от полной поверхности (PAI) зарослей макрофитов в 2009 году в реке Урал

биомассу зообентоса. В этих условиях рыбы, приспособленные к освоению зарослей водных растений, становятся обеспеченными богатыми кормовыми ресурсами. Важно отметить, что численность и биомасса ротана-головешки и европейской щиповки также характеризовались положительной зависимостью с высотой зарослей различных макрофитов, которая варьировалась в различных водоемах от 0,1 до 1,3 м (рис. 41).

В отношении численности и биомассы европейской щиповки и высоты зарослей водорослей также выявлена высоко статистически значимая связь ($p < 0{,}002$). Для численности уравнение имело вид $N = 0{,}64H^{0{,}8324}$, где N — численность щиповки (экз./м²), H — высота зарослей «нитчатых» водорослей (см). Для биомассы $B = 0{,}66H^{1{,}0243}$, где B — биомасса щиповки (г/м²), H — высота зарослей «нитчатых» водорослей (см). Связь численности и биомассы малой южной колюшки с поверхностью макрофитов, ею заселенных, не удалось выявить по причине малого количества выборок и значительной доли других растений и мусора (ветки наземных растений, пластик) в зарослях рдеста. При отношении биомассы макрофитных рыб не к площади поверхности дна водоема, а к площади полной поверхности растительных субстратов эти показатели составили от 0,5 до 19,7 г/м² поверхности растения. Эти показатели вписываются в вышеупомянутые данные ряда исследователей, согласно которым биомасса рыб преимущественно в небольших пресноводных водоемах различных широт колеблется в пределах 0,3—40 г/м² (Китаев, 1994). Следует отметить, что для некоторых морских коралловых

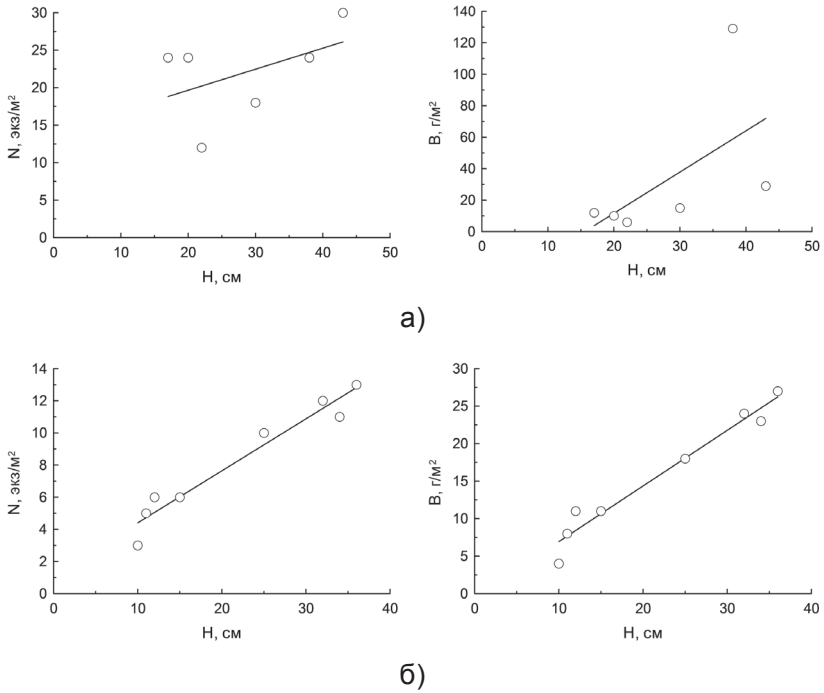


Рис. 41. Зависимость численности (N) и биомассы (B) рыб, обитающих среди зарослей гидрофитов, от высоты (H) этих зарослей в реках Миасс и Урал: а) ротан-головешка, 2010 год; б) щиповка, 2009 год

рыб также найдена статистически значимая положительная зависимость между численностью рыб и размером кораллового рифа (Stevenson, 1963; Зыкова, Михеев, 2010).

Таким образом, можно предположить, что макрофиты и водоросли помимо первичной продукции обеспечивают последующие трофические звенья топическими «резервуарами» в виде нагульных площадей, что сказывается даже на самом последнем трофическом звене — рыбах. Ю. В. Герасимов (2002) также отмечал, что затопленные деревья в водохранилищах Волги подобно морским рифам увеличивают продукцию рыбных сообществ. На этих закономерностях построены технологии увеличения продуктивности морских и пресных экосистем с использованием искусственных рифов (Ис-

кусственные рифы…, 1987, 1990; Вышкварцев, Лебедев, 1999, 2003; Попова, 2004).

5.4. Связь численности животных с удельными поверхностями растений в сухопутных экосистемах

Связь численности водных животных с поверхностями водных растений наиболее показательна, так как вода в отличие от воздуха изобилует большим количеством гидробионтов, свободно передвигающихся в толще воды и не имеющих плотной привязки к поверхностям каких-либо твердых субстратов. В наземных экосистемах также нами были проведены исследования по проверке связей численности членистоногих с удельными поверхностями травянистых, кустарниковых и древесных растений. Первым травянистым растением был выбран тысячелистник (*Achillea millefolium*), отличающийся мелко расчлененными листовыми пластинками, в связи с чем у этого растения число побегов не коррелировало с численностью беспозвоночных (рис. 42а). Однако численность беспозвоночных статистически значимо (p = 0,0099) коррелировала с высотой побегов (рис. 42б). В пределах другой фации, лугово-лесной, численность беспозвоночных характеризовалась статистически значимой связью с высотой побегов (p = 0,0588) и статистической тенденцией к корреляции с числом побегов (p = 0,1350) (рис. 43). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 1{,}68L^{0{,}3069}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), L — число побегов (шт.). И для высоты побегов $N = 0{,}15L^{1{,}0599}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), L — высота побегов (см). Среди хортобионтов доминировали жесткокрылые, двукрылые, муравьи и личинки насекомых. На верхних ярусах травы (соцветиях, высоких побегах) присутствовали пауки. Вторым растением в противоположность тысячелистнику был выбран лопух (*Arctium lappa*) — растение с большими листьями, отличающееся крупными размерами. Сборы насекомых осуществлялись исключительно с листовых пластин, где встречались двукрылые, жесткокрылые, муравьи, личинки чешуекрылых и пауки. На листьях лопуха выявлена тенденция к положительной зависимости (p = 0,1730) между числом листьев и численностью

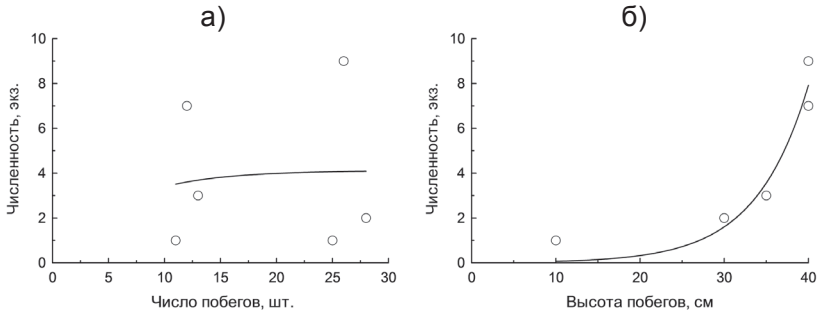


Рис. 42. Зависимость численности беспозвоночных от числа побегов и высоты побегов тысячелистника на степном участке

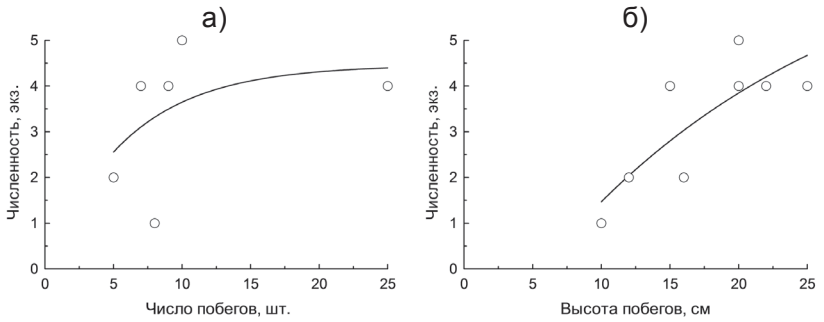


Рис. 43. Зависимость численности беспозвоночных от числа побегов и высоты побегов тысячелистника на лесостепном участке

беспозвоночных (рис. 44). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 2{,}9L^{0{,}7757}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), L — число листьев (шт.).

Из кустарниковых видов был выбран кизильник блестящий (*Cotoneaster lucidus*), удобство работы с которым заключалось в различной высоте искусственно создаваемых зарослей, которые периодически подстригаются. В связи с этим нами были выбраны заросли, значительно различающиеся по высоте, которые четко отражали развитие кроны. Кизильник характеризовался статистически значимой связью численности насекомых и пауков с высотой зарослей ($p = 0{,}00036$). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 2{,}6L^{1{,}7081}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), L — высота кустов (м). Среди беспозвоночных доминировали пауки,

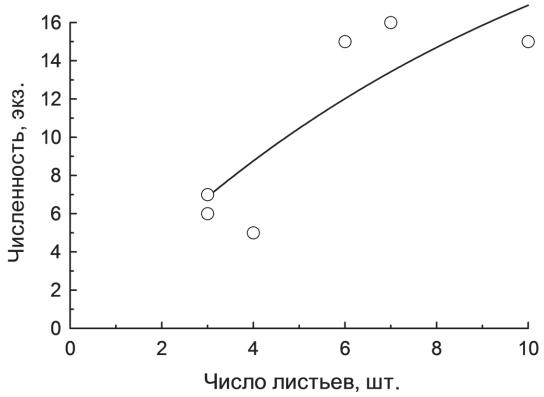


Рис. 44. Зависимость численности беспозвоночных от числа листьев лопуха на урболандшафтах

жесткокрылые и двукрылые, которые встречались на всех ярусах (рис. 45). Бабочки и моли присутствовали на самых верхних ярусах. Муравьи занимали нижние и верхние ярусы.

Следующим этапом являлись исследования по определению связи численности беспозвоночных с удельными поверхностями древесных растений. Пробы веток с беспозвоночными брались специальным сачком с веревкой, перетягивающей основание этого сачка, что препятствовало вылету членистоногих и четко определяло пространственные границы выборки. Далее подсчитывались число членистоногих и удельная поверхность листьев и ветвей. Ива (*Salix*) характеризовалась статистически значимой связью численности насекомых и пауков с индексом листовой поверхности (p = 0,0002). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 13{,}3\text{ИЛП}^{1{,}2667}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), ИЛП — индекс листовой поверхности ($м^2/м^2$). Наиболее разреженные заросли ивы были заселены двукрылыми и бабочками по всем ярусам, жуки занимали средние участки деревьев на высоте 1,5 м (рис. 46). Численность насекомых и пауков на сосне (*Pinus*) также положительно коррелировала с индексом листовой поверхности сосны (p = 0,0002). Уравнение характеризовалось зависимостью $N = 15{,}7\text{ИЛП}^{0{,}8181}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), ИЛП — индекс листовой поверхности ($м^2/м^2$). На сосне двукрылые присутствовали на всех ярусах (от 1 до 3 м исследованной высоты деревьев), а пауки —

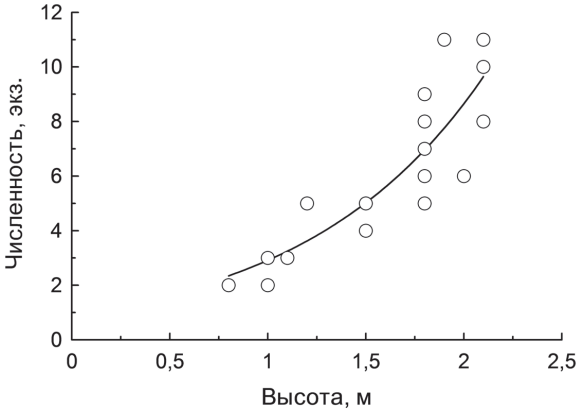


Рис. 45. Зависимость численности членистоногих от высоты зарослей кизильника на урболандшафтах

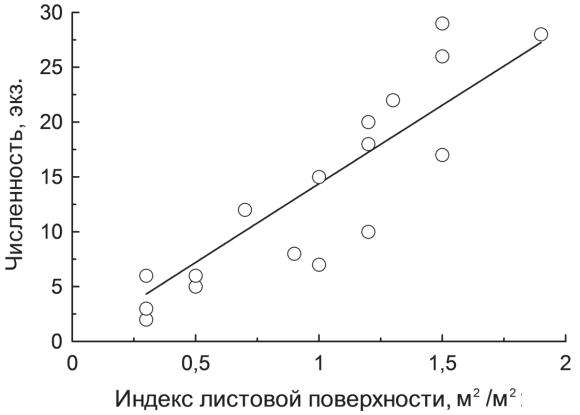


Рис. 46. Зависимость численности членистоногих от индекса листовой поверхности ивы

от 1 м (рис. 47). Жуки и муравьи занимали верхние ярусы. Отметим, что исследовался молодняк сосны высотой до 3—3,5 м и отличающийся наибольшей плотностью кроны. Численность беспозвоночных на сосне также статистически значимо коррелировала с числом побегов (p = 0,0065). Береза (*Betula pendula*) также характеризовалась статистически значимой связью численности (p = 0,0001) насекомых и пауков с индексом листовой поверхности (рис. 48).

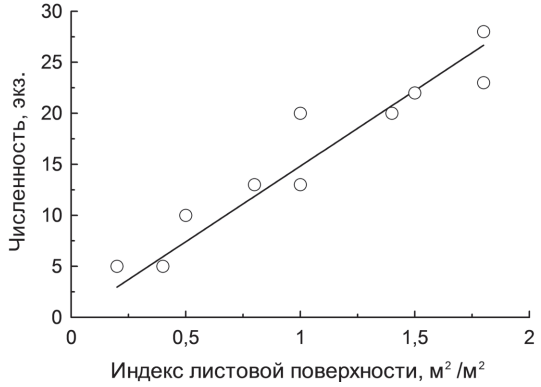


Рис. 47. Зависимость численности членистоногих от индекса листовой поверхности сосны

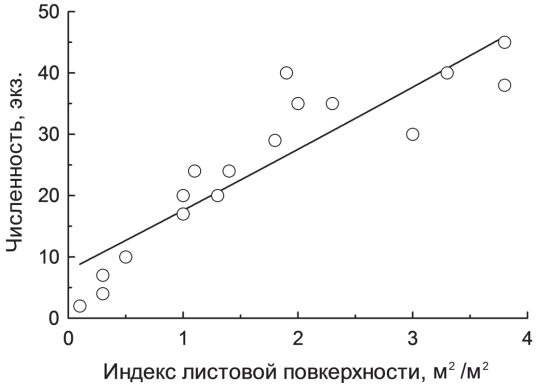


Рис. 48. Зависимость численности членистоногих от индекса листовой поверхности березы

Уравнение имело вид $N = 19{,}4ИЛП^{0{,}6038}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), ИЛП — индекс листовой поверхности ($м^2/м^2$). На березе жесткокрылые занимали высоты от 0,5 до 2 м. Пауки занимали высоты 1,5—2 м. Двукрылые присутствовали в нижних частях кроны (0,5—1 м) и на верхушках деревьев (3 м). Муравьи также занимали самые высокие точки (3 м). В целом следует отметить, что на всех видах лесных деревьев (сосна, береза) муравьи присутствовали именно на макушках деревьев, в самых верхних ярусах.

В сезонной динамике населения крон деревьев энтомофауной прослеживались закономерности. В течение всего вегетационного периода вне зависимости от месяца наблюдалась связь численности беспозвоночных с индексом листовой поверхности древесных растений (рис. 49). Наибольшая численность наблюдалась в первые теплые месяцы — май, июнь; в июле и августе несколько снижалась, в сентябре характеризовалась наименьшими значениями. Причем чем выше была численность беспозвоночных на листьях деревьев, тем достовернее была статистическая связь между индексом листовой поверхности дерева и числом беспозвоночных, населяющих это дерево, что отчетливо прослеживается на примере ивы, изученной по пяти месяцам. Так, в мае связь между индексом листовой поверхности и численностью членистоногих составила $p = 0{,}0003$, в июне — $p = 0{,}001$, в июле — $p = 0{,}031$, в августе — $p = 0{,}011$, в сентябре — $p = 0{,}070$. Для всех пяти месяцев сезона уравнение имело вид $N = 12{,}9ИЛП^{1{,}0268}$, где N — численность беспозвоночных (экз.), ИЛП — индекс листовой поверхности ($м^2/м^2$). Данная закономерность подтверждает правило удельных жизненных поверхностей вне зависимости от трофических и хемокоммуникативных механизмов, обусловливающих причину связи (Мусатов, 1994). Выявленная закономерность также дополняет концепцию удельных жизненных поверхностей тем, что увеличение плотности живых организмов способствует увеличению организации сообщества этих организмов в двухмерном и трехмерном пространстве.

Разница между наиболее значимой связью численности у древесных растений и тенденциями, близкими к недостоверности связи у травянистых растений, может быть обусловлена более высокой мигрантной активностью хортобионтных сообществ. В свою очередь дендробионты в связи со стабильностью абиотических условий в лесных биотопах более постоянны на их местах обитания, что прослеживается в более четко выраженной вертикальной структуре сообществ. Численность позвоночных животных на древесных растениях не изучалась, так как для достоверной выборки необходимо проводить широкомасштабные исследования и разрабатывать специальные методы отлова и подсчета.

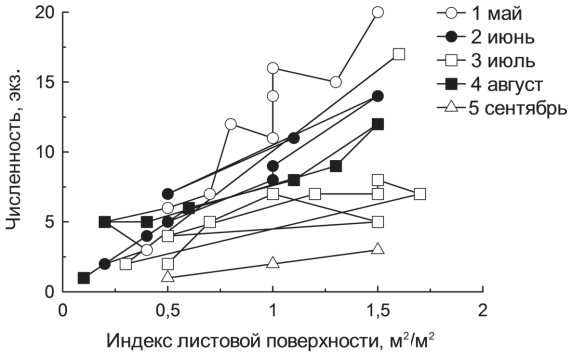


Рис. 49. Сезонная связь численности членистоногих с индексом листовой поверхности ивы

5.5. Удельный объем растений

Удельный объем древесных растений в лесах составляет 0,05—0,1 % (Уткин, 1988; Усольцев, 1988). Удельный объем более низкорослой луговой растительности колеблется в пределах 0,1—0,5 % (Быков, 1957). Нами также был изучен удельный объем наземных, водных и полуводных растений (Корляков, 2010, 2012). Удельный объем пяти видов наземных растений прибрежной зоны колебался в пределах 0,05—0,2 % (табл. 14). Удельный объем высших водных растений имел значения 0,2—1 %. Удельный объем водорослей и водных мхов имел значительно более высокие показатели — 1—16 % (табл. 15). Удельный объем обитающих на разделе «вода — суша» прибрежно-водных растений, к которым относятся такие рода, как *Typha*, *Carex*, *Persicaria*, *Scirpus*, *Phragmites*, колебался в пределах 0,3—1 % (табл. 16). Прибрежно-водная растительность в целом по шести изученным видам отличалась чуть более высокими показателями удельного объема, составившим в среднем 0,616 %, по сравнению с полностью погруженными растениями, изученными по трем видам, для которых удельный объем составил в среднем 0,580 %.

Таблица 14

Удельный объем наземных растений

Прибрежная полоса водоема	Вид растения	Удельный объем, %	Высота, см
Озеро М. Сунукуль	Хвощ болотный *Equisetum palustre*, L.	0,173 ± 0,1	29,6 ± 4,27
Озеро М. Сунукуль	Вейник незамеченный *Calamagrostis neglecta*, Ehrh	0,092 ± 0,03	38,3 ± 12,58
Шершневское водохранилище	Кострец безостый *Bromopsis inermis*, Leyss	0,047 ± 0,00	54,3 ± 9,02
	Вейник незамеченный *Calamagrostis neglecta*, Ehrh	0,059 ± 0,02	62,5 ± 8,66
Река Миасс	Кипрей узколистный *Chamaenerion angustifolium*, L.	0,245 ± 0,09	90 ± 24,49

Таблица 15

Удельный объем водных растений

Водоем	Вид растения	Удельный объем, %	Высота, см
Озеро М. Табанкуль	Роголистник *Ceratophyllum demersum* L.	0,575 ± 0,08	35 ± 6,4
Залив реки Миасс	Элодея канадская *Elodea canadensis* Michx.	0,192 ± 0,1	45 ± 12,5
	Уруть мутовчатая *Myriophyllum verticillatum* L.	0,974 ± 0,12	47 ± 4,6
	Спирогира *Spirogira*	1,4 ± 0,4	17 ± 5,8
Аквариум (эксперимент)	Яванский мох *Vesicularia dubayana*	16 ± 2,36	16 ± 3,4

Таблица 16

Удельный объем полуводных растений

Водоем	Вид растения	Удельный объем, %	Высота, см
Раздел «вода — суша»			
Шершневское водохранилище	Тростник обыкновенный *Phragmites australis*, Gav	0,401 ± 0,16	111 ± 10,24
	Осока *Carex*	0,615 ± 0,14	43,5 ± 11,5

Окончание табл. 16

Водоем	Вид растения	Удельный объем, %	Высота, см
Озеро М. Сунукуль	Камыш озерный *Scirpus lacustris*, L.	0,393 ± 0,13	102,5 ± 5
Река Миасс	Горец перечный *Persicaria hydropiper*, L.	0,682 ± 0,05	40 ± 7,07
	Горец перечный *Persicaria hydropiper*, L.*	0,338 ± 0,38	34 ± 5,3
Залив реки Миасс	Рогоз широколистный *Typha latifolia*, L.	1,134 ± 0,98	123,3 ± 11,5
Краснокаменный пруд (река Увелька)	Осока Carex	0,472 ± 0,02	83,3 ± 15,3
Раздел «вода— воздух»			
Залив реки Миасс	Ряска *Lemna minor*, L.	3,39 ± 1,53	2,8 ± 0,56
Аквариум (эксперимент)	Риччия *Riccia fluitans*, L.	13,26 ± 2,06	1,1 ± 0,36
	Пистия *Pistia stratiotes*, L.	1,7 ± 0,6	4,7 ± 4,2
	Гиацинт *Eichhornia crassipes*, Mart.	4,16 ± 3,53	6 ± 4,2

* Заросли, развивающиеся под водой.

На изученных водоемах, расположенных в разных климатических зонах, обнаружена тенденция, заключающаяся в том, что со снижением влажности зоны увеличивается высота зарослей и снижаются показатели удельного объема одних и тех же видов растений. Так, *Calamagrostis neglecta, Ehrh.*, растущий в береговой полосе Шершневского водохранилища, расположенного в лесостепной зоне, характеризовался большей высотой зарослей и значительно меньшим удельным объемом по сравнению с этим же видом, произрастающим в береговой полосе озера М. Сунукуль, расположенного в горно-лесной зоне (см. табл. 14). В свою очередь *Carex* Краснокаменного пруда, расположенного в степной зоне, отличалась значительно большей высотой зарослей и меньшим удельным объемом по сравнению с этим же видом, произрастающим на мелководье Шершневского водохранилища (см. табл. 16). В целом как у прибрежно-водных, так и у сухопутных растений с уменьшением высоты зарослей увеличивался удельный объем, кроме случаев, когда растение оказывалось в той или иной несвойственной для вида среде. Так, заросли *Persicaria*

hydropiper, L., растущего исключительно в водной среде, отличались и меньшей высотой, и меньшим удельным объемом по сравнению с воздушно-водными зарослями этого же вида. Данное положение о связи удельных поверхностей и удельного объема и режима увлажненности хорошо изучено и используется в глобальном мониторинге и моделировании климатических изменений, режима влажности, аккумуляции углерода лесными массивами (Рост и газообмен CO_2…, 1993; Уткин, 2008; Kraft, Valencia, Ackerly, 2008). Наибольшими показателями удельного объема характеризовались плейстофиты, жизнь которых приурочена к разделу «вода — воздух» (см. табл. 16). Так, для *Pistia stratiotes*, *L.*, *Lemna minor*, *L.*, *Eichhornia crassipes*, *Mart.*, удельный объем составил 2—4 %. Максимальные значения имел мох *Riccia fluitans*, *L.*, — 13 %. Следует отметить, что удельный объем полуводных плавающих плейстофитов увеличивается при приближении к границе раздела фаз «вода — воздух», где в отношении трех из четырех видов выявлена статистически значимая связь. Ряд исследователей также отмечали, что у сухопутных растений показатели удельного объема уменьшаются с высотой растений от поверхности почвы к верхним горизонтам сообщества (Быков, 1957; Шенников, 1964). Это явление также ярко выражено на примере разницы удельного объема трав и древесных растений. Так, по данным Б. А. Быкова (1957), у луговых трав показатели удельного объема изменялись от 0,1 до 0,5 %. А по данным А. И. Уткина с соавт. (1988), удельный объем стволов осины в среднем составил 0,12 %, ольхи серой — 0,14 %, березы — 0,12 %, хвойных пород — 0,15 %. Виды плейстофитов, плавающие на поверхности воды и имеющие внутри органов «специализированные» воздушные полости, требуют специального рассмотрения. У видов, которые увеличивают высоту и плотность зарослей за счет надводных органов, с увеличением высоты зарослей увеличивался и удельный объем (рис. 50). К этим видам относятся *Pistia stratiotes*, *L.*, и *Eichhornia crassipes*, *Mart.* У видов, высота зарослей которых увеличивается за счет подводных частей растений (*Riccia fluitans, L., Lemna minor, L.*), наоборот, с увеличением высоты зарослей снижался удельный объем. В отношении *Riccia fluitans*, *L.*, найдена статистически значимая тенденция ($p \leq 0{,}1$). При изучении объемных характеристик только надводной — лиственной — части плавающих плейстофитов, у которых была выявлена положительная зависимость между вы-

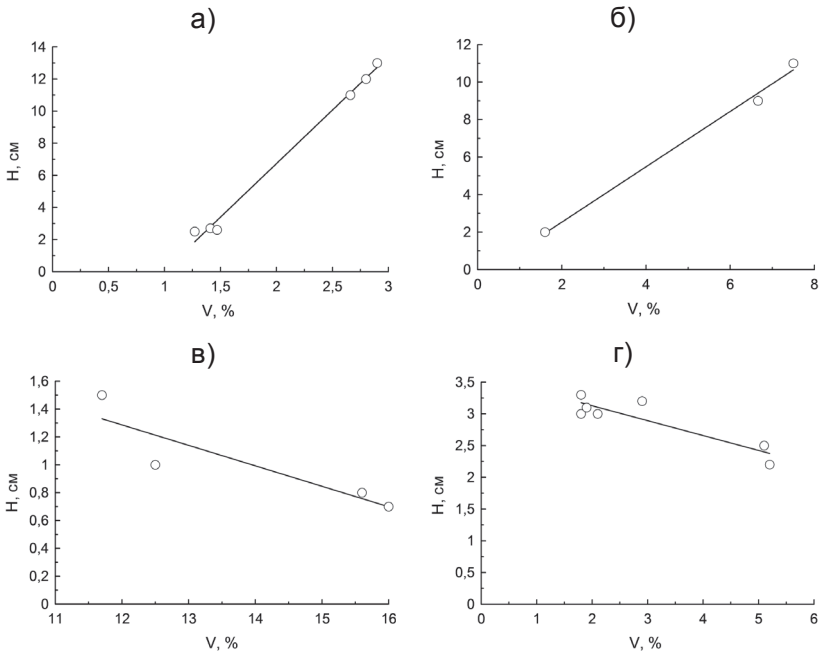


Рис. 50. Зависимость удельного объема (V) от высоты зарослей (H) различных плейстофитов: а) пистия, б) гиацинт, в) риччия, г) ряска

сотой зарослей и удельным объемом, выяснилось, что с увеличением высоты зарослей удельный объем лиственной части также снижался (рис. 51). Причем в отношении *Pistia stratiotes*, *L.*, была выявлена высоко статистически значимая связь ($p \leq 0{,}02$), а в отношении *Eichhornia crassipes*, *Mart.*, статистически значимая тенденция ($p \leq 0{,}1$). То есть удельный объем полуводных плавающих плейстофитов увеличивается при приближении к границе раздела фаз «вода — воздух».

Таким образом, удельный объем растений из водной и наземной сред колеблется в пределах четырех порядков, составляя от десятых и сотых долей до полутора десятка процентов. У плейстофитов специальные физиологические адаптации и особая экологическая стратегия большого удельного объема популяции или фитоценоза позволяет им осваивать границу воздушной и водной сред.

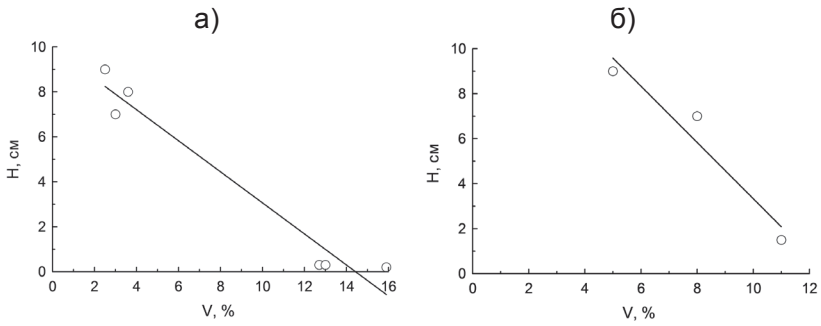


Рис. 51. Зависимость удельного объема (V) от высоты зарослей у надводной части растений: а) пистия; б) водяной гиацинт

6. МАСШТАБЫ ЕМКОСТИ СРЕДЫ

6.1. Пространственная классификация емкости среды

Емкость среды в отношении биосферы — это те характеристики природы Земли, которые обеспечивают допустимые границы развития общей биомассы. По общей массе биосферы и ее границам, обусловленным геохимической природой Земли, выполнено множество работ начиная с В. И. Вернадского (1937). Величины, полученные отдельно для наземной (2420 млрд т), водной (3,2 млрд т) и подземной (90 млрд т) биосфер, свидетельствуют в пользу ведущей роли специфики биотопа, ландшафта, то есть конкретной среды для жизни (Gold, 1979; Одум, 1986; Significant contribution of Archaea…, 2008; Huber, 2015). Как известно, в наземной биосфере наибольший вклад в биомассу дают растения лесов (99,2 %), в водной — животные и микроорганизмы (93,7 %), а в подземной биосфере донных отложений Мирового океана — исключительно микроорганизмы. То есть с выходом на сушу биосфера прибавила в массе как минимум на 2, а может, и на 3 порядка, при увеличении по массе доли первичной продукции, основанной на фотосинтезе. Что касается жизни на разделе фаз, то глубинная биосфера, представляющая собой, по сути, высокодискретную экосистему на границе раздела фаз, превышает по биомассе всю водную биосферу открытой толщи океана на один порядок. Наземная биосфера, со всей ее громадной биомассой, полностью представлена системой на границе раздела фаз «газ — твердое тело». При этом, как отмечено выше, в соответствующем разделе, осадочные толщи на суше и в воде представлены сложными соотношениями разделов фаз «газ — вода — твердое тело». Основная проблема в исследованиях осадконакопления минеральных, органических и биоорганических толщ в воде и на суше заключается в их высокой степени количественного и качественного перераспределения обусловленной движением

континентов тектоникой, климатическими факторами, физико-химическими процессами. Для всех ландшафтных типов биосфер самое обильное ее проявление и функционирование наблюдается на высокодискретных границах раздела фаз (см. рис. 15). Разница в количественных единицах биоты изменяется на порядки. Причем раздел «жидкость — газ» значительно более беден по сравнению с разделами «твердый субстрат — газ» и «твердый субстрат — жидкость». Характеристики удельной поверхности биотопа у глубинной биосферы отличаются самыми высокими величинами, и резервы для увеличения емкости среды кроются именно в этих толщах.

Емкость для биосферы в целом определяется в первую очередь гравитационными характеристиками планеты. Тектоника, поставляющая новый минеральный материал и увеличивающая дискретность ландшафтов, также влияет на увеличение емкости среды. На этом уровне емкость среды определяется метаболическими и балансовыми характеристиками биосферы, формирующими специфику геохимических потоков. В конечном счете площадь поверхности суши, характер рельефа поверхности, структура ландшафта определяют специфику геохимических потоков, в которые встраивается биота и в дальнейшем формирует эти потоки в пределах трех геосфер. То есть можно выделить четыре показателя, обеспечивающих границы емкости среды на уровне биосферы:

1. Гравитационные условия, обеспечивающие развитие геосфер.
2. Тектоника, формирующая геохимические потоки.
3. Площадь поверхности ландшафтов и биотопов в виде удельных поверхностей.
4. Метаболические характеристики биоты, обеспечивающие освоение конкретных геосфер.

Емкость среды на уровне биомов определяется ландшафтно-климатическими характеристиками биотопов. Развитие биомов обусловлено биотической историей, геологическими предпосылками, климатической динамикой и характеризуется высокой устойчивостью, наиболее многоуровневой, многоярусной, жесткой структурой. К основным биомам относятся: пустыни, арктические тундры, тайга, лиственные леса, степи, саванны, прерии, тропические леса, коралловые рифы, болота, водорослевые леса, черные курильщики (Одум, 1986; Степановских, 2001). Емкость среды в отношении биомов определяется ландшафтными условиями. Ландшафт — первая

структурная единица, где емкость среды разделяется на две категории: категория биотопических толщ, представленных живыми субстратами, и категория биотопических толщ, представленных минеральными субстратами. Однако первичная роль в контексте емкости биомов принадлежит климату, то есть глобальным термическим, геохимическим и гидродинамическим потокам, которые определяют физическую возможность существования биоты. По сути, развитие биомов определяется динамикой Земли, обусловленной ее вращением и расположением по отношению к Солнцу, и, ограничениями, обусловленными ландшафтной основой, на которой биота реализует геохимические потоки, встраиваясь в них. Подтверждением этому служит различная продуктивность отдельных биомов. В фитоценозах наиболее продуктивных биомов удельные поверхности достигают десятков единиц или превышают площадь субстратов на один порядок. Расположенные под ними удельные поверхности осадочных пород, освоенных биотой, составляют сотни тысяч единиц или превышают площадь поверхности монолитной материнской породы на 5 порядков. То есть в сумме емкость среды минеральных и биотических толщ в виде удельных поверхностей наиболее продуктивных биомов превышает площадь платформы, на которой эта среда реализуется, на 6 порядков. Другими словами, на 1 $м^2$ монолитной литосферы приходятся миллионы квадратных метров поверхностей высокодискретных биотопических толщ, освоенных теми или иными биоценозами. На больших глубинах, где высокодискретные осадки могут иметь еще бóльшие величины поверхностей, микроорганизмы сильно разрежены и, как правило, малофункциональны, так как не обеспечены ресурсами и источниками энергии (Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere, 2008). Как правило, их континуальное и экосистемное функционирование ограничено несколькими метрами. Следует отметить, что 5 порядков величин удельных поверхностей, превышающих площадь поверхности монолитной породы, можно отнести только к микроорганизмам. Для представителей инфауны, а также для гифов актиномицетов, грибов, трихом водорослей, корней растений, обусловливающих общую континуальность среды, большее значение имеют характеристики плотности среды, удельного объема, степень дискретности минеральной толщи. Однако характеристики удельного объема, плотности и в меньшей степени дискретности

уже регулируются данными организмами, которые путем изменения данных параметров увеличивают емкость среды. Для ряда биомов величины удельных поверхностей отличаются значительно меньшими единицами, что обусловлено как меньшей глубиной вертикального распространения биоты, так и меньшей степенью дискретности минеральных осадков, которые, соответственно, менее обильно освоены тем или иным фитоценозом. Показатели удельного объема в биомах, в целом определяющие изменение емкости среды, отличаются небольшой амплитудой колебаний. Главные критерии емкости для биомов определяются:

1) ландшафтными условиями;
2) климатической воздушно-водной динамикой;
3) геохимическими потоками или циклами, в которые встроен биом.

Емкость среды на уровне экосистем в виде фаций, урочищ, однородных фитоценозов и альгоценозов на суше и в воде определяется минеральным ландшафтом и геохимическим фоном. То есть это локальный биотоп, образованный специфичными осадочными породами или обусловленный ландшафтной спецификой потоков и течений. Локальная экосистема и ее емкость могут быть ограничены количеством и качеством геохимических потоков, которые определяют количество биологических ресурсов, вмещенных в ту или иную емкость экосистемы. Эта емкость определяется ландшафтом, который изолирует данную экосистему от других. В экосистемах по сравнению с биомами показатели удельных поверхностей и удельного объема характеризуются значительно большей амплитудой колебаний. Например, плейстофитовые экосистемы границ раздела фаз отличаются максимальным удельным объемом, свойственным для фитоценозов, а заросли «нитчатых» водорослей — максимальными удельными поверхностями, не только среди водных, но и среди наземных растений. Это же касается удельного объема минеральных толщ, которые в отдельных специализированных экосистемах могут быть значительно выше, или наоборот. Минеральные толщи различных лотических и лентических участков гидросистем, представленных песчаниками, гравийниками и галечниками, заселены соответствующими им биоценозами. То же самое относится к фитоценозам, заселяющим осыпи различных выветренных участков на выходах горных пород. Ландшафт на уровне экосистем более

структурирован и представляет собой типичный биотоп. То есть среда экосистемы более упорядочена. Здесь в отличие от биомов отсутствуют так называемые «швы» в виде геохимических барьеров, представленных экотонами. Экотоны отделяют одну экосистему от другой. В свою очередь экотон также является экосистемой, только наименее упорядоченной и структурированной.

По мере увеличения упорядочивания экосистем растет их структурная сложность и устойчивость (Протасов, 1994). С одной стороны, четкая выверенность и жесткая структура в организации и функционировании экосистемы на уровне биома способствует ее устойчивости, с другой — при слишком сильных экзогенных воздействиях ограничивает ее быструю перестройку. Биотическая же часть отдельной экосистемы более разбалансирована, не выверена по сравнению с биомом и часто поставляет биотические ароморфозы, обеспечивающие условия для жизни в иных физических и физико-химических условиях, что в конечном счете ведет к увеличению емкости среды на более высоком — биосферном уровне. То есть в отношении отдельных экосистем наблюдаются две стратегии их организации, которые являются следствием адаптации к двум типам экзогенных воздействий: динамичным — экотоны, и стабильным — сбалансированная экосистема. Основными критериями емкости на уровне экосистем являются:

1) биотоп с конкретным ландшафтом;
2) метаболическая изоляция;
3) трофодинамическая изоляция;
4) структурная изоляция.

Емкость среды на уровне монокультур. Емкость среды в контексте монокультуры определяется трофической нишей. Данный масштаб емкости также охватывается проблемами несущей емкости среды (Holdgate, 1994). Здесь емкость определяется уровнем метаболизма, а также геохимическим фоном среды. Это емкость в контексте биоценозов с одним доминантом или одной толщей пород, определяемой жизнедеятельностью отдельной культуры. В этом случае в отличие от экосистем рассматривается один ярус и один структурный минеральный слой. Этот уровень емкости обеспечивается антропогенным фактором и представляет собой монокультуры, доля которых увеличивается экспоненциально. Данный уровень наиболее хорошо изучаем, однако очень неустойчив в силу

различных искусственных антропогенных регуляторов. Показатели удельных поверхностей и удельных объемов на уровне монокультур бывают достаточно высокими и даже сравнимы с многовидовыми экосистемами. Однако высокие показатели удельных поверхностей, удельного объема наряду с продуктивностью у монокультур характеризуются очень коротким периодом. В частности, удельная поверхность монокультур может достигать величин, сравнимых с многовидовым фитоценозом, лишь в фазы наибольшей продуктивности (Быков, 1957). В фитоценозах же в силу различных стратегий усвоения солнечной радиации удельные поверхности могут отличаться высокими величинами уже более продолжительное время. И для животных, осваивающих эти фитоценозы, фаза высокой емкости среды также увеличивается. Главным критерием параметров среды на уровне монокультур является максимальная доминантность определенного вида растения или ландшафта, представленного определенной размерной фракцией горной породы. Как правило, это нетипичная ситуация для природных экосистем, поэтому окружающая биота пытается разрушить данный биотоп путем изменения структуры ландшафта, вытеснения монокультуры растения или животного. Энергия, необходимая для обеспечения емкости среды для отдельной монокультуры, требуется в больших объемах по сравнению с энергией для биоценоза, вырабатываемой соответствующим ландшафтом, что сказывается на уменьшении пространства и времени в окружающей среде и способствует увеличению *r*-стратегии у монокультуры (Мусатов, 1994).

Емкость среды на уровне микробиоценозов. Емкость среды для микроорганизмов и их ценозов определяется исключительно характеристиками удельных поверхностей и удельных объемов. Микроорганизмы достигают максимальной численности и биомассы на границах раздела фаз и представлены здесь флокками, колониями, биопленками, матами (Звягинцев, 1973; Романенко, 1985; Стабникова, Гордиенко, Ксенофонтов, 1991; Олескин, Ботвинко, Цавкелова, 2000). Удельные поверхности и удельные объемы самих колоний, биопленок и в меньшей степени матов могут характеризоваться как оптимальные, так как их организация более выверена и максимально приближена к тканевой организации. Биопленки и маты из организмов с «нитчатым» и трихомным строением отличаются высокими удельными поверхностями и высокими показателями

удельного объема — в этих толщах мало свободного пространства. Показатели удельного объема минеральных толщ как среды обитания для микроорганизмов отличаются еще большей амплитудой значений по сравнению с экосистемами. Характеристики удельного объема могут иметь как минимальные значения, составляющие несколько процентов в плотных илах, так и максимальные — до 90 % и более в разреженных сапропелях.

Характеристики удельных поверхностей для микробиоценозов также характеризуются наибольшими значениями. Известно, что минеральные компоненты в почве занимают 90—97 % по массе, а по объему 50—60 %. Это обусловлено не только большей плотностью и массой минеральных частиц по сравнению с органическими компонентами. Известно, что объем порового пространства в минеральных заболоченных почвах достигает 30 %, а в органогенных торфяных до 90 % общего объема (Почвоведение, 1988; Вальков, Казеев, Колесников, 2014). Это свидетельствует о том, что объем свободного пространства в той или иной минеральной толще может значительно варьироваться благодаря органическим и биоорганическим молекулярным комплексам. В связи с этим соответственно существенно изменяются величины удельных поверхностей минеральной среды. Количество субкапиллярных пор также значительно влияет на величины удельных поверхностей и удельного объема. Емкость среды в пространстве для микроорганизмов лучше всего представить в виде концепции «трехмерного органоминерального каркаса».

Трехмерный органоминеральный каркас. Как отмечено выше, наибольшее богатство микроорганизмов как в водных, так и в наземных экосистемах сосредоточено в отложениях самых мелких минеральных фракций — илов и глин (Перфильев, Габе, 1961; Штина, Голлербах, 1976; Романенко, 1985; Звягинцев, 1987; Олейник, 1997; Дзюбан, 2003, 2004; Неврова, Шадрин, 2005). Эти минеральные компоненты в отличие от других, более крупных фракций (песок, гравий, галечник) характеризуются наибольшим размахом межагрегатной пористости, причем даже в отсутствие биоты (см. табл. 4, 5). Органическая составляющая данных мелкодисперсных отложений в природе представлена сложными высокомолекулярными комплексами и системами комплексов. Среди органических высокомолекулярных соединений можно отметить гуминовые

кислоты, фульвокислоты, гематомелановые кислоты, гидрокоричневые, лингин и др. Биоорганические молекулы фибриллярного типа, активно выделяемые микроорганизмами, представлены жирными кислотами, липидами, полисахаридными и пептидогликановыми комплексами, выполняющими функцию построения межклеточных матриксов. Все эти молекулы являются полимерами, часто в виде сложных, разветвленных цепочек, имеющих в своей организации гидрофобные и гидрофильные участки, специализированные к адсорбции тех или иных минералов.

В свою очередь микроорганизмы способны прикрепляться к различным по физико-химическим характеристикам поверхностям. Способы передвижения по данным поверхностям у микроорганизмов также различны — от скольжения до ползания и плавания. Таким образом, высокомолекулярные комплексы с встроенными в них минералами выполняют функции трехмерного каркаса, где вместо цитоплазматических «мостиков» молекулы расположены в виде «лестниц» в трехмерном пространстве (рис. 52). И по этим «лестницам» микроорганизмы активно передвигаются во всех направлениях трехмерного пространства.

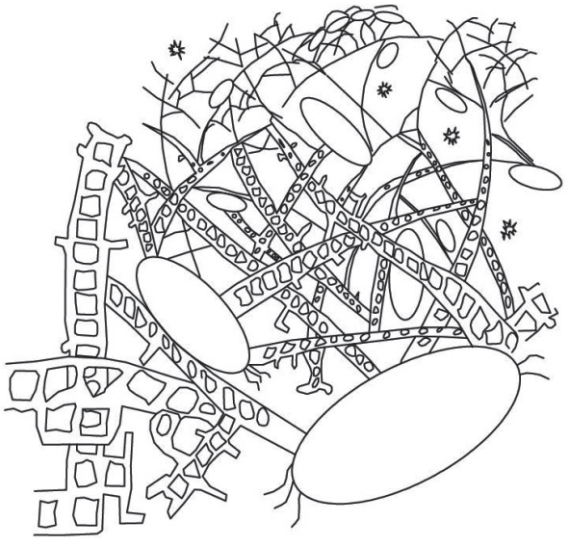


Рис. 52. Трехмерный органоминеральный комплекс с микроорганизмами, передвигающимися по поверхности фибриллярных молекул

Структура того или иного органоминерального каркаса определяется размером минеральных частиц, их химическим составом, структурой кристаллической решетки и составом органических, биоорганических кислот и других биополимеров, входящих в данный комплекс. По всей видимости, эволюция в организации межклеточных матриксов и реализовывалась на границах раздела фаз с твердым минеральным субстратом, что также способствовало выработке механизмов управления минеральными структурами биотой. Это реализовывалось как при синтезе более высокоорганизованными формами живой материи в виде минеральных скелетов, так и при оптимальном упорядочивании минеральной среды обитания, не входящей в состав живых организмов в виде цианобактериальных матов на поверхности мелкодисперсных частиц.

Емкость среды и возникновение жизни. Концепция емкости среды, на первый взгляд, рассматривает лишь пространство и в некоторых случаях ресурсы, необходимые для жизнедеятельности особи, популяции, сообщества живых организмов. В то же время среда, в которой происходит переход к определенным симметриям, структурам, формам самоорганизации и новому качеству, всегда определяется исходными условиями, в которых не только качество ресурсов определяет переход к новому качеству материи, но и их пространственное соотношение, то есть организация пространства. Емкость среды в данном контексте — это параметры среды для возникновения и развития биоты на всех уровнях организации, то есть баланс качественных и количественных соотношений среды. Емкость среды в этом аспекте также является критерием, фиксирующим ограничения в отборе базовых молекулярных структур, определяющих дальнейшую самоорганизацию и эволюцию жизни. В этом отношении роль раздела фаз вещества в возникновении ключевых биологических структур, таких как плазматическая мембрана, ферменты, нуклеиновые кислоты, порфирины, находит все больше теоретических и экспериментальных подтверждений (Wächtershäuser, 1988; Chetverina, Chetverin, 1993; Костецкий, 2010). Осмысление и понимание свойств и динамики среды, а также исходных условий при возникновении жизни, другими словами, фундамента, на котором возникла жизнь, может раскрыть ключевые вопросы вектора эволюции и самоорганизации жизни и механизмов возникновения новых свойств материи. Таким образом, проблема

возникновения жизни в первую очередь является экологической проблемой, где вопрос об условиях среды выходит на первый план. В этом отношении проблема емкости среды, рассматривающая пространственно-динамический аспект условий, может занять одно из ключевых мест при решении вопроса абиогенеза и путей самоорганизации жизни. Рассмотрим емкость среды в отношении возникновения жизни, где ключевыми могут являться вопросы организации пространства, которое определяло самоорганизацию первичных предбиологических молекул.

Концепция пространственно-биотопической емкости среды также свидетельствует в пользу возникновения жизни на границах раздела фаз, преимущественно «жидкость — твердый субстрат». Последнее вероятнее, так как на этом разделе больше видов энергии и градиентов смены концентраций вещества. Также всю эволюционную историю биота была ограничена в своем развитии и пространственной динамике силами адсорбции и гравитации, для преодоления которых было выработано множество ароморфозов. В этом отношении ароморфозы можно разделить на молекулярные и органно-тканевые. Молекулярные ароморфозы у липидов обеспечивают образование гидрофобных и гидрофильных групп, связанных с разделом фаз «жидкость — газ». Углеводородные ароморфозы связаны со всеми тремя разделами фаз. Ароморфозы, связанные с возникновением глобулярных и мембранных белков, охватывают самые специализированные межфазные взаимодействия. Углеводные, так же как и фибриллярные белки, обеспечили образование прочных структур на вышестоящих уровнях организации биоты, позволяющих осваивать организмам значительно более масштабные пространства. Ароморфозы органно-тканевые охватывают большое разнообразие конечностей, специализированных для освоения сложных трехмерных субстратов. Смена концентраций микроэлементов, предбиологических молекул вследствие изменения балансов сил и взаимодействий на разделах фаз способствует агрегированности биомолекул и субстратов, таких как коацерваты, РНК или полициклические ароматические углеводороды (Опарин, 1941; Chetverina, Chetverin, 1993; Юшкин, 2003; Experimentally tracing the key steps…, 2006). Здесь вероятность возникновения качественной самоорганизации гораздо выше, и вероятность возникновения необходимого импульса для зарождения жизни возрастает на порядки.

Концепция емкости среды на данном уровне определяется возникновением некой системы оптимума пространства среды для появления жизни с оптимумом органической и минеральной компоненты и оптимумом или выверенностью физико-химических взаимодействий. Первым в этом отношении может являться оптимум по механическим и квантово-механическим колебаниям или когерентным упорядочиваниям, объединяющим в себе концепции энергетического (Бауэр, 1935; Волькенштейн, 1988; Пригожин, 2002) и информационного (Ляпунов, 1980; Романовский, Степанова, Чернавский, 1984; Чернавский, 1990) происхождения жизни. Вторым является оптимум по химическому, в том числе изотопному, составу, рассмотренный в концепциях химической эволюции (Руденко, 1964), изотопного матричного упорядочивания (Соков, 2012) и астрокатализа (Снытников, 2007). Третьим можно считать оптимум по кристаллическим решеткам минералов (апатит, кальцит, пирит, слюда), то есть по типам каталитических реакций (Юшкин, 2003; Костецкий, 2010). Четвертый оптимум определяется формой, структурой и размером ячеек органического и минерального происхождения, обеспечивающих синтез и последующую организацию полициклических углеводородов и порфиринов; объединяет в себе концепции РНК-мира (Chetverina, Chetverin, 1993) и мира полициклических ароматических углеводородов (Experimentally tracing the key steps…, 2006). Учитывая специфику особо «тонкой» и выверенной организации живой материи, пятым и наиболее актуальным положением на сегодняшний день можно считать оптимум, или баланс слабых и гравитационных взаимодействий, обусловивших, по всей видимости, как само зарождение жизни, так и форму ее симметрии (Vester, Ulbricht, Krauch, 1959; Rosenberg, 2010).

В отношении роли гравитации на первый план выходят такие события, как теория большого столкновения при формировании Луны и метеоритная бомбардировка. Однако с учетом всех перечисленных взаимодействий, характера условий среды и специфики эволюции молекулярных ароморфозов преимущественным становится вероятность возникновения жизни на границах всех трех фаз — газообразной, жидкой и твердой, то есть в условиях смешения всех трех геосфер, где водяной пар с адсорбированными коллоидными и глинистыми частицами в виде золя предшествовал возникновению первичной гидросферы или Мирового океана. По значимости

событий, процессов и структурно-динамических характеристик среда, в которой зарождается жизнь, может быть названа суперсредой по аналогу других терминов, появившихся на рубеже XX и XXI столетий и обозначающих достаточно сложные, не до конца определенные или крайние формы, процессы и явления, такие как супрамолекулы, суперактиноиды, суперструны, суперсимметрия, суперматрица и др.

Таким образом, емкость среды на различных уровнях организации биоценозов определяется характеристиками соответствующего биотопа. Определяющими и наиболее общими характеристиками биотопа для биомов, экосистем, микробиоценозов являются величины его пространства и дискретности. Пространство биотопа определяется его удельными поверхностями, обеспечивающими структуру и динамику геохимических потоков, на которых реализуются продуктивность, плотность, разнообразие биоты, а также удельным объемом, обеспечивающим и ограничивающим тот или ной тип метаболизма, например на уровне атмосферы, гидросферы, для пространственного освоения их биосферой или в пределах локальной анаэробной зоны для соответствующего микробиоценоза. Дискретность биотопа определяет границы развития биоценоза. Если на уровне биосферы дискретность определяется континентами, толщами донных отложений, то дискретностью для микробиоценозов может служить отдельная толща горной породы, изолированный биотический субстрат, подземный ход многоклеточного организма и др. С позиций концепции органоминерального каркаса, емкость среды на макромасштабе в виде биосферы и емкость среды на микромасштабе в виде микробиоценоза имеют общие критерии и методы оценки в отношении пространственной организации среды, метаболизма и фундаментальных соотношений живой и неживой материи. Общие черты динамики емкости на микро- и макромасштабе — оптимизация пространства, биохимических фонов, геохимических потоков и векторной динамики освоения этого пространства биотой. Векторная динамика изменения емкости среды определяется качествами ароморфозов, в основе которых лежит обмен между биотической и минеральной компонентами.

6.2. Связь поверхность — объем минеральных и органических сред

Материалы предыдущих глав свидетельствуют о том, что биота освоила толщи из осадочных отложений и «выстроила» над ними собственное пространство, представленное биотической толщей. Обе эти толщи формируют две макроэкосистемы, различающиеся по источникам использования энергии, структурным характеристикам и типам метаболизма. Причем первая макроэкосистема обеспечивает развитие второй. Площадь биотопа для различных размерных групп живых организмов различна. Для крупных позвоночных, не способных проникать в толщу отложений, поверхность биотопа представлена стандартными двухмерными площадями поверхности почвы или донных отложений. Для организмов инфауны и микроорганизмов поверхность биотопа определяется уже удельными поверхностями, пригодными для жизни слоев почвы и донных отложений.

Колебания удельных поверхностей разноразмерных толщ минералов и горных пород, превышающих стандартную площадь поверхности Земли, пригодную для освоения крупными позвоночными, не способными внедрятся в толщу отложений, составляет три порядка, а у растений и фитоценозов — один. То есть абиотические толщи, представляющие пространство специфичных биотопов, превышают площадь поверхности Земли на 3 порядка, а биотические толщи, представляющие пространство преимущественно растительных биотопов, превышают площадь поверхности Земли на 1 порядок. Как отмечено в предыдущей главе, колебания удельного объема для минеральных толщ охватывают несколько десятков процентов, у зарослей растений и фитоценозов — от одного десятка процентов до сотых и десятых долей процента. То есть минеральная толща создает пространство, представленное малым объемом для освоения биотой, но обеспечивает организмы максимальными поверхностями, как оптимизирующими обменные характеристики для различных живых организмов, так и предоставляющие им большие площади для освоения. Поверхности растений обеспечивают специализированных для освоения сложных субстратов гетеротрофных, аэробных организмов несколько меньшими порядками величин удельных поверхностей, но предоставляют большой объем свободного пространства, что позволяет гетеротрофам достигать крупных размеров.

Если в практике изучения растений существуют величины, учитывающие площади превышения поверхностями растений поверхности Земли (PAI — plant area index, $м^2/м^2$) и объемного заполнения растениями пространства (объемное обилие, %), то для компонентов минеральной природы таких описаний почти нет. Для минеральных частиц величины удельных поверхностей оперируются к массе, например, $см^2/г$, $м^2/г$. Поэтому для минеральных осадков будем оперировать величинами, аналогичными индексу полной поверхности и объемному обилию растений. Аналогом объемного обилия растений для осадочных пород является пористость, также выражаемая в процентах. Связь удельных поверхностей и удельного объема горных пород, минералов, искусственных кристаллических веществ достаточно хорошо изучена многими исследователями и нами подробно рассмотрена в п. 4.1 «Вертикальное распределение биоты и пространственные характеристики осадочных пород». Поэтому остановимся более подробно на связи «удельный объем — удельная поверхность» для растительных зарослей и монокультур. Величины удельных поверхностей и удельного объема для различных видов водных и наземных растений представлены в табл. 17.

Таблица 17

Данные по соотношению индекса удельной поверхности и удельного объема различных видов водных и наземных растений

Вид растения	Индекс удельной поверхности, $м^2/м^2$ / %	Удельный объем, %	Разница соотношений удельной поверхности и удельного объема, порядки величин
Ольха (*Alnus incana L.*)	3—4/300—400	0,14	3
Осина (*Populus tremula L.*)	3—5/300—500	0,12	3
Береза (*Betula pendula Roth.*)	4—5/400—500	0,12	3
Сосна (*Pinus sylvestris*)	7—8/700—800	0,15	3
Элодея канадская (*Elodea canadensis Michx.*)	8,5/850	0,19	3

Окончание табл. 17

Вид растения	**Индекс удельной поверхности, м²/м² / %**	**Удельный объем, %**	**Разница соотношений удельной поверхности и удельного объема, порядки величин**
Роголистник (*Ceratophyllum demersum L.*)	6,3/630	0,57	3
Уруть мутовчатая (*Myriophyllum verticillatum L.*)	4,9/490	0,97	3
Мох яванский (*Vesicularia dubyana*)	24,5/2450	16	2
Нитчатые (*Spirogyra L.*)	30—60/3000—6000	1,4	3
Ричия (*Riccia fluitans, L.*)	18/1800	13	2

Связь удельной поверхности растений с удельным объемом у различных таксономических и экологических групп значительно различается. На рис. 53 отчетливо видны две стратегии пространственной организации различных зарослей, где каждая точка соответствует отдельному виду растения. На рис. 54 для «нитчатых» водорослей наблюдается картина замедления увеличения удельного объема с выходом на «плато» при интенсивном увеличении удельных поверхностей. Для плейстофитов и мхов на рис. 55 наблюдается экспоненциальный рост удельного объема при небольших показателях удельных поверхностей. Последняя группа растений приспособлена к жизни на границах раздела фаз, где большой объем ввиду увеличения порового воздушного пространства внутри органов растений позволяет развиваться в данных условиях среды. Для различных высших растений связь удельной поверхности с удельным объемом не имела статистической значимости ($p = 0{,}534$). Для макрофитов имелась тенденция обратной зависимости удельной поверхности и удельного объема ($p = 0{,}117$) (рис. 56). Для растений вместе с «нитчатыми» водорослями связь удельной поверхности с удельным объемом характеризовалась положительной статистически значимой связью ($p = 0{,}044$). Для растений с водорослями и со мхами достоверность статистически значимой

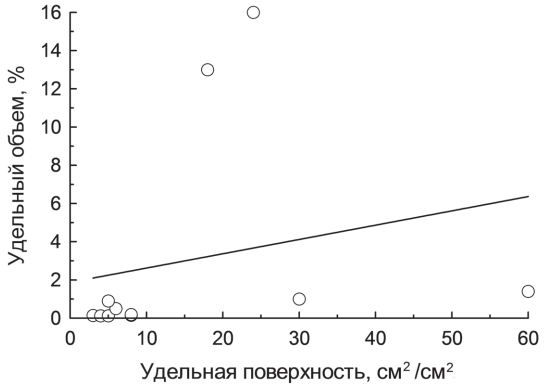


Рис. 53. Связь удельной поверхности с удельным объемом для растений с различной стратегией развития

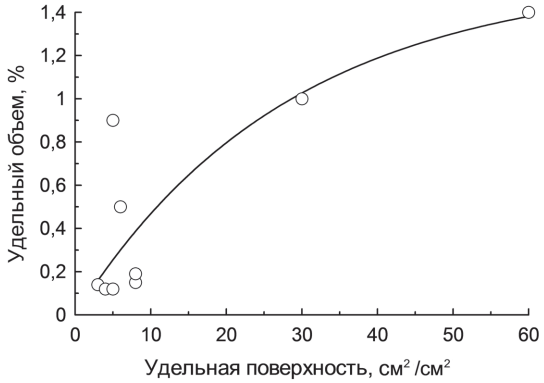


Рис. 54. Связь удельной поверхности с удельным объемом для различных водорослей трихомного типа

связи увеличилась ($p = 0{,}018$). Следует отметить, что высшие растения отличаются относительно небольшой удельной поверхностью и удельным объемом и на рис. 53 сосредоточены в виде «скопления» в начале графика — осей абсцисс и ординат.

Таким образом, у растений наблюдаются две стратегии освоения пространства. Первая схожа с толщами горных пород и минералов и характеризуется относительно большим удельным объемом или объемным обилием, высокой плотностью и относительно малень-

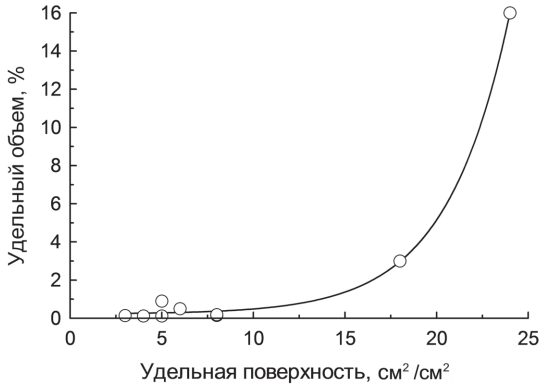


Рис. 55. Связь удельной поверхности с удельным объемом у плейстофитов, в том числе плавающих мхов (Riccia)

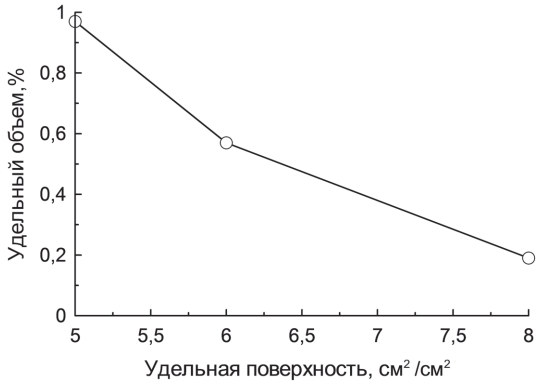


Рис. 56. Связь удельной поверхности с удельным объемом у различных макрофитов: Myriophyllum verticillatum L., Ceratophyllum demersum L., Elodea canadensis Michx.

кими удельными поверхностями. Причем это характерно не только для растений, живущих на разделе фаз «жидкость — газ», но и для сухопутных видов. Вторая стратегия — это маленький удельный объем, низкая плотность и большие удельные поверхности.

Рассмотрим соотношения удельных поверхностей и удельного объема широко распространенных мелкодисперсных осадочных

пород и минералов (табл. 18). Объемное обилие, или удельный объем, минеральных монолитных и дискретных пород в виде пористости значительно варьируется, преимущественно в пределах одного порядка величин. Причем величины пористости имеют близкие величины независимо от того, монолитная это порода (пемзы, туфы) или дискретная (диатомит, алевролит, монтмориллонит). При этом наибольшей удельной поверхностью характеризуются минеральные породы с наименьшим размером фракций: монтмориллонит, алевролит, сапропель. Чем меньше размер частиц, тем больше удельная поверхность: так, размер зерен монтмориллонита — 0,2—3 мкм, алевролита — 10—50 мкм, песка — 100—2000 мкм. Однако приведенные величины удельных поверхностей учитывают площади микро- (до 2 нм) и мезопор (от 2 до 50 нм).

Таблица 18

Данные по соотношению индекса удельной поверхности и удельного объема для различных минералов и горных пород

Осадочная порода, минерал	**Индекс удельной поверхности, $м^2/м^2$ /%**	**Удельный объем, %**	**Разница соотношений удельной поверхности и удельного объема, порядки величин**
Песок	8000 / 800 000	28	4
Бентонит (монтмориллонит)	6 750 000 / 675 000 000	43	7
Пемза	70 000 / 7 000 000	85	5
Туфы	620 000 / 62 000 000	27	6
Оксид алюминия	2 500 000 / 250 000 000	60	7
Диатомит	300 000 / 30 000 000	65	6
Известняки	120 000 / 12 000 000	13	6
Сапропель (ил)	1 390 000 / 139 000 000	46	7
Алевролиты	4 900 000 / 490 000 000	17	7

Следует отметить, что биота, состоящая из самых маленьких микроорганизмов, данные поры заселять не может по причине бо-

лее значительных размеров клеток — 0,6—1,5 мкм. Так, цеолит, имеющий наименьшие поры, отличался наибольшими удельными поверхностями из всех вулканических пород, сопоставимыми лишь с некоторыми глинистыми минералами (см. табл. 5). Здесь следует указать, что у биотических туфов удельная поверхность значительно выше, чем у абиотической пемзы. Отметим, что алевролит, состоящий из алюмосиликатов, уже спрессованных в воде под давлением, отличается меньшей пористостью по сравнению с глиной и монтмориллонитом, которые долгое время находились на суше и органические примеси, как правило, уже выветрены из породы (см. табл. 4). По данным некоторых исследователей (Дахнов, 1985; Осипов, Соколов, Румянцева, 1989), пористость бентонита первоначально, до уплотнения в ходе диагенеза, составляет 81—66 %, после уплотнения — 44—32 %. В свою очередь у пресноводного ила (сапропеля) пористость еще больше, чем у лишенной влаги (монтмориллонит) глины, и разброс пористости в целом значительно шире (табл. 4). Присутствие органики и живых организмов в иле, по всей видимости, формирует агрегаты и конгломераты глинистых частиц, увеличивающих пористость и удельную поверхность фракции и осадка в целом. В этом случае пространство для микроорганизмов увеличивается уже не в части удельных поверхностей, а в части удельного объема, который могут осваивать микроорганизмы.

Как отмечено в предыдущей главе и показано в табл. 17, удельный объем растений колеблется от десятых долей процента до полутора десятка процентов, а удельные поверхности могут составлять десятки, единицы и сотые доли единиц. То есть объемное трехмерное пространство, образованное биотическими субстратами, колеблется в пределах 4 порядков, тогда как объемное пространство минеральных толщ — в пределах нескольких единиц, то есть одного порядка. Удельные поверхности биотических субстратов могут флуктуировать в пределах 3 порядков (см. табл. 17), а удельные поверхности минеральных осадков — в пределах 5 порядков, то есть колеблются в пределах от нескольких десятков для гравия в водоемах до нескольких миллионов единиц для илов и почв (см. табл. 3, 18). Однако биота использует пространство удельных поверхностей минеральных толщ в пределах первых 3 порядков, то есть до десятков тысяч квадратных метров на 1 м^2. Таким образом, живые организмы разреживают пространство минеральных толщ как

в водной, так и в сухопутной среде. Минеральная кристаллическая среда становится более дискретной, и увеличивается трехмерное пространство, заполняемое газовой и водной средой, которая уже может использоваться биотой в метаболических реакциях. Следует обратить внимание, что величины наименьших удельных объемов или наибольшей пористости минеральных пород характерны для осадков с наибольшим количеством органики (илы, алевриты, глины) или пород биотического происхождения (известняк, мел) (см. табл. 4, 18). В целом биотические субстраты в отношении удельных поверхностей и удельного объема значительно более вариабельны по сравнению с минеральной кристаллизованной средой.

Таблицы 17 и 18 демонстрируют величины соотношений удельных поверхностей и удельного объема локальных участков биосферы и литосферы, представленных дискретными единицами биотопов. Соотношение между удельной поверхностью и объемным обилием, выраженное в процентах для минеральных толщ, отличаются в величинах от 4 до 7 порядков. У растений эта разница составляет 2-3 порядка, редко 4, причем 4 порядка характерны для лесов. Если остановиться на фундаментальных свойствах пространственной организации живой материи, можно отметить следующую особенность. Дискретная живая особь, как правило, имеет поверхности больше по сравнению с объемом за счет поверхностных органелл и органов в сравнении с отдельной минеральной частицей любого размера (Численко, 1981; Алеев, 1986; Мусатов, 1994). Исключения могут составлять частицы глинистых минералов, имеющие пластинчатую, чешуйчатую и цилиндрическую форму, но они, как правило, характеризуются размерами, значительно уступающими размеру минимальной живой клетки. Но если сравнивать толщу грунтов и биоценоз, то есть континуальную структуру абиотической и биотической толщ как частей литосферы и биосферы, наблюдается обратная картина. У биотической толщи малые удельные поверхности по отношению к минеральной толще. То есть в условиях трех геосфер Земли живая материя, или биосфера, отличается относительно небольшой удельной поверхностью в структуре биоценозов и маленьким удельным объемом, или объемным обилием, по сравнению с твердой минеральной литосферой. В связи с этим необходимо отметить, что биота в отличие от минеральной составляющей в условиях Земли идет по пути увеличения

континуальности. Причем именно в континуальном аспекте у биоты снижаются удельные поверхности и увеличивается «свободное» трехмерное пространство, формируемое биотой, что отражено в уменьшении удельного объема, занимаемого биотой. При этом если рассматривать живую материю как твердое вещество, то она организована именно в живом дискретном виде очень разреженно. Биота отличается значительно меньшей плотностью распределения в трехмерном пространстве по сравнению с минеральным кристаллическим веществом, как в воздушной, так и водной средах. Если рассматривать биоту не в объемном заполнении пространства, а в дискретном виде, то следует остановиться на предельных значениях численности живых организмов в двухмерном и трехмерном пространстве биотопов. Для этого необходимо выбрать биотопы с максимальными удельными поверхностями, которые могут осваивать только самые маленькие представители — микроорганизмы.

6.3. Пространственные характеристики ландшафтов и биотопов

В ходе разработки теории емкости поглощения микроорганизмов во второй половине прошлого столетия был получен ряд результатов. Так, установлено, что 1 г частиц песка размером 20—100 мкм адсорбирует 5 млн клеток *Azotobacter chroococcum*, 1 г каолина и сернокислого бария поглощают *Escherichia coli* по 80 млн клеток, уголь — 370 млн, 1 г бентонита — 7 млрд клеток *Bacterium prodig iosum* (*serratia marcescens*), микроклин — 2 млрд, дерново-подзолистая почва — 1,5 млрд, чернозем — 5 млрд (Gunnison, Marshall, 1937; Tschapek, Garbosky, 1950; Guebert, Laman, 1966; Звягинцев, 1973, 1987). Кроме того, в рамках фитоценологии, фитосанитарии и гидробиологии были получены данные о численности микроорганизмов, населяющих поверхность растений, подробно рассмотренные нами в предыдущей главе.

В настоящее время с получением надежных данных по удельным поверхностям различных мелкодисперсных частиц минеральной природы и удельным поверхностям растений в ходе специальных исследований по геоботанике и лесной таксации появилась возможность всесторонне проанализировать данные по удельным поверхностям

с учетом плотности микроорганизмов, населяющих данные сложные субстраты. В связи с этим на основании данных исследователей была рассчитана плотность организмов на двухмерную поверхность различных субстратов с учетом удельной поверхности этих субстратов, представленная во второй колонке табл. 19. Чем больше удельная поверхность вещества, тем больше емкость поглощения, что отражено в третьей колонке табл. 19. В свою очередь плотность клеток на двухмерной поверхности песков меньше, чем на бентоните и тем более почвах, и сравнима с каолинитом. То есть по результатам емкости поглощения с увеличением площади удельной поверхности частиц от песка к глинистым минералам и почвам плотность бактериальных клеток на двухмерную поверхность данных дисперсных биотопов также увеличивается. Однако плотность клеток на двухмерную поверхность вещества от песка к более мелкодисперсным частицам увеличивается уже не так значительно — в пределах одного, реже двух порядков. Бóльшая плотность клеток на почвах по сравнению с песком может объясняться присутствием органики, способствующей увеличению сорбции, и более интенсивным размножением клеток. А в отношении глинистых минералов (бентонит) это может объясняться спецификой расположения частиц, интенсифицирующих адсорбционные свойства, и особенностями более разнообразного химического состава глинистых минералов наряду со специфическими физико-химическими свойствами сорбции. Кроме того, более мелкие частицы глинистых минералов способствуют более плотному расположению клеток по отношению друг к другу.

Опыты по емкости поглощения уже на отдельных частицах почвы, различающихся по размеру, показали иные результаты (табл. 20). Эти частицы были разделены в пространстве так, что численность клеток на 1 мм^2 соответствовала поверхности минерала, если ее распрямить. Для данных частиц диаметром 4—500 мкм заранее были подсчитаны величины поверхности в квадратных микрометрах. Как видно из табл. 20, общая численность клеток на частицах с увеличением размера этих частиц растет. При этом с уменьшением размера частиц плотность микроорганизмов относительно поверхности этих частиц увеличивается. Особое увеличение численности наблюдается на самых маленьких частицах — 5 мкм. То есть с увеличением размера частицы общая численность клеток на частице растет, но плотность клеток на поверхности частицы снижается. Уже достаточно

давно установлено, что частицы песка размером 50—100 мкм слабо адгезируют клетки, размером 2—50 мкм — сильно, частицы 1,5 мкм, соответствующие размеру бактериальной клетки и меньше, почти не адгезируют клетки (Карпинская, 1926; Кожевин, Звягинцев, 1980). Лучше всего адсорбируются клетки на агрегатах из частиц менее 1,5 мкм, что справедливо для увеличения плотности клеток на двухмерной поверхности глинистых минералов. Частицы меньше клетки на 60—80 % адсорбируются уже на поверхности клеток. В свою очередь в воде на пузырьках размером 5—10 мкм клетки дрожжей также флотируются в значительно меньшей степени (Стабникова, Гордиенко, Ксенофонтов, 1991). Этот размер пузырьков также соответствует размеру клеток дрожжей. Следует отметить, что в воде этому эффекту способствуют совсем другие механизмы по сравнению с воздушной средой, но биологическое предпочтение избегать частиц, сопоставимых по размерам с самими клетками, может иметь метаболические и механико-функциональные причины. Отметим, что размер частиц 5—10 мкм соответствует удельной поверхности в 10—20 тыс. $см^2/см^2$, или 1—2 $м^2/м^2$. В количественном выражении, согласно данным Н. П. Кирилловой (1983), в дерново-подзолистой почве доступная для адсорбции бактерий площадь составляет примерно 1 $м^2/г$, что соответствовало максимальной емкости поглощения, а по адсорбции ионов была получена величина поверхности, соответствующая 112 $м^2/г$.

Таблица 19

Плотность клеток на двухмерную поверхность с учетом удельной поверхности минерального вещества[1]

Вещество, являющееся минеральным субстратом	Плотность клеток на двухмерную поверхность вещества с учетом удельной поверхности данного вещества, кл./$мм^2$	Исходная плотность, кл./г
Песок	9	5 млн
Каолин	4—8	80 млн
Бентонит	7—70	7000 млн
Дерново-подзолистая почва	40	1500 млн
Чернозем	111	5000 млн

[1] Рассчитано по данным Звягинцева (1973).

Таблица 20

Плотность бактериальных клеток на отдельных частицах почвы и минералах и плотность клеток на двухмерную поверхность с учетом удельной поверхности этих частиц[1]

Диаметр частиц почвы, мкм; в скобках поверхность этих частиц, мкм^2	Кол-во клеток на мм^2, в скобках — на отдельную частицу, кл.		
	Чернозем	Дерново-подзолистая почва	Карбонат кальция
5 (121)	9917 (1,2)	1652 (0,2)	11500 (2)
20 (2900)	1827 (5,3)	344 (1,0)	3745 (11)
50 (12 150)	1588 (19,3)	377 (4,5)	4980 (60)
100 (66 150)	1507 (99,7)	300 (20)	3465 (231)
500 (1 215 000)	1655 (2011)	90 (112)	–

В природных почвах и илах наблюдается следующая картина (табл. 21). Удельные поверхности были рассчитаны для различных типов почв при различном соотношении фракций ила (менее 1 мкм), физической глины (1—10 мкм) и физического песка (10—50 мкм) и наиболее часто приводимых величинах численности бактерий — от 2 до 10 млрд клеток на 1 г (Звягинцев, 1997; Вальков, Казеев, Колесников, 2014).

Как мы видим из данных табл. 20, плотность клеток на поверхности отдельных частиц почвы с учетом удельной поверхности этой частицы в среднем на порядок (тысячи, реже сотни клеток на 1 мм^2) выше плотности клеток на двухмерной поверхности представленных в табл. 21 природных почв (десятки, сотни, реже тысячи клеток на 1 мм^2); рассчитана с учетом удельных поверхностей, представленных набором различных по размеру частиц. То же самое наблюдалось в отношении илов (см. табл. 21). Удельная поверхность илов была также рассчитана с учетом разных долей илистой и песчаной фракций в пропорциях, наиболее часто наблюдаемых в природе. Известно, что в илах наблюдаются наибольшие показатели численности клеток на 1 г — десятки миллиардов, в песках — ниже, в гравии — еще ниже. Однако если учитывать удельную поверхность илов, песчаных илов и илистых песков, то наблюдается обратная

[1] Рассчитано по данным Звягинцева (1973).

картина: плотность клеток на двухмерную поверхность минеральных фракций снижается. При этом численность клеток на двухмерной поверхности илов на 1—2 порядка превышала аналогичные показатели численности клеток на различных природных почвах.

Таблица 21

Общая численность и плотность микроорганизмов на двухмерной поверхности почв и донных отложений в природных условиях[1]

Удельная поверхность, $см^2/г$	**Доля фракций физического ила, %**	**Общая численность микроорганизмов, млрд кл./г**	**Удельная плотность микроорганизмов, $кл./мм^2$**
Почвы			
680 000	80	2	29
		5	73
		10	147
450 000	60	2	44
		5	111
		10	222
200 000	40	2	100
		5	250
		10	500
100 000	20	2	200
		5	500
		10	1000
66 000	0	2	303
		5	757
		10	1515
Характеристика донных отложений	**Доля фракций песка, %**	**Общая численность микроорганизмов, млрд кл./г**	**Удельная плотность микроорганизмов, $кл./мм^2$**
Донные отложения			
Илы	0	35	350
Заиленные пески	30	23	3823
	50		5750
	80		9583

[1] Рассчитано по данным: Звягинцева (1987); Олейника, Белоконь, Кабаковой (1996); Олейника (1997); Дзюбана (2003); Валькова, Казеева, Колесникова (2014).

Окончание табл. 21

Характеристика донных отложений	Доля фракций песка, %	Общая численность микроорганизмов, млрд кл./г	Удельная плотность микроорганизмов, кл./мм^2
Песчаные илы	30	11	1833
	50		2750
	80		4583

Таким образом, с уменьшением частиц до определенного размера их удельная поверхность уже не влияет на увеличение численности микроорганизмов. На первый план выходят плотностно-зависимые эффекты, обусловленные плотностью клеток в трехмерном пространстве, связанные, по всей видимости, с фундаментальными характеристиками метаболизма. Кривая увеличения численности бактерий показана на рис. 57.

Численность затормаживается в росте на отметке плотности около 2 млрд клеток, а удельная поверхность становится пороговой в районе 1 000 000 см^2/см^2 или 100 м^2/см^3, что соответствует размеру частиц 1—5 мкм. Десятки миллиардов клеток соответствуют удельной поверхности в сотни квадратных метров в 1 см^3. Максимальный скачок численности наблюдается при размерах частиц от 50 до 1—5 мкм, что соответствует удельной поверхности от 2 до 100 м^2/см^2. Эти величины в минимальном лимите соответствуют данным Н. П. Кирилловой (1983) по экспериментальной емкости поглощения микроорганизмов почвой, а верхние, более высокие лимиты объясняются тем, что не все организмы в ходе поглощения адсорбируются на твердом субстрате, что неоднократно отмечалось исследователями в этой области (Новогрудский, 1936; Звягинцев, 1973; Кожевин, Звягинцев, 1980).

Численность бактерий на поверхности водных растений несколько выше, чем на наземных растениях (Бершова, 1968; Панкратова, 1970; Рыбакова, 2002, 2000). Это обусловлено стабильными, благоприятными условиями для развития микроорганизмов, прежде всего наличием воды. Так, на водных растениях количество исчисляется миллиардами клеток на 1 г листьев, а на наземных — миллионами, десятками, сотнями миллионов, и только на поздних стадиях развития, в фазе деструкции — миллиардами клеток на 1 г зеленой массы (Макарова, 1954). Как отмечено

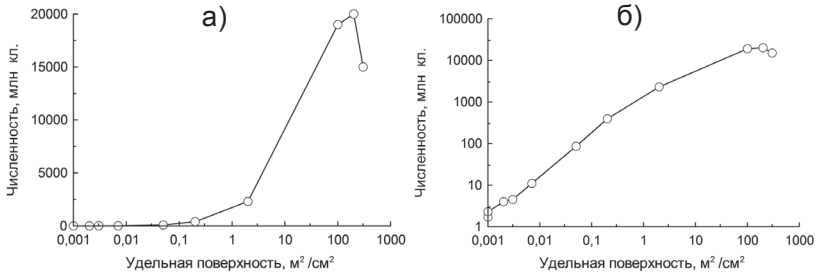


Рис. 57. Зависимость увеличения численности клеток от удельной поверхности минеральных частиц различного размера: а) удельная поверхность, логарифмическая шкала, б) обе шкалы логарифмические

в предыдущем разделе, увеличение численности бактерий на поверхности наземных растений происходит по мере развития последних в связи с выделением растениями органических веществ, служащих питательной средой для микроорганизмов (Новикова, 1963; Глушакова, Чернов, 2004). Увеличение количества влаги на поверхности растений также способствует росту численности микроорганизмов на удельной листовой поверхности. В связи с этим при подсчете численности микроорганизмов на двухмерной поверхности водных и наземных растений нами использовались минимальные значения численности на первых фазах вегетации макроорганизма (5 млн кл./г) и максимальные значения последних фаз вегетации наземных растений и водных растений (4 млрд кл./г). Для получения величин численности клеток микроорганизмов на двухмерной поверхности растений помимо установленных нами эмпирических величин использовались данные средних многолетних значений удельной листовой поверхности (УЛП — 150 см^2/г) древесных и травянистых растений умеренных и субтропических широт (Уткин, Ермолова, Уткина, 2008; Kraft, Valencia, Ackerly, 2008), а также величина удельной листовой поверхности, характерная для насыщенных водой суккулентов и наполненных воздухом плейстофитов (УЛП — 50 см^2/г). Численность клеток на двухмерных поверхностях растений колебалась от сотен до сотен тысяч на 1 мм^2 (табл. 22). У растений наблюдалась картина, противоположная минералам: рост численности клеток микроорганизмов на двухмерной поверхности увеличивался с ростом численности клеток на 1 г растения. Это в первую очередь

обусловлено тем, что удельные поверхности растений увеличиваются в значительно меньших величинах по сравнению с мелкодисперсными минеральными средами.

Таблица 22

Плотность бактериальных клеток на наземных и водных растениях при различной общей численности с учетом минимальных и средних значений удельной листовой поверхности

Численность бактериальных клеток на поверхности растений, кл./г	Удельная листовая поверхность, $см^2/г$	Плотность бактерий на двухмерной поверхности, $кл./мм^2$
4 млрд	150	266 666
4 млрд	50	800 000
2 млрд	150	133 333
2 млрд	50	400 000
1 млрд	150	66 666
1 млрд	50	200 000
500 млн	150	33 333
500 млн	50	100 000
50 млн	150	3333
50 млн	50	10 000
5 млн	150	333
5 млн	50	1000

Примечание: УЛП 50 $см^2/г$ — низкие значения, характерные для тропических и насыщенных водой (плейстофиты, гидрофиты) растений; УЛП 150 $см^2/г$ — средние для большинства видов растений начиная с субтропических и умеренных широт.

Если принять средние размеры бактериальной клетки за 1 мкм, то следует считать монослоем на ровной поверхности численность 1 000 000 $кл./мм^2$. Монослой бактериальных клеток считается первой фазой формирования бактериальной биопленки. Монослой формируется в большей части на относительно ровных поверхностях; в случаях изменения угла поверхности более чем на 50º и прерывистости (дискретности) субстрата, как правило, формируются трехмерные колонии центрического типа. При благоприятных усло-

виях любая популяция бактерий (архей, цианобактерий) стремится к формированию биопленки, то есть к покрытию всей поверхности субстрата (Олескин, Ботвиенко, Цавкелова, 2000). Имеются данные о том, что на искусственно созданных металлических субстратах (медь, латунь) с ровной поверхностью численность бактерий в водной среде достигает 10 000—70 000 кл./мм^2 (Афанасьев, Романова, Слепнев, 1991). В свою очередь монослой бактерий образуется в искусственных условиях только на поверхности стекла в питательном бульоне и питательной среде. Таким образом, по эмпирически установленным данным, на природных субстратах различной природы со сложными трехмерными поверхностями монослой бактерий не образуется. Исключения составляют симбиозы животных и растений с микроорганизмами, где монослой, или биопленка, выполняет какие-либо функции, обеспечивающие жизнедеятельность обоих организмов, или при гибели макроорганизма в ходе трофической сукцессии. В случаях с водными растениями можно наблюдать покрытие бактериальным слоем от 10 до 80 % листовой поверхности. У наземных растений бактерии занимают 0,3 до 10 % листовой поверхности. Очевидно, что при деструкции растений на их поверхностях формируется монослой бактерий и грибов. В водных экосистемах поверхность илов заселена бактериальным слоем на сотые доли процента, поверхность почв — от сотых до десятых и единичных долей процента. Аналогичные данные приводят О. П. Оксиюк с соавт. (Оценка состояния водных объектов…, 1994), где плотность микрофитобентоса колеблется от 1000 до 100 000 кл./мм^2, а микрофитоперифитона от 5000 до 500 000 кл./мм^2. Последовательность водные растения — сухопутные растения — донные отложения — почвы, как субстраты для микроорганизмов, демонстрирует два важных обстоятельства. Во-первых, на увлажненных субстратах плотность микроорганизмов всегда выше по сравнению с сухими при прочих равных условиях. Во-вторых, живые субстраты отличаются относительно более высокой плотностью живых организмов по сравнению с минеральными, что свидетельствует о фундаментальных коэволюционных и консортивных путях развития. Колебания численности микроорганизмов на двухмерной поверхности растений составляют 3 порядка, на двухмерной поверхности минералов — 1—2 порядка. То есть взаимодействие живых дискретных единиц с живыми более вариабельно и динамично

по сравнению с взаимодействием живых с минеральными субстратами.

Таким образом, данные о максимальной, средней и минимальной численности микроорганизмов на биотических и абиотических субстратах позволяют определить приблизительные масштабы пространства биотопов, представленных основными ландшафтами земной поверхности. То есть величины максимальной и средней численности первичных поселенцев — микроорганизмов в верхних, наиболее обильных по биоте слоях и толщах литосферы можно спроецировать на биотопы, мало освоенные жизнью по энергетическим и функциональным причинам.

При расчетах площадей биотопов суши и Мирового океана использовались следующие величины значений мелкодисперсных природных частиц. Донные отложения: пелит — частицы меньше 0,005 мм, которые составляют 70 % и более, алевролит — частицы размером 0,05—0,005 мм, оставляющие 50—70 %, песчаные частицы — 50—70 % размером 0,05—2 мм (Свальнов, 2001; Алексеева, 2003; Страхов, 2008). Почвы: фракции ила — 0,001 мм, фракции физической глины — 0,01—0,001 мм, фракции физического песка — более 0,01 мм (Почвоведение, 1988; Добровольский, 1999; Вальков, Казеев, Колесников, 2014). Для определения полной поверхности растительных сообществ, покрывающих различные ландшафты Земли, использовались данные по средним удельным поверхностям, подробно рассмотренным в предыдущем разделе. Отдельно следует отметить площади коралловых рифов, составляющие 27 млн км^2, и водорослевые леса, составляющие 0,7 млн км^2, которые не входили в расчеты.

Удельная поверхность различных типов почв значительно варьировалась, что определялось как высотой почвенного профиля, так и соотношением долей ила, физического песка и физической глины (табл. 23).

Общая площадь поверхности суши, покрытой почвой и растениями, составляет 119 млн км^2, куда входят: леса — 38 млн км^2, степи — 60 млн км^2, саванны — 10 млн км^2, тундры — 5,5 млн км^2, прерии — 1,5 млн км^2 и континентальные пресные воды, занимающие 4 млн км^2 и не учитываемые в расчетах. Пустынные почвы составляют 29 млн км^2, куда также входят полярные почвы. Наибольшей удельной поверхностью отличались почвы с большой

Таблица 23

Площади удельных поверхностей различных типов почв

Тип почвы	Средняя высота слоя почвы до материнских пород, м	Индекс удельной поверхности почвы, $см^2/см^2$	Доля фракций размером менее 0,001, 0,001—0,01 и более 0,01 мм в %		
			< 0,001	0,001—0,01	> 0,01
Полярные	0,5	–	–	5—10	90
Тундровые	1	178 500	15	35	40
Подзолистые	1,1	20 350 000	23	37	–
Дерновые	1,5	26 250 000	19	33	–
Серые лесные	1,5	47 000 000	46	–	15
Черноземы	2	66 000 000	30	62	5
Каштановые	1,5	45 000 000	32	–	10
Бурые полупустынные	1,4	30 000 000	25	50	10
Желтоземы	1,4	33 000 000	22	–	11
Коричневые	1,4	49 000 000	38	20	11
Черные слитые	2	115 000 000	68	30	–
Солонцы	1,5	48 000 000	35	50	10
Песчаные пустынные	1,5	6 400 000	5	10	80—90

высотой профиля, значительным количеством органических веществ и относительно большим количеством мелкодисперсных фракций (см. табл. 23). Средняя удельная поверхность почвы различных типов, занимающих 115 млн км^2 (1,1*10^8 км^2), составила 5,35^{15} км^2. Средняя удельная поверхность пустынь, занимающих 29 млн км^2 поверхности Земли, составила 1,8^{14} км^2. Таким образом, площадь удельных поверхностей почв на 7 порядков больше проективной поверхности суши, и на 6 порядков больше удельных поверхностей растений.

Материковые осадки, представленные мелкодисперсными фракциями, характеризуются значительно меньшей толщиной по сравнению с донными отложениями. Толщина донных отложений Мирового океана значительно варьируется. По данным А. П. Лисицына (1974), под материковым склоном на стыке тектонических плит их толщи могут варьироваться от 1 до 20 км. Кроме того, вдоль экватора толщина донных отложений составляет около 2 км, и ширина этого слоя также значительно варьируется (Свальнов, 2001; Свальнов, Алексеева, 2005). Увеличение высоты осадков до 2—5 км кроме экваториальной зоны отмечено у материковых склонов (Лисицын, 1974; Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere, 2008; Inagaki, Hinrichs, 2015). По информации различных исследователей, средняя толщина донных отложений варьируется от 0,3 до 2,0 км. В табл. 24 представлены данные полной поверхности донных отложений в зависимости от различной доли пелита и толщины этих отложений с учетом данных различных исследователей (Безруков, 1960; Лисицын, 1966, 1971; Репечка, 1972; Алексеева, 2003; Свальнов, Алексеева, 2005; Страхов, 2008; Huber, 2015). За основу расчетов взят пелит (0,005 мм), потому как именно эта фракция дает наибольший вклад в удельную поверхность, значимую для микроорганизмов. Таким образом, удельная поверхность осадков Мирового океана на 3-4 порядка больше удельной поверхности почв и на 10-11 порядков больше площади проективной поверхности Мирового океана Земли, составляющего 3,6·10^8 км^2 (табл. 24).

В табл. 25 приведены удельные поверхности растений, обеспечивающих максимальный вклад в биомассу биосферы и являющихся топическими площадями для различных организмов (см. рис. 32). В то же время удельные поверхности водорослей, грибов и прокариот также являются топическими и трофическими

Таблица 24

Площадь полной поверхности донных отложений с учетом поверхности мелкодисперсных фракций в зависимости от толщины этих отложений и различной доли пелита

Доля пелита в осадках, %	Средняя толщина донных отложений, км	Площадь полной поверхности донных отложений, км^2	Источник
10	0,3	1,0378[18]	Безруков, 1960; Лисицын, 1966, 1971; Репечка, 1972; Алексеева, 2003; Свальнов, Алексеева, 2005; Страхов, 2008; Huber, 2015
	1	3,6126[18]	
	2	7,2252[18]	
30	0,3	3,2518[18]	
	1	1,0819[19]	
	2	2,1671[19]	
60	0,3	6,51[18]	
	1	2,16[19]	
	2	4,33[19]	
90	0,3	9,75[18]	
	1	3,25[19]	
	2	6,5[19]	

биотопами для других форм биоты. Рассмотрим удельные поверхности основных таксонов живых организмов (табл. 26). Данные величины рассчитаны исходя из средних показателей численности организмов на различных биотопах и общих площадей этих биотопов. Большие удельные поверхности у грибов обусловлены спецификой метаболизма, направленной на переработку органического вещества в осадочных толщах. Большая удельная поверхность и биомасса грибов обусловлены большой массой сухопутных растений. А также маленькие размеры гифов грибов, особенно актиномицетов при их высокой плотности обеспечивают гигантские удельные поверхности (Мирчинк, 1976; Звягинцев, Зенова, 2001; Зенова, Звягинцев, 2002). Бактерии также отличаются величинами удельных поверхностей, на порядки превышающие таковые у растений. Также на порядки превышающая площадь поверхности Земли удельная поверхность бактерий и грибов обусловлена тем, что эти организмы не нуждаются в солнечном свете и их биомасса

Таблица 25

Мировые удельные поверхности биотопических толщ, ландшафтов и характеристики биоты, населяющей данные биотопы

Характеристики поверхности	Площадь, км^2	Таксоны организмов	Размеры организмов	Число видов	Экологические группы организмов
Поверхность суши Земли	148 млн ($1{,}4 \cdot 10^8$)	Копытные, хищники, приматы, грызуны, яйцекладущие, крупные пресмыкающиеся и птицы	Более 1 м	1,5 тыс.	Крупные позвоночные
Полная поверхность растений	1320 млн ($1{,}32 \cdot 10^9$)	Приматы, грызуны, рукокрылые, птицы, пресмыкающиеся, членистоногие, моллюски	Менее 1 м	1—10 млн	Мелкие позвоночные, крупные беспозвоночные
Поверхность микроструктур растений, грибов и полипов	1482 млн ($1{,}48 \cdot 10^9$)	Членистоногие, первичноротые, простейшие, грибы, микроорганизмы	Менее 2 мм	1—5 млн	Мелкие беспозвоночные, микроорганизмы
Поверхность осадочных горных пород и минералов	($6{,}51 \cdot 10^{18}$)	Растения, водоросли, грибы, первичноротые, микроорганизмы	20 см — 2 мкм	1,5—2 млн	Инфауна, флора, микроорганизмы
Поверхность минералов с учетом капиллярных пор	–	Микроорганизмы (водоросли, актиномицеты, бактерии, археи)	Менее 2 мкм	0,5—1 млн	Микроорганизмы

Таблица 26

Площадь поверхности различных организмов

Группа организмов (источник)	Индекс полной поверхности, км²/км²	Площадь полной поверхности таксона на Земле, км²	Количество единиц превышения биотой площади поверхности Земли
Растения (Уткин, Ермолова, Уткина, 2008)	4,5	$1{,}48 \cdot 10^{9}$	2,9
Водоросли (Штина, Голлербах, 1976; Закономерности формирования фитообрастания…, 2003; Неврова, Шадрин, 2005)	6—36 (наиболее вероятная — 24)	$1{,}4 \cdot 10^{10}$	27,4
Грибы (Мирчинк, 1976; Звягинцев, 1987; Звягинцев, Зенова, 2001)	1230 (по Мирчинк, 1976)	$1{,}4 \cdot 10^{11}$	274,5
	23 550 (по Звягинцеву, 1987)	$2{,}8 \cdot 10^{12}$	5490
Бактерии (Олейник, 1997; Дзюбан, 2003; Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere, 2008; Inagaki, Hinrichs, 2015)	4650	$5{,}5 \cdot 10^{11}$ (суша)	1078
		$2{,}3 \cdot 10^{12}$ (вода и суша)	4510

определяется только объемами органических ресурсов. Большие поверхности водорослей, на порядок превышающие поверхности растений, обусловлены значительно меньшими размерами трихом водорослей, создающими в итоге более значительную удельную поверхность (Штина, Голлербах, 1976; Зенова, Штина, 1990; The earliest stages of ecosystem succession…, 2008; Garcia-Pichel, Wojciechowski, 2009). Однако стоит учесть тот факт, что нами при расчетах бралась во внимание только надземная поверхность растений, которая в сумме с подземной может быть в два раза выше (см. рис. 23), но тем не менее также будет значительно уступать водорослям. Поверхности грибов и бактерий в сотни и тысячи раз превышают площадь поверхности Земли.

В табл. 25 приведены величины поверхности суши, океанов и удельные поверхности растений, покрывающих сушу, а также удельные поверхности наземных и водных осадков, населенных биотой. Для каждого биотопа приведены таксоны живых организмов, экологические группы и приблизительное число видов. Как видно из табл. 25, разница между поверхностью Земли и поверхностью мелкодисперсных осадочных пород и частиц минералов, покрывающих поверхность литосферы, составляет 10 порядков. Биота, населяющая различные по структуре биотопы, характеризуется в первую очередь морфофункциональными отличиями. Разнообразие живых организмов на неровных субстратах, особенно на растениях, увеличивается на несколько порядков. Это происходит одновременно с увеличением площади и усложнением рельефа поверхности осваиваемого биотопа. Традиционно учитываемые величины площадей суши осваивают только млекопитающие, пресмыкающиеся и крупные птицы. Полная поверхность растений всех биомов и фитоценозов, исходя из средних величин удельных поверхностей, на один порядок превышает площадь всей поверхности Земли (см. табл. 25). Значительное превышение в общей площади удельных поверхностей минеральных осадков по сравнению с растениями и поверхностью Земли не сказывается в части увеличения разнообразия биоты, а также биомассы, так как биомасса расположена на поверхности разделов фаз и в большей мере на суше, где взаимодействуют все три раздела фаз. Хотя общая численность биоты в виде микроорганизмов, по оценкам ряда исследователей, в минеральных толщах осадков значительно больше, чем на по-

верхности растений (Significant contribution of Archaea…, 2008; Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere, 2008). Гигантские площади удельных поверхностей минеральных осадков осваивают только микроорганизмы и верхние слои этих толщ — грибы, водоросли и растения. Однако удельные поверхности осадков, приведенные в табл. 25, являются биотопическим пространством только для микроорганизмов. В данном анализе сравнивались значения порядков числовых единиц для того, чтобы оперировать не точными данными, но надежными, демонстрирующими наиболее общие величины биотопических пространств.

Учитывая приспособления для освоения литотрофными и гетеротрофными организмами сложных трехмерных минеральных и биотических толщ в виде молекулярных и клеточных выростов, крючков, присосок и пятипалых конечностей, можно выделить в каждой биотопической толще различные по функциональности площади биотопов. Для фитоценозов это четыре типа площади биотопов:

1) поверхность Земли;
2) поверхность листьев односторонняя;
3) поверхность листьев двусторонняя и поверхность стволов, ветвей, стеблей;
4) поверхность микроструктур растений — сосудистой системы покрытосеменных растений и микровыростов на листьях — волосков, фибрилл капсул и т. д.

Для осадочных пород можно выделить два уровня поверхности: индекс удельной поверхности без учета микропор и поверхность с учетом капиллярных пор, которые могут осваивать микроорганизмы.

7. ДИНАМИКА ЕМКОСТИ СРЕДЫ

7.1. Увеличение емкости среды в геологической истории и динамика разделов фаз геосфер

Биота в геологической летописи Земли осваивала пространства литосферы, гидросферы и атмосферы. Освоение этих геосфер происходило как в вертикальном направлении — вглубь литосферы, гидросферы, атмосферы, так и в горизонтальном — вдоль разделов перечисленных геосфер. Освоение биотой данных толщ сопровождалось не только появлением различных по специализации форм и, соответственно, ростом биоразнообразия, но и увеличением общей биомассы биосферы и повышением степени дискретности живых организмов. О темпах роста массы биосферы Земли мы можем судить по динамике концентрации кислорода в атмосфере, являющегося продуктом фотосинтеза растений, до сегодняшних дней дающих наибольший вклад в биомассу. После первой вспышки кислорода в раннем протерозое (2,4 млрд лет) его концентрация росла и, по современным данным, значительно колебалась. В карбоне с первым максимальным развитием деревьев концентрация кислорода в атмосфере превысила современный уровень, в этот период, вероятно, была превышена емкость среды для биосферы того уровня организации. Концентрация кислорода в последующие эпохи выше уже не поднималась. По всей видимости, и биомасса биосферы с тех пор не превышала достигнутые пороги. Можно предположить, что после карбона биомасса биосферы вышла на «плато» (рис. 58). Данные о кембрийском кислородном «взрыве» лишь подтверждают положение о том, что динамика массы биоты характеризовалась колебаниями, характерными для локальных экосистем и популяций (Goldblatt, Lenton, Watson, 2006). Выход растений на сушу в силуре и дальнейшая их продукционная эволюция, безусловно, способствовали дальнейшим колебаниям кис-

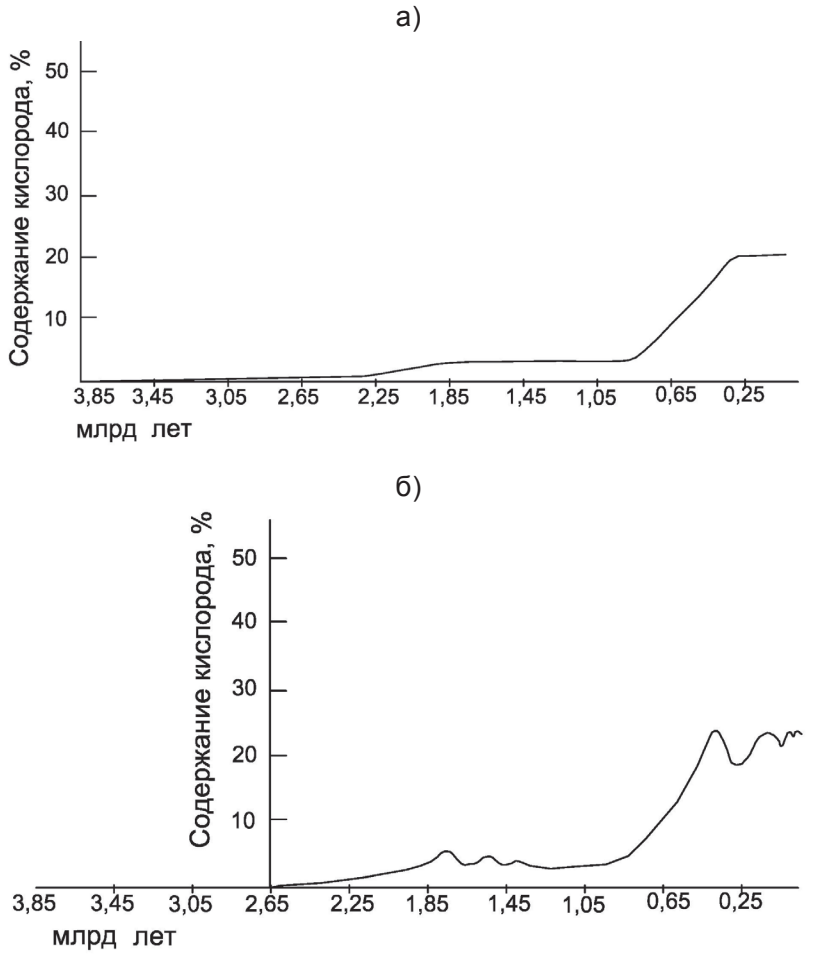


Рис. 58. Геологическая динамика изменения содержания концентрации кислорода в атмосфере Земли с усредненной кривой роста (а) и фактическими колебаниями (б)

лорода и общей биомассы биосферы. Наземные растения, как мы сегодня знаем, на несколько порядков превышают биомассу водных растений. Однако, по данным некоторых исследователей, выход на «плато» мог произойти еще в кембрийский период, в котором была отмечена еще одна «вспышка» увеличения концентрации кислорода (Летников, Сизых, 2002). То есть и увеличение, и снижение

концентрации кислорода в атмосфере Земли, по результатам геологических исследований, наблюдались неоднократно. При этой модели роста можно также констатировать увеличение выверенности при колебаниях численности и массы биоты в среде (см. рис. 58).

Биомасса водной биосферы, не связанная с работой фотосинтетического аппарата, значительно увеличивалась после пермско-триасового вымирания, когда на смену преимущественно одноклеточным рифам пришли многоклеточные полипы, которые смогли создать рифовые экосистемы намного быстрее (Bucher, 2011). По данным исследователей, многоклеточные рифовые экосистемы в течение нескольких миллионов лет после вымирания заняли места обитания прокариотических рифообразователей, и до сегодняшних дней коралловые рифы являются одними из наиболее продуктивных водных биомов и вносят значительный вклад в общую биомассу и продуктивность водной биосферы. Вклад экосистем «черных курильщиков» в общую биомассу водной биосферы по сравнению с водорослями и коралловыми рифами, по всей видимости, менее значим. Однако в некоторые эпохи, особенно в периоды активных складчатостей, эти экосистемы могли иметь гораздо большее значение. По всей видимости, пермское вымирание также послужило сменой экосистем черных курильщиков, так как количество серы в атмосфере в этот период резко снижается. Меловое вымирание способствовало освоению свободных экологических ниш млекопитающими и человеком, более специализированно и в то же время более широко осваивающего среду обитания. Роли человека как геологического фактора в истории Земли посвящено множество работ, начиная с классических обобщений В. И. Вернадского. Причина, по которой более высокоорганизованные организмы значительно быстрее осваивали ареалы и среду обитания в целом, по всей видимости, кроется в более высокой выверенности их организации и, как следствие, более высокой скорости освоения среды обитания. Также эта среда осваивалась высокоорганизованными организмами более узко, то есть более глубоко специализированно по ряду направлений. Тем не менее независимо от формы живого организма на начальной фазе освоения биотой нового биотопического пространства происходят колебания численности и, соответственно, биомассы.

Как древнейшие строматолиты, так и высокоорганизованные древесные растения, обеспечивающие продукцией всю биосферу,

приурочены к разделам фаз. Несмотря на повышение уровня организации, биота незначительно отдалялась от границ разделов «твердый субстрат — жидкость» и «твердый субстрат — газ». Это обусловлено рядом физико-химических особенностей, позволяющих биоте развиваться. Здесь следует рассмотреть динамику разделов фаз в глобальном масштабе на примере изменения пространств литосферы, гидросферы и атмосферы. Эволюция и одновременно радикальное освоение среды биотой происходили при увеличении количества пространства и динамики раздела фаз основных геосфер в виде горообразования и ледниковых флуктуаций. Раннепротерозойское оледенение (2,5—2 млрд лет) привело к появлению эукариотических организмов и, по всей видимости, как следствие, стало одной из причин увеличения количества кислорода в атмосфере. После позднепротерозойского оледенения (880—640 млн лет) массово появляются разнообразные многоклеточные животные, и, как следствие происходит «кембрийский взрыв». Также в этот период значительно увеличивается концентрация кислорода в атмосфере, что, вероятнее всего, обусловлено перестройкой структуры ведущих биомов. Палеозойское оледенение (460—230 млн лет) в ордовикско-силурийском периоде при смене одних биоценозов другими способствовало выходу растений и животных на сушу. Позже в эту же эпоху оледенения также появились все группы ныне существующих позвоночных животных (земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие), покрытосеменные растения, и уровень кислорода достиг концентраций, сопоставимых с сегодняшними. В последнюю, кайнозойскую эпоху оледенения (65 млн лет) появились человекообразные обезьяны и началась чрезвычайно быстрая эволюция высшей нервной деятельности — род *Homo*. Количество принципиально новых ароморфозов в ледниковые эпохи составляет более 90 %. Эпохи оледенения помимо температурных колебаний способствовали увеличению количества лотических условий в водных экосистемах, трансгрессиям морей, появлению новых межфазных биотопов, резким колебаниям гидрохимии вод и межфазной агрегации органических и биоорганических молекул, а также диверсификации условий кристаллизации вышеотмеченных молекулярных структур. Это, в свою очередь, могло влиять на структурную организацию биологических молекул, увеличение качественного и количественного состава газовых флуктуаций

в водной и воздушной среде, позволяющих биоте изменять особенности метаболизма.

Роль горообразовательного процесса и периодов интенсивных складчатостей в эволюции жизни и увеличении пространств для ее обитания переоценить сложно. Интенсивная тектоника обеспечивает доставку некогда континуального материала литосферы в виде осадочных пород, увеличивает дискретность ландшафтов, изменяет геохимические потоки и геохимические фоны среды и, наконец, увеличивает площади сложных минеральных поверхностей (Герасимов, 1990, 1993). Кроме того, периоды тектонической активности Земли могли приводить к ледниковым эпохам. На периоды наиболее интенсивных складчатостей также приходится большая часть морфофункциональных ароморфозов в основном в наземной эволюции жизни. О роли раннепротерозойских тектоник, приведших к формированию и расколу колумбии, судить сложно. На байкальскую складчатость (1200—500 млн лет) приходится распад суперконтинента Родинии, и, как следствие, увеличилась дифференцировка наземных и литоральных ландшафтов, биота этого периода характеризуется вспышкой биоразнообразия, известной как «кембрийский взрыв» (Летников, Сизых, 2002). Далее следуют: каледонская складчатость (500—400 млн лет), совпавшая с периодом выхода животных и растений на сушу; герцинская складчатость (400—230 млн лет), обусловившая формирование Пангеи, в биоте проявившаяся в наибольшем развитии древесных растений и появлении первых млекопитающих. В мезозойской складчатости (170—65 млн лет) при распаде Лавразии и Гондваны получили наибольшее разнообразие млекопитающие. В водной среде наибольшего обилия достигли моллюски и диатомовые водоросли, специализирующиеся на извлечении из среды кальция и кремния. И, наконец, альпийская складчатость (65 млн лет), поставляющая на поверхность Земли новые осадочные породы, продолжается вплоть до наших дней.

Мы кратко осветили эволюцию биоты, связанную с основными эндогенными планетарными колебаниями преимущественно гидросферы и литосферы. Теперь рассмотрим основные индикаторы колебания атмосферы, свидетельствующие о колебаниях биоты, развивающейся на границах трех геосфер. Первое на кислородной геохронологической шкале «плато» — 1,8 млрд лет — совпадает с появлением и массовым развитием эукариотических

организмов (см. рис. 58). Происходит балансировка экосистемы или установление равновесия в виде метаболической системы фотосинтез-дыхание, которое, грубо, на миллиард лет до «кембрийского взрыва» обеспечило устойчивое состояние глобального биосферного метаболического баланса. Второе «плато» — выход на сушу растений и животных (0,43—0,3 млн лет) и установление баланса на качественно других условиях организации биоты и в другой среде. В этом случае в периодах стабилизации между скачками концентрации кислорода в атмосфере (1,8—0,4 и 0,4—0,1 млрд лет), возможно, происходило уравновешивание двух биосистем — наземной и водной. Появление большого биоразнообразия после масштабных оледенений (0,8—0,5 млн лет) способствовало разбалансировке метаболических и, соответственно, энергетических констант биосферы. Второй составляющей изменения массы биосферы является изменение состава атмосферы. Снижение плотности атмосферы обеспечивало более эффективное поступление на поверхность Земли солнечной радиации (Air density 2.7 billion years ago…, 2012). Превалирование биомассы наземных живых организмов на Земле над биомассой водных обусловлено увеличением на суше углов, способствующих усвоению солнечной радиации, а также рассеянию этой радиации в водной толще. Из атмосферы в космическое пространство в период 3,8—2,3 млрд лет удалялись в первую очередь водород, хлор и аммиак (Заварзин, 1984). Позже потреблялись биосферой и литосферой метан и двуокись углерода (2,3—0,4 млрд лет), а еще несколько позднее — серосодержащие газы (250 млн лет). Оставались наиболее устойчивые и в то же время менее плотные молекулярный кислород и азот. После кислородной катастрофы произошло формирование озонового слоя, что также позволило значительно расшириться биосфере в вертикальном направлении (Air density 2.7 billion years ago…, 2012). При этом следует отметить, что высота атмосферы Земли значительно превосходит атмосферу других планет земной группы и других схожих планет вне зависимости от их состава, плотности. Толщина атмосферы Земли составляет 700 км, Венеры — 250, Марса — 110, Титана — 400 км. Однако нужно учитывать, что Земля по размеру превосходит все другие планеты этой группы. Следует отметить, что плотность литосферы также снижается посредством накопления в осадках органогенных и биологических соединений и отложений,

увеличивающих объемное пространство верхней части литосферы. Динамика разделов фаз геосфер и освоение этих пространств биотой при выработке метаболических механизмов, позволяющих осваивать данные среды, а также несбалансированность биоты с новой средой при выработке ароморфозов способствуют изменениям количества продукционных и деструкционных процессов в биоте.

7.2. Продукция и деструкция биоты как превышение лимитов емкости среды

С позиций концепции емкости среды, залежи нефти, газа, угля и других продуктов жизнедеятельности организмов — результат превышения емкости среды локальных исторических экосистем. В данном случае происходила разбалансировка биоценоза с биотопом и органические вещества, включенные ранее в биогеохимический цикл, становились изолированными. Согласно концепции пространственно-биотопической емкости среды, биота стремится к поддержанию максимального количества живого вещества по отношению к органическому веществу, которое эта биота может включать в свой цикл. Высокие концентрации органических веществ свидетельствуют о том, что биогеохимические циклы были незамкнуты и/или легко нарушались при изменении геохимической и геологической обстановки среды. То есть данные образования свидетельствуют о неполной переработке биогенного вещества редуцентами для дальнейшего их вхождения в биогеохимический цикл. Как описано выше, нарушаются геохимические потоки или биота не может в них встраиваться. Этому подвержены достаточно молодые экосистемы и биомы, не встроенные или не полностью встроенные в конкретный ландшафт. Как правило, это экосистемы с высокоорганизованными многоклеточными организмами, достаточно поздно в биотической истории ставшие доминатами экосистем. Это — древесные растения (уголь), мхи (торф), осваивающие локальные пресноводные биотопы, коралловые рифы (нефть) и некоторые сообщества многоклеточных гидробионтов и микроорганизмов с *r*-стратегией в пресноводных экосистемах (сапропель). Последние приспособились к водоемам с высокими по частоте колебаниями уровня воды. К этой группе также относятся

мелкие формы фитопланктона, которые ввиду высокой продукции быстро накапливались в донных отложениях. То есть это виды, не сбалансированные со средой обитания и не уравновешенные анаболическими и катаболическими реакциями в трофической структуре. Дальнейшая коэволюция грибов с древесными растениями обеспечила данным экосистемам большую сбалансированность. Вторичный приход растений в воду в виде макрофитов послужил увеличению интенсивности накопления органических осадков на дне и, соответственно, меньшей продукционно-деструкционной выверенности водных экосистем, что обусловило рост залежей сапропеля. Биогенные минералы больше свидетельствуют о специфике метаболизма. Известняки, как известно, в океане накапливаются до глубины 2 км. На глубине биогенное минералообразование менее интенсивно. Поэтому гидробионты, оседающие в наибольших глубинах, кристаллизуются почти без разложения (фораминиферы, радиолярии и т. д.). Однако дальнейшая их минерализация способствует использованию этих биотических компонентов в минералах микроорганизмами подземной биосферы, представленных преимущественно археями и бактериями (Gold, 1979; Pearson, 2008; Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere, 2008). Неразложившиеся остатки в виде отпечатков ископаемых форм живых организмов в общем случае представляют частные локальные исключения, выбрасываемые из общего биогеохимического цикла. Они не являются в отличие от так называемых залежей биогенных месторождений системными геохимическими «ловушками». Как правило, они представлены выносом организмов в несвойственную им среду, где нарушается ранее сформированный баланс анаболизма — катаболизма. Например, попадание наземных живых организмов в водную среду или оседание планктонных форм в бентос и т. д. Большие толщи строматолитов, которые накапливались в течение очень продолжительного времени, свидетельствуют о том, что система была не выверена в отношении редукции. Катаболические процессы были или изолированы средой, или недостаточно адаптированы к данным экосистемам биопленок и матов. Сегодня ввиду активной антропогенной деятельности складывается схожая ситуация с проблемой переработки сложных синтетических и композиционных материалов. Баланс гниение — брожение также был сдвинут в одну сторону и постоянно имел доминирование в одну

или другую сторону, чаще, чем это происходит в наши дни. В восстановительной среде, вероятно, превалировало брожение, и, как следствие, распад белков отставал в количественном отношении. Отсутствовали или не были выработаны биотой соответствующие ферменты, либо они чрезмерно блокировались кислой средой. Исчезновение строматолитов 1—0,5 млрд лет назад с заменой на более сложноорганизованные биоценозы обусловлено возникновением более сложных анаболических и, как следствие, катаболических молекулярных механизмов, способствующих формированию многоклеточных тканевых структур, биоминерализации, усложнению трофической структуры сообществ и т. д. Это могло служить причиной более быстрого распада биопленок строматолитов и включению этой органики в продукцию других биоценозов. Дисбаланс в сторону продукции над редукцией также фиксировался в карбонатной, фосфатной, кремниевой биоминерализации.

Продукционная экология, разработанная Г. Г. Винбергом, Р. Л. Линдеманом, В. С. Ивлевым, оказалась одной из центральных в экологии XX века благодаря точным прогнозам и четким количественным показателям в локальных экосистемах. Однако теоретически продукционная экология не до конца разработана и не дает других прогнозов касаемо количественных и структурных резервов увеличения биомассы на Земле. Этому было несколько причин. Во-первых, изначально данная экология была выстроена исключительно на водных организмах. Во-вторых, продукционная экология не охватывала историческую летопись продукции и деструкции биоценозов. В-третьих, концепция не включала сложные механизмы метаболизма (грибы, бактериальный хемосинтез), не имеющие значительного влияния на биосферу в целом в наше время, но, возможно, более значимые в предыдущие эпохи. В-четвертых, продукционная экология охватывала только метаболические характеристики биоты, без характеристик пространственной организации как самой биоты, так и среды обитания, то есть биотопа.

Вертикальная и горизонтальная динамика освоения биотой среды обитания отражает характеристику этой среды, в том числе динамику биотопов. Вместе с тем просматриваются пространственные характеристики среды, которые и обеспечивают распространение биоты по трем векторам. Таким образом, в рамках концепции пространственно-биотопической емкости среды мы должны рассмот-

реть специфику освоения биотой разделов фаз в горизонтальном и вертикальном направлениях. Чтобы рассмотреть трехмерную динамику биоты и связать ее с четвертой шкалой времени в контексте параметров среды, необходимо также иметь достаточно данных о трехмерной организации как самой биоты, так и биотопов.

7.3. Горизонтальная динамика и миграция биоты

Горизонтальная миграция вдоль разделов фаз трех геосфер осуществлялась, по всей видимости, более интенсивно в сравнении с миграцией в вертикальном направлении, что обусловлено физико-химической спецификой фазовых разделов на поверхности Земли (см. гл. 2). Рассмотрим специфику освоения разделов фаз ведущих геосфер на примере эволюции отдельных таксонов. Наиболее показательным в историческом аспекте становится Мировой океан, отличающийся и самой продолжительной историей эволюции биоты, и наличием двух наиболее четко выраженных разделов фаз: «твердый субстрат — вода» и «вода — газ». Рыбы — таксон не только древнейших низших позвоночных, но и самый многочисленный по видовому разнообразию среди всех позвоночных животных по настоящее время. К тому же данный таксон традиционно считается наиболее приспособленным к «парению» в толще воды без четкой физиологической привязки к разделу фаз. Однако академик Н. В. Парин (1988) признает, что рыбы вопреки его ранним представлениям расселялись не вдоль поверхности Мирового океана, а вдоль пелагического дна вглубь океана. То же касается современной экологии биологических инвазий. По материалам инвазионной ихтиологии (Алимов, Богуцкая, 2004), более активно расселяются придонные и литоральные формы рыб (Корляков, 2011). Второй группой гидробионтов, освоивших биотопы практически всех толщ Мирового океана и широко распространенных на сегодня в пресных и соленых водах, можно назвать ракообразных. Так, из 73—74 тыс. видов 35 тыс. видов представлены высшими раками, освоившими преимущественно дно Мирового океана и пресных вод. Исключение составляют креветки, встроенные трофически в высокопродуктивный раздел фаз «вода — воздух» и разрывающие более

выверенные «микробиальные петли». Жаброногих, максиллопод и ракушковых рачков можно считать таксономическими группами, высокоспециализированными для освоения сложных субстратов, среди них также значительное количество можно отнести к инфауне. Исключение опять составляет относительно небогатая в таксономическим аспекте группа *Copepoda*, также как и креветки освоившая экологическую нишу планктонных гетеротрофов. Освоение моллюсками дна Мирового океана и пресных экосистем также происходило многократно (Жадин, 1933, 1952; Старобогатов, 1970). Данный таксон ввиду большого многообразия (200 тыс. видов) особенно показателен в качестве колонизатора твердых субстратов. Инвазионная экология, обусловленная антропогенным фактором, также демонстрирует на примере моллюсков *r*-стратегов интенсивность освоения новых биотопов двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, приспособленными к освоению твердых поверхностей (Алимов, Богуцкая, 2004). Разнообразие форм и таксонов морских организмов, в том числе вымерших, демонстрирует выработку различных путей и стратегий биоты в реализации форм освоения раздела фаз «твердый субстрат — жидкость» и в меньшей степени раздела «газ — жидкость». Сюда можно отнести фораминифер, радиолярий, хаплоспорилий, ризарий, пластинчатых, губок и крупнейшую группу *Eumetazoa.*

Теперь рассмотрим освоение границ разделов фаз «вода — воздух» и «твердый субстрат — вода» на примере биоценозов. Наибольшее количество ярусов и наибольшее количество видов наблюдается в прибрежных ценозах. Это касается плейстофитовых прибрежных ценозов на границах «вода — воздух» и наиболее продуктивных прибрежных коралловых рифов, зарослей макрофитов и водорослей на границах «вода — твердый субстрат». Перечисленные группы ценозов функционально связаны со всеми тремя фазовыми разделами на границах атмосферы, гидросферы и литосферы. Далее вглубь гидросферы по границам двух фазовых разделов численность, биомасса и разнообразие жизни снижаются на порядки. Сюда же можно отнести наземные экосистемы эстуариев, верховых болот, влажных тропических и экваториальных лесов. Важно отметить, что растения при выходе на сушу уже были представлены организованными биоценозами. Так, имеется ряд палеонтологических данных, подтверждающих, что первые леса были

представлены тремя ярусами, состоящими из плаунов и папоротников, максимальная высота которых составляла 6 м (Surprisingly complex community, 2012; Meyer-Berthaud, Decombeix, 2012). То же касается первичного заселения суши мхами, которые были представлены несколькими видами и включали симбионтные водоросли (Комаров, 1961; Грин, Стаут, Тейлор, 1993).

Таким образом, из анализа структуры и динамики наиболее продуктивных экосистем, функционирующих на границах фазовых разделов, можно сделать два важных вывода. Первый — разделы всех трех фаз поставляют максимум энергии и материала для развития живых организмов. Этими тремя фазовыми разделами, по сути, и представлены наиболее продуктивные наземные конгломераты — почвы. Второй — расселение и миграция биоты происходили вдоль границ фазовых разделов при выработке ароморфозов на границах всех трех сред. Границы разделов фаз «вода — воздух», «вода — твердый субстрат» и «воздух — твердый субстрат» при динамике колебаний различных соотношений, представленных каждым из трех разделов, обеспечивали набор различных условий среды для выработки тех или иных ароморфозов. А эти ароморфозы в дальнейшем и обеспечивали освоение и миграцию биоты вдоль разделов фаз преимущественно в горизонтальном направлении. Ко времени стабилизации концентрации кислорода в атмосфере при первом его повышении полностью сформировалась горизонтальная континуальность биоты гидросферы, по крайней мере метаболическая. Ко времени второго повышения концентрации кислорода с силурийского до каменноугольного периода сформировалась горизонтальная континуальность биоты суши.

7.4. Вертикальная динамика и миграция биоты

Вертикальное расширение биосферы в историческом контексте вполне очевидно. Трехмерная организация биоты в пространстве многократно обсуждалась рядом ученых (Численко, 1981; Шмидт-Нельсон, 1987; Мусатов, 1994; Заварзин, 2003; Протасов, 2008). Данная пространственная организация неразрывно связана с проблемой дискретности и континуальности биоты. Несмотря

на повышение уровня организации, жизнь незначительно отдалялась от границ разделов «твердый субстрат — жидкость» и «твердый субстрат — газ». Как отмечено выше, силы гравитации накладывали ряд ограничений на интенсивность вертикального освоения трех геосфер жизнью. Каждая из геосфер в силу своих физических отличий определяла характер ее освоения биотой. Тем не менее в высоко дискретных формах и условиях биота достаточно широко в вертикальном векторе освоила каждую из геосфер. Начиная с приземных слоев атмосферы численность микроорганизмов в воздухе снижается. Активное существование микроорганизмов в атмосфере ограничено озоновым слоем до высот 15—20 км. Однако максимальные высоты, на которых были обнаружены микроорганизмы, составляют 77 км и расположены в мезосфере. В литосфере микроорганизмы распространены до глубин 3,5—7,5 км на поверхности материков и 1,5—2 км в глубины донных отложений, то есть под поверхностью дна Мирового океана (Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere…, 2008; Huber, 2015). Причем археи родов *Pyrococcus* и *Thermococcus*, обнаруженные на данных глубинах, способны расти при экстремальных температурах (100—120 ºС). Донные отложения, расположенные вдоль экватора и характеризующиеся высотой 2 км, также, по всей видимости, заполнены микроорганизмами. Учитывая, что толщи донных отложений Мирового океана могут составлять десятки километров (в местах основания материкового склона), микробная жизнь может быть распространена в толщу отложений океана значительно глубже (Лисицын, 1974; Huber, 2015). Тектоника литосферных плит позволяет биоте также внедряться вглубь литосферы. В связи с этим встает ряд вопросов о возможности проникновения биоты в расколы между материковыми склонами на стыке двух типов земной коры с глубинами донных отложений 10—20 км. Однако в связи с экстремальными для жизни температурами проникновение в расколы биогенных веществ возможно только в виде органического вещества. Следует отметить, что численность данных микроорганизмов даже на таких глубинах, как 1 км и более, характеризуется значительными величинами — 1,5 млн кл./см^3, зачастую превышающими показатели численности микроорганизмов не только в атмосфере (сотни и тысячи клеток на 1 м^3), но и в средней толще гидросферы (десятки и сотни тысяч клеток на 1 см^3). Гидросферу можно считать полностью пронизан-

ной биотой с большей или меньшей плотностью в зависимости от приуроченности к границам раздела фаз. Появление спор у микроорганизмов, водорослей и грибов при одновременном разреживании и уменьшении плотности атмосферы способствовало вертикальной миграции биоты по высоте. Вышеописанная термофильная специализация архей и бактерий в процессе эволюции позволяла осваивать толщу донных отложений и литосферы в целом. Вертикальная динамика развития биоты просматривается с развития микроструктур микроорганизмов. Строматолиты, характеризующиеся слоистой структурой, имеют толщину от нескольких миллиметров до сотен метров. Первые из этих колоний характеризовались двухмерной структурой, так называемые дендролиты. Позже возникла трехмерная организация колоний — так называемые тромболиты. Формирование биопленок и впоследствии еще более сложных альгобактериальных матов демонстрирует достаточно сложные пути трехмерной пространственной организации биоты. Если строматолиты отличались высотой в доли миллиметра, как и современные биопленки, то возникновение многоклеточных нитчатых водорослей позволило биоте поддерживать функциональную толщу уже в несколько миллиметров высотой, а впоследствии и несколько сантиметров. Следует отметить, что многометровые толщи строматолитов формировались на протяжении многих лет. А функциональной, то есть живой, в определенный отрезок времени была только верхняя пленка строматолита толщиной в доли миллиметра. Происходила резкая замена в ордовике строматолитов более толстыми по высоте биоценозами, подобно замене многоклеточными рифами одноклеточных на рубеже палеозойского и мезозойского периодов. Возникновение многоклеточных организмов в целом способствовало более интенсивному вертикальному освоению среды. Особенно водных и атмосферных толщ. По всей видимости, красные и зеленые прикрепленные водоросли более интенсивно осваивали среду по сравнению со строматолитами. Наиболее молодые бурые водоросли, известные с мелового периода, освоили среду в вертикальном векторе значительно больше всех своих предшественников. Высота современных форм, создающих водорослевые леса, может достигать 45—50 м. Следует отметить, что наземные растения, достигшие наибольшей биомассы и разнообразия, в два с лишним раза превышают высоту водных растений. Высота современных эвкалиптов и секвой может достигать

110—120 м. При этом, как отмечено выше, высота первых древесных наземных растений, осваивавших сушу, составляла всего 6 м. Вертикальная миграция и развитие просматриваются в онтогенезе позвоночных животных, отличающихся наиболее крупными размерами. Вертикальный разворот головой кверху среди рыб отмечен у наиболее молодых представителей отряда иглообразных, известных с миоцена, яркими представителями которых являются морской конек (*Hippocampus*) и морская игла (*Syngnathus*). Среди наземных позвоночных вертикальный морфогенез хорошо изучен и представлен особенно ярко у приматов. Одна из теорий объясняет высокоярусное оптическое освоение среды прямоходячих приматов. Функциональная физиология специализации передних конечностей для более тонкой работы имеет место при более широком освоении сложных трехмерных субстратов среды. Сенсорная гипотеза наиболее высокоорганизованного примата (*Homo sapiens*) также рассматривалась некоторыми теоретиками (Герасимов, Костюченко, Соловьева, Оловников, 2014). Последняя теория развития позвоночных на основании трех и четырех осей симметрии как результат освоения среды подробно изложена В. А. Геодакяном (1993). Следует отметить, что гормонально-гравитационная теория А. М. Оловникова (см.: Шишковидная железа…, 2014) также органично встраивается в теорию трехмерной функциональной организации позвоночных В. А. Геодакяна.

Таким образом, биота осваивала трехмерное пространство в ходе движения, по четвертой временной шкале, используя увеличивающееся разнообразие дискретных живых форм и соответствующих им функций. Учитывая все известные на сегодня функциональные возможности биоты, основная причина ограничения распространения жизни вглубь литосферы — термическая, так же как и по высотам атмосферы и гидросферы. Тем не менее у биоты наблюдается увеличение трехмерного освоения всех геосфер с меньшей или большей плотностью.

7.5. Биовыветривание и биоминерализация

Если обратиться к биогеохимической экологии, то можно констатировать следующие факты. Так, наиболее часто приводятся

данные, что биомасса Земли пропускает через себя всю воду гидросферы за 2 млн лет, весь кислород атмосферы — за 2 тыс. лет, углекислый газ — за 300 лет (Вернадский, 1937, 1978; Одум, 1986; Степановских, 2001). Учитывая интенсивность азотфиксации, нитрификации, денитрификации, аммонификации микроорганизмов, можно предположить, что показатели оборота азота атмосферы биотой в порядковых величинах могут быть сравнимы с таковыми по отношению к кислороду. В целом считается, что за время геологической истории биота многократно переработала все главные газы атмосферы, всю воду планеты и значительную часть горных пород. Так как биота минеральную компоненту или литосферу переработала в значительно меньшей степени в сравнении с газовой и водной средой и при этом с данной минеральной геосферой биота имеет не меньшее количество функциональных физиологических связей, следует более подробно рассмотреть пространственное и количественное взаимодействие биоты с минеральной компонентой. Отметим, что литосфера не только поставляла необходимые элементы для построения живой материи, но и являлась фундаментом, на котором жизнь развивалась, то есть биота в ходе развития взаимодействовала с литосферой не в меньшей степени, чем с гидросферой. Кроме того, минеральная среда в кристаллическом виде из горных пород дает наибольшую информацию как об истории атмосферы и гидросферы, так и о самой литосфере, а также о взаимодействиях биоты с литосферой. Два основных взаимодействия биоты с литосферой — биовыветривание и биоминерализация. Метаболические связи биоты с литосферой, такие как хемосинтез, достаточно подробно рассмотрены многими исследователями. Однако изменение структурных, качественно меняющих пространство характеристик литосферы определяет именно биовыветривание, так как в ходе этого процесса меняется гранулометрический состав пород и минералов.

Разрушение горных пород и минералов живыми организмами на суше называется биовыветриванием, в воде — аквализом. Основными физико-химическими показателями, колебания которых способствуют биовыветриванию, являются pH, Eh, температура, ферментативная активность, механическое разрушение. Выветривание обязательно протекает в присутствии воды. Основные организмы биохимического выветривания: бактерии, цианобактерии, грибы.

Основные элементы биовыветривания, известные на сегодняшний день: O, H, N, P, S, K, Ca, Mg, Na, B, Sr, Fe, Al, Si, Mn. Этот список постоянно пополняется и включает макроэлементы, микроэлементы и иногда даже ультрамикроэлементы. Как отмечено рядом исследователей, основная фракция в механизме биовыветривания, доступная для многих функций микроорганизмов, — коллоиды (Чухров, 1955; Duff, Henderson, 1963; Цурюпа, 1973; Konhauser, Schiffman, Fisher, 2002). Фракции глин, илов, песка и гравия являются вторичными частицами разрушения минералов и горных пород. Коллоидные частицы более эффективно взаимодействуют с клеточной стенкой бактерий и полисахаридным матриксом (Schultze-Lam, Harauz, Beveridge, 1992; Курдиш, Бега, 2006). Тот или иной вид минерала способствует выработке определенной специфической ферментативной или метаболической реакции микроорганизма. Так, обнаружено, что одни и те же штаммы бактерий в экспериментах на граните проявляли амилазную и лецитиназную активность, а на мраморе — лецитиназную и желатиназную (Сообщества гидробионтов..., 2008). Литотрофная специализация биоты является, пожалуй, ведущим фактором биовыветривания (Заварзин, 1972). При этом коллоиды и глины, попадающие в растворы, опять вступают в цикл вторичной минерализации как под действием живых организмов, так и без них (Взаимодействие глинистых минералов…, 2009). Процесс биовыветривания начинается с дефектов кристаллической решетки, таким образом увеличивая пористость минерала или горной породы (О значении структурного упорядочения каолинита…, 1985; Яхонтова, Зверева, 2000; Корляков, Бондарь, Морозов, 2016). Скорость биовыветривания в разы выше скорости обычного физико-химического выветривания, протекает при гораздо меньших температурах и давлении (Кораго, 1992; Каравайко, 2004). То же самое касается биоминерализации, или создания минералов живыми организмами (Кораго, 1992; Юшкин, 2003). Так, бактериальное растворение кварца протекает в шесть раз быстрее химического, а разрушение полевых шпатов на порядок быстрее протекает в присутствии бактериальных клеток (Каравайко, 2004). При низких температурах на больших высотах скальные выходы горных пород выветриваются с меньшей скоростью (2—3 $\cdot$ 10^{-4} мм/год). Соответственно, в теплых и влажных местах выветривание интенсивнее ((2—3 $\cdot$ 10^{-2} мм/год). По некоторым данным, в гумидных

условиях по сравнению с аридными скорость разложения кислых кристаллических пород возрастает в 8 раз (Кашик, Мазилов, 1987). Следует отметить, что выветривание горных пород на суше отличается более высокими показателями по сравнению с водой по причине большей амплитуды колебаний физико-химических факторов среды. Выветривание в целом необратимый неравновесный процесс, однако в приповерхностных геологических системах отмечено так называемое частичное равновесие (Кашик, Мазилов, 1987), что косвенно может свидетельствовать о метаболической роли живых организмов. При этом биовыветривание исключительно неравновесный процесс, постоянно действующий по нескольким направлениям.

Механическое биовыветривание литосферы осуществляется почти всеми формами биоты — от бактерий, архей, инфауны (кишечнополостные, черви, моллюски) до роющих млекопитающих и, наконец, человека. Однако только микроорганизмы реализуют химическое выветривание. Биовыветривание микроорганизмами в этой фазе принадлежит ферментам гидролазам и другим биогенным метаболитам, изменяющим pH. В микробиологическом выветривании повышается количество глинистых и коллоидных частиц. Учитывая в разы и порядки более интенсивное выветривание или разрушение горных пород и минералов микроорганизмами по сравнению с абиотическим выветриванием и геологическое время их активной деятельности, можно констатировать, что количество выветренного минерального материала, обусловленное биотической деятельностью, может достигать колоссальных величин. В этом случае биотический баланс может быть компенсирован биоминерализацией. Однако, учитывая закономерность увеличения емкости среды с уменьшением фракций минералов до коллоидных и глинистых и огромные массы залежей наиболее продуктивных осадков Мирового океана и материков (в первую очередь почв), можно предположить, что баланс сдвинут в сторону биовыветривания. Ведь в пресноводных системах, лишенных необходимых катионов, в биотических залежах угля и торфа минералообразование весьма ограничено. То есть посредством биоты идет увеличение дискретности всех минеральных твердых фаз литосферы. Механическое биовыветривание, то есть деформация пород путем изменения давления на породы, различные формы соударения и трения, обеспечивается

благодаря инфауне — роющим беспозвоночным. С появлением высших позвоночных интенсивность механического выветривания возросла на порядки.

При перекристаллизации и замещении органического вещества минеральным, когда остаются отпечатки микрофлоры и микрофауны на карбонатных осадках, происходит изменение пространственной структуры самих осадков. Поры небиотического происхождения имеют изометрическую форму с диаметром до нескольких микрометров и образуются в результате выветривания (Осипов, Соколов, Румянцева, 1989). Поры биогенного происхождения имеют, как правило, округлую форму и размеры от долей до десятков микрометров. В ходе бактериального преобразования каолина образуются неупорядоченный каолинит, различные по конфигурации пириты, иллит, окислы, гидроокислы железа (Турова, 1997; Bacterial destruction of mica…, 2003). Биологическое растворение оксида кремния отличается от абиотического: среди продуктов биотической реакции преобладают полимерная и связанная формы монокремниевой кислоты (Каравайко, 2004). Таким образом, биота даже в случае выпадения из биогеохимического круговорота в результате биоминерализации и биовыветривания создает более широкий разброс пористого пространства осадочных пород и более неупорядоченную химическую и физико-химическую структуру соединений. То есть при биологическом воздействии создаются более разнообразные размеры пор, химический состав минералов, полимерные цепи и агрегаты. Ускорение выветривания также способствует снижению упорядоченности, пространственно-временным разрывам геохимических потоков литосферы (Каравайко, 1984, Яхонтова, Зверева, 2000).

В отношении гранулометрического состава почв и обилия биоты наблюдается следующая картина. Чем больше живых организмов в почве, тем больше в ней доля наиболее мелкодисперсных фракций. В наименее обогащенных биотой тундровых и пустынных почвах, соответственно, наблюдается относительно большее количество крупных, песчаных фракций по сравнению с глинистыми и илистыми (см. табл. 23). Так, в тундровых почвах доля фракций менее 1 мкм может составлять 10 % и менее по массе, в пустынных, практически безжизненных, еще меньше — 5 %. Полярные почвы сформированы преимущественно щебнем и гравием, а илистой фракции

еще меньше, тогда как в почвах с травянистыми, кустарниковыми и древесными растениями доля фракций ила значительно возрастает и колеблется в пределах 20—68 %. Отвалы на скалах при биовыветривании характеризуются тем, что на самых мелких фракциях отмечено первое появление растений. На сплошной, монолитной горной породе высшие растения не поселяются, так как нет места или емкость среды не достигает необходимых величин. В наших экспериментах с набором различных фракций нитчатые водоросли развивались во фракциях 0,5—3 мм и толщине отложений 2—3 мм, мхи — во фракциях 0,5—3 мм и толщине слоя фракций 1—2 мм, а травы — при гранулометрическом составе 0,3—6 мм и толщине слоя фракций от 3 до 10 мм. При гранулометрическом составе основных фракций размером более 5 мм и доле мелкодисперсных глинистых и песчаных фракций (0,1 мм) менее 5 % по массе на выветренных породах высшие растения почти не появляются. Выветренные породы и промышленные отвалы заселяются в первую очередь зелеными и сине-зелеными азотфиксаторами, зелеными нитчатками и диатомеями (Штина, 1970; The earliest stages of ecosystem succession..., 2008; Garcia-Pichel, Wojciechowski, 2009). Большинство из этих водорослей эффективно связывают субстрат благодаря слизистому матриксу, в котором также активно поселяются бактерии. То есть идет непрерывная дифференцировка и связывание минерального субстрата. И в этом отношении водоросли выполняют функцию связывания минерального субстрата, а бактерии — дифференцировки. Относительно малое по сравнению с Землей количество выветренных горных пород в виде пыли, песка и гравия на поверхности других планет, наличие на поверхностях этих планет множества кратеров свидетельствует о чрезвычайной роли биовыветривания в увеличении дискретности литосферы на Земле. Пылевые бури на других планетах могут длиться несколько недель, месяцев и охватывать всю поверхность планеты, как, например, на Марсе. На Земле ввиду высокой степени связанности минеральных частиц водой и биотой пылевые и песчаные бури весьма ограничены во времени и пространстве. В периоды оледенений на Земле также наблюдается увеличение количества пылевых частиц в атмосфере, так как площадь ландшафтов с биотой, удерживающей минеральные частицы, уменьшается. То есть мелкодисперсные фракции в верхних слоях литосферы Земли в значительном объеме

фиксируются биотой. Таким образом, биота способствует как континуальности минеральной среды ввиду адсорбции минеральных частиц, так и дискретности ввиду дифференцировки отдельных минералов и органоминеральных комплексов.

Увеличение дискретности биотопов, или среды обитания, нам удалось проследить в экспериментальном культивировании микрофлоры (цианобактерии, «нитчатые» водоросли) на глинистых минералах. Там, где бентонит, глауконит и каолинит высыхают без биоты, «корочка» при их высыхании сжимается в один сплошной сцементированный кусочек, принимая форму емкости, а при культивировании с цианобактериями и нитчатыми водорослями дробится, причем в разных по размерам «корках» и в разной форме. То есть без биоты глинистые минералы при высыхании принимают гранулированную форму, а с биотой — плоскую, в виде «корочек». Раздробленные «корочки» располагаются вдоль материальной основы емкости (стекло, пластик, горная порода), при этом имеют определенную толщину, как правило, небольшую — 0,5—2 мм. «Корочки» разрываются при высыхании на сегменты со средним диаметром 3—4 мм, при этом данные сегменты растягиваются по поверхности материнской основы на площадь, в два-три раза превышающую размеры сцементированного кусочка без биоценоза (рис. 59).

Таким образом, при развитии биоты увеличивается раздел фаз «материнская порода — органоминеральный комплекс». В этом случае мы можем говорить об увеличении дискретности органоминеральных комплексов. Иными словами, увеличивается дискретность и неупорядоченность биотопов. При увеличении площади колбы с осадками увеличиваются и размеры фрагментируемых биотой «корочек». Это также определяется видами живых организмов, связывающих илы и осадки. «Корочки» с сине-зелеными и эукариотическими зелеными нитчатками, соответственно, различаются по размерам и структуре. Как видно из рис. 59, при формировании на поверхности бентонита цианобактериальной культуры «корки» дробятся в значительно большей степени — размер высохших корочек уменьшается в 2 раза. В этой фрагментации корочек наблюдается фрактальная структура. С уменьшением высоты слоя глинистых минералов диаметр сегментированных корочек также уменьшается. При высоте слоя бентонита 1 см диаметр «корочек»

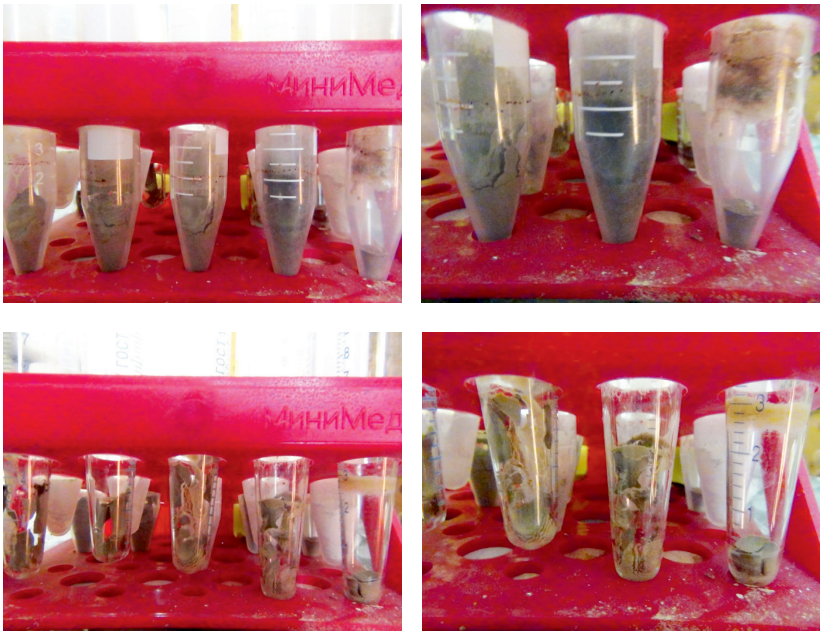


Рис. 59. Органоминеральные комплексы из глинистых минералов с водорослями и без водорослей. Вверху глауконит, внизу бентонит. Крайняя справа представлена глинистыми минералами без живых организмов

составляет 3—5 см, при высоте 8 мм — диаметр 2—3 мм, при 5 мм — диаметр 1,5—2 мм, при 2 мм — диаметр 3—5 мм, при высоте 1 мм — диаметр 2—3 мм. Если толщина глинистой пленки глауконита менее 1 мм, «корочка» перестает дробиться и образует сплошную органоминеральную пленку, формирование которой, по всей видимости, обусловлено полисахаридным матриксом. То есть глинистые частицы просто прилипают к органической или биоорганической пленке. В этих условиях снова проявляется неупорядоченность среды, которая благоприятствует при дальнейшем освоении этой среды биотой наделению последней максимальными энергетическими ресурсами, обеспечивающими начальный импульс для продукционного процесса. Та же самая дискретность наблюдается с атоллами, рифами, которые оставляют после себя сначала сложную трехмерную структуру из мертвого минерального скелета, активно заселяемую гидробионтами. А затем после ее минерализации

и заполнения обломочным материалом создаются островки, которые характеризуются определенной плотностью, лимитируемой водными геохимическими потоками, и эти островки также создают дискретный, неупорядоченный ландшафт (Соколов, Ивановский, 1987).

Отдельно проводились эксперименты по влиянию основных групп биоорганических молекул на характер формирования «корок» глинистых минералов. Изучалось влияние различных концентраций жирных кислот, углеводов, белков. Из жирных кислот использовались пропионовая, олеиновая стеариновая, капроновая кислоты. При концентрации капроновой кислоты в объеме 1 мл «корка» глинистых минералов при высыхании дробилась на сегменты диаметром 2—6 мм, при этом сверху была покрыта высохшими линейными кристаллическими структурами кислот, которые связывали сегменты корки (рис. 60). При концентрации кислоты 3 мл глинистые минералы при таком же дроблении на мелкие «корки» разделялись еще на более крупные сегменты (6—15 мм), при этом толщина «корок» увеличивалась до 1—1,5 мм. Количество и толщина вытянутых кристаллических структур жирных кислот уменьшилась. При концентрации жирных кислот в глинистых минералах 5 мл «корка» дробилась на сегменты площадью 2—4 см, толщина корок достигала 2—2,5 мм. Добавление дрожжей в глинистые минералы с жирными кислотами способствовало тем же особенностям сегментации, только глинистые минералы были более стянуты, сегменты — чуть большего размера (рис. 60). Контрольный бентонит без жирных кислот и дрожжей сегментировался на части диаметром 4—10 мм. Каолинит в присутствии жирных кислот характеризовался теми же особенностями, при этом отсутствовали линейные кристаллические структуры, и корки отличались большими по площади сегментами (рис. 61). В присутствии дрожжей «корка» также меньше дробилась, была более стянута (рис. 61). В присутствии дрожжей без жирных кислот «корка» каолинита дробилась в значительно большей степени и на меньшие по площади сегменты, чем в контроле (рис. 62). Бентонит с дрожжами также дробился на равномерные сегменты (3—5 мм) по всей толще, в контроле без дрожжей дробился неравномерно, на различные по размеру частицы (3—35 мм). В глауконите наблюдалась аналогичная картина, однако разброс размеров «корок» в культуре с дрожжами был выше



Рис. 60. Бентонит с жирными кислотами (вверху), концентрация (слева направо): 5 мл, 3 мл, 1 мл. Ниже — с жирными кислотами и дрожжами, концентрации кислот те же

(3—13 мм). Схожая ситуация, менее ярко выраженная, наблюдалась в культурах с водорослями в минералах и контроле (см. рис. 59). В присутствии дрожжей бентонит с целлюлозой фрагментировался на более мелкие корки, чем бентонит с целлюлозой без дрожжей.



а) б)

Рис. 61: а) каолинит с жирными кислотами, концентрация (слева направо): 5 мл, 3 мл, 1 мл; б) каолинит с жирными кислотами и дрожжами, концентрации кислот те же

Таким образом, организация органоминеральных комплексов, сформированных биотой, демонстрирует пути возникновения биоминерализации, обеспечивающей основные физиологические функции живых организмов, такие как построение минеральных скелетов.

В отношении изменения биотой поверхности минералов в виде нано- и микрорельефа нами были проведены следующие исследования. При культивировании использовались нитчатые водоросли *Spirogyra sp.*, цианобактериальные маты и колонии *Aphanothece stagnina*, которые выращивались на одинаковых по размеру фракциях вермикулита, стекла и бентонита с соответствующим контролем без живых организмов. Культивирование производилось с использованием люминесцентных ламп Fluora в однородных температурных условиях, после чего из чашек извлекались минералы, высушивались и прокаливались при температуре 500 ºС. Далее на приборе ASAP Micromeritics 2020 определялись характеристики удельной поверхности, удельного объема и размера пор. Удельная поверхность частиц стекла в контроле значительно превышала удельную поверхность таких же частиц стекла после культивирования водорослей и цианобактерий (табл. 27).

Аналогичная картина наблюдалась в отношении вермикулита: удельная поверхность частиц в контроле была в разы выше поверхности частиц после культивирования. Причем как на стекле, так и на вермикулите удельная поверхность частиц после культивирования водорослей и цианобактерий имела близкие значения

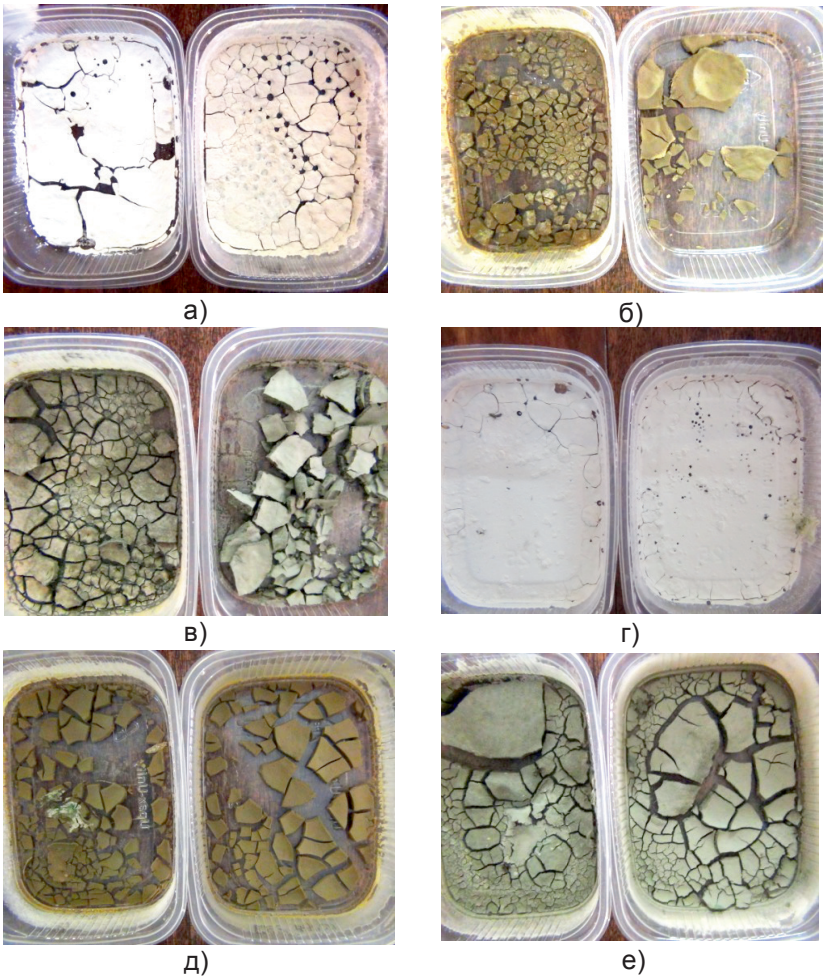


Рис. 62. Глинистые минералы с дрожжами и водорослями
а), б), в): дрожжи. Каолинит: слева — контроль,
справа — дрожжи, бентонит: слева — дрожжи,
справа — контроль; глауконит: слева — дрожжи, справа — контроль.
г), д), е) — цианобактерии. Каолинит: слева — контроль,
справа — цианобактерии; бентонит: слева — цианобактерии,
справа — контроль; глауконит: слева — цианобактерии, справа — контроль

и сильно отличалась от контроля. На стекле и вермикулите объем пор в градиенте размера с 15 и до 2 нм в пробах с водорослями и особенно с цианобактериями значительно снижается по сравнению

с контролем (рис. 63). Поры начиная с размера 20 и до 50 нм в образцах с биотой имеют более близкие значения по сравнению с контролем, несколько уступая в размере, но повторяя форму кривой на графике. На стекле в отношении микропор (менее 2 нм) наблюдалась следующая картина. В пробах после культивирования водорослей и цианобактерий объем микропор несколько увеличивался по сравнению с контролем, имея максимум в распределении на 0,5 нм (рис. 64). На уровне 1 нм наблюдался «перехлест» на графике, и объем микропор выше данного значения в контроле превышал объем пор образцов после культивирования водорослей и цианобактерий. Данная закономерность свидетельствует о специфике различных биохимических реакций, протекающих при взаимодействии биоты и минералов. В отношении увеличения доли микропор можно предположить, что биота «выдергивает» молекулы и молекулярные структуры из кристаллической решетки диоксида кремния. Известно, что в нарушенных кристаллических решетках стекол молекулярные структуры менее стабильны и при внешних воздействиях интенсивнее рассеиваются в окружающей среде. Эти молекулярные структуры также могут более эффективно использоваться биотой обрастаний, что было установлено нами ранее на нарушенных поверхностях стекол (Корляков, Нохрин, Арсентьева, 2015).

Таблица 27

Удельная поверхность и пористость частиц минералов после культивирования водорослей и цианобактерий: 1—3 — стекло, 4—6 — вермикулит

Название и характеристика образца	Удельная площадь поверхности по BET, $м^2/г$	Объем микропор по методу Дубинина — Астахова, $см^3/г$	Объем мезопор по методу BJH, $см^3/г$
1. Контроль	21,5	0,0035	0,036
2. *Spirogyra sp.*	12,6	0,0043	0,033
3. Альгобактериальный мат	10,3	0,0036	0,023
4. Контроль	81,4	–	0,068
5. *Spirogyra sp.*	17,3	–	0,019
6. Альгобактериальный мат	18,9	–	0,022

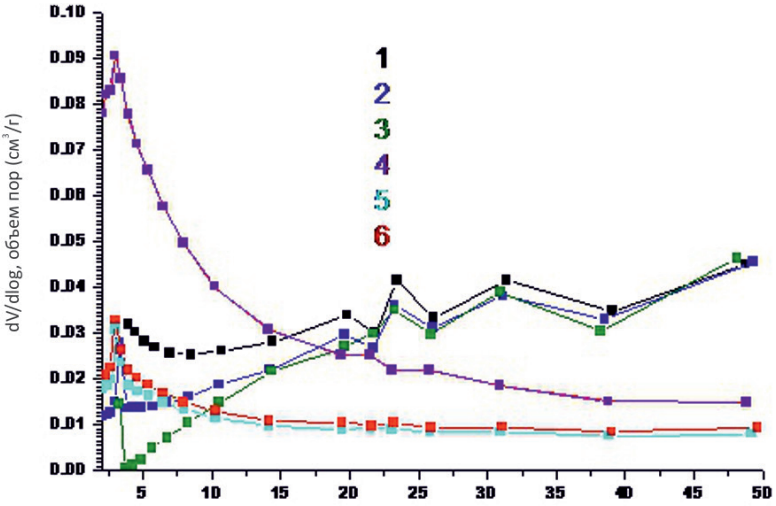


Рис. 63. Изменение объема мезопор (2—50 нм) различного размера у минералов в контроле и после культивирования водорослей: 1 — стекло, контроль, 2 — стекло, Spirogyra sp., 3 — стекло, цианобактериальный мат, 4 — вермикулит, контроль, 5 — вермикулит, Spirogyra sp., 6 — вермикулит, цианобактериальный мат

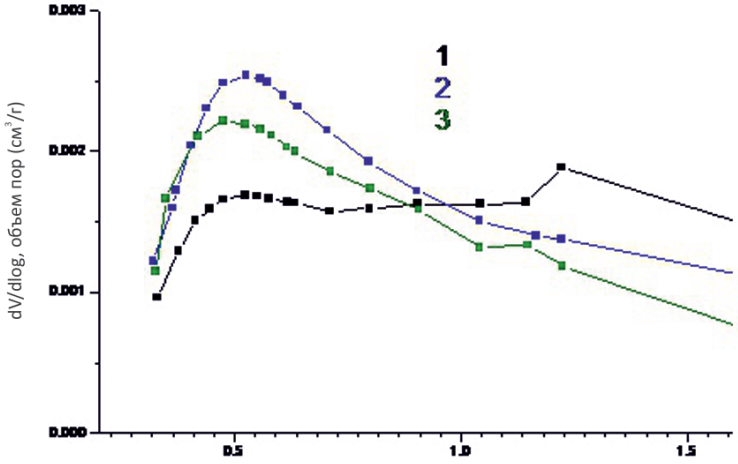


Рис. 64. Изменение объема микропор (размером менее 2 нм) на стекле в контроле и после культивирования водорослей и цианобактерий: 1 — контроль, 2 — Spirogyra sp., 3 — цианобактериальный мат

Аналогичным образом проводилось культивирование цианобактерий на глинистых минералах, в частности на бентоните. После культивирования во второй и третьей пробах бентонита объем пор был несколько выше по сравнению с контролем (табл. 28). Средний размер пор в бентоните также незначительно увеличился после культивирования цианобактерий. Незначительные изменения пористости частиц бентонита после культивирования могут быть обусловлены несколькими причинами. Во-первых, кристаллическая решетка глинистых минералов более устойчива. Во-вторых, бентонит, извлеченный из месторождений, принадлежал преимущественно морским экосистемам и включал значительную концентрацию солей. Эти минералы заселяли морские микроорганизмы, которые более приспособлены для биовыветривания данных глинистых минералов, тогда как в наших экспериментах на бентоните культивировались пресноводные водоросли и цианобактерии. Таким образом, изменение пористости минералов после культивирования на них цианобактерий и водорослей имеет достаточно сложный характер, и общие закономерности сводятся к тому, что число микропор (менее 2 нм) после поселения биоты на минералах увеличивается, а мезопор (2—50 нм) — уменьшается. Известно, что водоросли при формировании органоминеральных комплексов помимо связывания частиц трихомами выделяют в окружающую среду органические и биоорганические компоненты, что может обеспечивать разнородность биохимических реакций (Корляков, 2015).

Таблица 28

Удельная поверхность и пористость глинистых минералов (бентонит) после культивирования цианобактерий

Название и характеристика образца	Удельная площадь поверхности по BET, $м^2/г$	Объем мезопор по методу BJH, $см^3/г$	Средний диаметр пор по методу адсорбции BJH, нм
1. Контроль	37,0989	0,087961	8,6088
2. Цианобактерии	41,3378	0,107507	9,6059
3. Цианобактерии	33,1195	0,089157	9,3431

Более предметные исследования с расширенным разнообразием культур микроорганизмов, отличающихся по метабо-

лическим характеристикам, показали следующие результаты (табл. 29). Удельная поверхность различных минералов по сравнению с контролем значительно увеличивалась после культивирования в агаре и цианобактериальных матах. Причем в большинстве случаев удельная поверхность увеличивалась на порядок. То же самое наблюдалось в отношении увеличения размера микро- и макропор после культивирования микроорганизмов. Как и в предыдущих экспериментах, в значительно большей степени увеличивался объем микропор (< 2 нм). Можно предположить, что после погружения в полисахаридный матрикс минералы окисляются и разрушаются. Впоследствии из этого органоминерального геля катионы из выветренных минералов используются биотой. При разрушении минералов и увеличении пористости увеличивается общая удельная поверхность.

Таблица 29

Изменение удельной поверхности и пористости различных минералов после культивирования на них различных живых организмов

Субстрат-минерал	Культура в эксперименте	Удельная поверхность, $м^2/г$	Объем мезопор (2—50 нм), $см^3/г$	Объем микропор (< 2 нм), $см^3/г$
Стекло	Контроль	7,8	–	–
	Бактерии	3,5	–	0,00040
	Агар	33	–	0,00240
	Дрожжи	11,6	–	–
	Цианобактерии	28,9	–	–
Вермикулит	Контроль	3,7	0,0115	0,00170
	Дрожжи	3,2	0,0063	0,00039
	Бактерии	5,9	0,0116	0,00170
	Агар	26,2	0,0220	0,00290
	Цианобактерии	51,1	0,0298	0,00660
Гипс	Контроль	20,4	0,0328	0,00930
	Цианобактерии	20,5	0,0320	0,00900
	Бактерии	27,0	0,0457	0,01070
	Агар	33,6	0,0555	0,01310
	Дрожжи	21,1	0,0444	0,09400

Под биоминерализацией понимается возникновение кристаллических минералов при участии живых организмов (Кораго, 1992; Юшкин, 2003; Памирский, Голохваст, 2011). Биоминерализация происходит как внутри клеток и тканей живых организмов, так и в окружающей среде под действием метаболитов биоты. Начало карбонатной минерализации отмечается около 1 млрд лет назад. Фосфатная биоминерализация начинается около 580 млн лет назад и наибольшей продукции достигает 470 млн лет назад. Кремний-содержащая биоминерализация также возникла в начале кембрия и подобно карбонатной характеризовалась несколькими пиками развития, например в силурийском и меловом периодах. Роль биоминерализации в формировании мира минералов исследователями оценивается различными и зачастую прямо противоположными величинами. Таким образом, переработка вещества литосферы биотой реализуется в ходе биовыветривания и биоминерализации. Важнейшим для нас аспектом является тот факт, что в ходе преобразования литосферы биота значительно меняет структуру кристаллического мира, что проявляется наиболее существенно на микроуровне. Отметим основные качественные особенности биовыветривания и биоминерализации, влияющие на формирование минеральной среды.

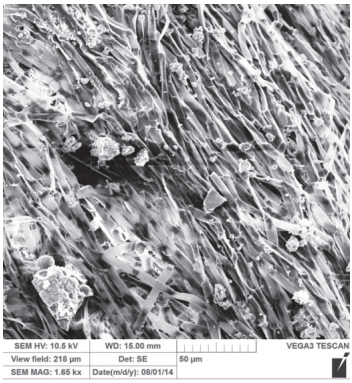
Осадконакопление в Мировом океане характеризуется следующими особенностями. Этап протосингенеза толщиной 1 см характеризуется влажностью 90—95 % и временем осадконакопления 100—1000 лет. Этап сингенеза толщиной 2—10 см характеризуется влажностью 80—90 % и временем осадконакопления 5 тыс. лет. Этап протодиагенеза характеризуется толщиной 15 см, влажностью 75—80 % и временем осадконакопления 5—10 тыс. лет. Этап раннего диагенеза толщиной 10—20 см характеризуется влажностью 70—75 % и временем осадконакопления 10—15 тыс. лет. Этап позднего диагенеза толщиной более 500 м продолжительностью осадконакопления десятки миллионов лет характеризуется постепенным увеличением плотности осадков вниз по разрезу и уменьшением влажности и пористости (Свальнов, 2001). Вышеуказанные толщи — от протосингенеза до позднего диагенеза — сформированы при участии микроорганизмов и заселены ими в большей или меньшей степени. При этом все толщи, несмотря на высокие величины давления, характеризуются высокими величинами влажности. Здесь

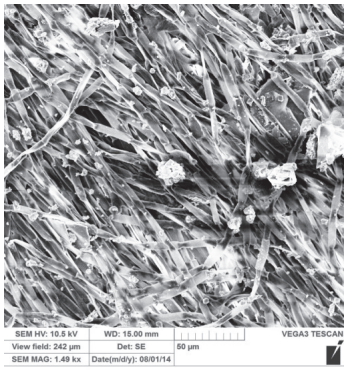
важно отметить, что археи, являющиеся доминантной биотой в толщах донных отложений Мирового океана, лишены некоторых молекулярных структур в мембранных комплексах. Это обеспечивает их клетки большой морфологической изменчивостью и позволяет им заселять сложные по морфологии рельефа пространства. Во всех толщах донных отложений доля фораминиферовых, диатомовых и радиоляриевых осадков колеблется от 10 до 95 %, что влияет на неупорядоченность структуры отложений ввиду специфики биоминерализации. При этом, с одной стороны, биота посредством биоминерализации ускоряет отложение вещества, с другой — препятствует этому благодаря биовыветриванию. Известно, что минеральные осадки пресных водоемов имеют более мелкоячеистую микроструктуру и меньшие агрегаты, чем осадки морских бассейнов (Осипов, Соколов, Румянцева, 1989). По всей видимости, этому способствуют более высокая соленость и, соответственно, более интенсивное минералообразование в морских водах. Морские донные отложения содержат и значительно меньше гуминовых кислот (20 % всей органики) в сравнении с пресными (60—85 % всей органики), согласно данным А. И. Попова (2004). В пресных водах, соответственно, интенсивнее биовыветривание. В пресных водоемах, вероятно, ил активнее раздвигается биотой, так как частицы мельче и легче (Денисова, Нахшина, Рябов, 1987; Субетто, 2009). Это также объясняет более высокую пористость илов (2—90 %) по сравнению с глинами (0—75 %). Микроструктуры (ячеистая, скелетная, матричная, турбулентная) глин могут быть обусловлены биотической деятельностью, то есть спецификой адсорбировавшихся на поверхностях глин органических частиц или действием сил биоорганических молекул и их реакций. Ширина пор всех вышеперечисленных структур глинистых агрегатов соответствует размеру клеток микроорганизмов — 1—15 мкм (Осипов, Соколов, Румянцева, 1989). При этом размеры самих частиц глины характеризуются значительно меньшими величинами — от 2—3 мкм до нескольких сотен нанометров. Установлено, что образование алюмосиликатов может происходить и на поверхности мертвых клеток (Mera, Beveridge, 1993; Kawano, Tomita, 2002). То есть можно допустить механизм формирования глинистых агрегатов посредством автолиза бактериальных клеток, что объясняет причину отсутствия отпечатков клеток. У нижеотмеченных авторов в исследованиях размер

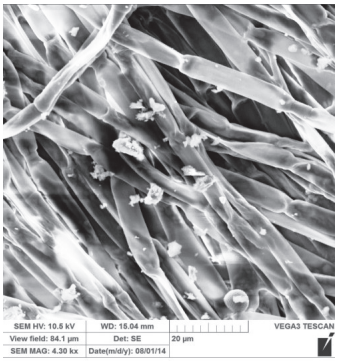
глинистых частиц на бактериальных клетках был меньше, чем во взвеси, и форма частиц примерно одинаковая (Ferris, Fyfe, Beveridge, 1987). Так, шамозит был диагностирован на цианобактериях (Sanches-Navas, Martin-Algarra, Nieto, 1998), смектит и иллит — на бактериях (Konhauser, Schiffman, Fisher, 2002).

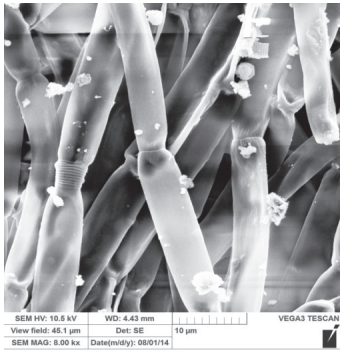
Мы также обнаружили не только схожий размерный спектр адсорбирующихся частиц на поверхности цианобактериальных пленок, но и их закономерное пространственное распределение (рис. 65). Сплошной слой частиц глинистых минералов и их агрегатов никогда не наблюдается, а расположены частицы на водорослях, как правило, в шахматном порядке, на некотором расстоянии друг от друга, то есть с определенной частотой. По всей видимости, различные участки трихома по-разному заряжены, и, соответственно, на некоторых участках адсорбируются глинистые частицы, а на некоторых — нет. На фото (рис. 65) видно, что на водорослях адсорбируются как отдельные минералы, так и агрегаты. На фото также минеральные частицы присутствуют как на отдельных трихомах, так и на альгобактериальном мате в целом. С позиций концепции биоминералогии, это явление весьма обоснованно — прежде чем живой организм должен был научиться синтезировать минералы и использовать их в своей структуре, должны быть выработаны механизмы структурного и метаболического взаимодействия с этими минералами. То есть должны быть выработаны функции по оптимальному взаимодействию с частицами минералов различного размера и химического состава.

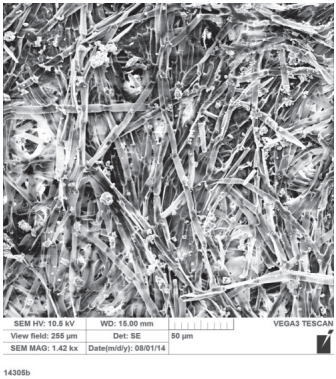
Наиболее изученные случаи синтеза или трансформации бактериями одних минералов в другие показывают следующие результаты (табл. 30). При бактериальном биовыветривании, как правило, из минералов низших сингоний синтезируются минералы средних и высших сингоний. Причем это происходит независимо от того, усложняется кристаллохимический состав минералов или упрощается. Таким образом, в ходе бактериальной минерализации идет перестройка минералов в сторону усложнения. Биота способствуют более неупорядоченной кристаллосимметричной структуре. Следует отметить, что в природе чистые элементы, наоборот, представлены преимущественно высшими и средними сингониями, кроме неметаллов и галогенов. Глинистые минералы представлены низшими сингониями. При биовыветривании вследствие преобразования











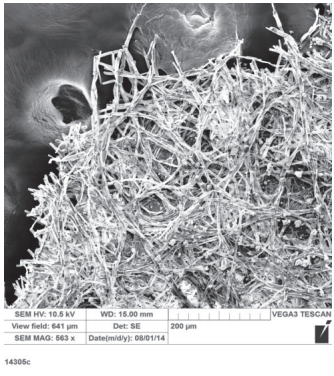


Рис. 65. Адсорбция глинистых минералов на «нитчатых» водорослях и цианобактериях

Таблица 30

Трансформация минералов в ходе бактериальной жизнедеятельности

Микроорганизм	Исходный минерал до бактериального воздействия	Сингония	Минерал, образованный после бактериального воздействия	Сингония	Источник
Bacillus cereus	Каолинит	Трикл.	Иллит Гиббсит Пирит	Монокл. Куб. Монокл.	О значении структурного упорядочения каолинита..., 1985; Турова, 1997; Bacterial destruction of mica..., 2003; The release of iron-bearing minerals..., 2003
Thiobacillus thiooxidans	Самородная сера	Ромб.	Алунит Эпсомит Гипс	Тригон. Ромб. Монокл.	Роль микроорганизмов..., 1984; О значении структурного упорядочения каолинита..., 1985
Аэробные бактерии	Железо	Куб.	Пирит Магнетит	Куб. Куб.	Baas-Becking, Moore, 1961
	Малахит Хризоколла	Монокл. Ромб.	Ковеллин	Гексагон.	
	Оксид меди	Монокл.	Дигенит	Тригон.	
	Сульфид серебра	Монокл.	Серебро	Куб.	
	Халькозин	Монокл.	Медь	Куб.	
	Смитсонит	Тригон.	Сфалерит	Куб.	

Окончание табл. 30

Микроорганизм	Исходный минерал до бактериального воздействия	Сингония	Минерал, образованный после бактериального воздействия	Сингония	Источник
Aspergillus niger	Биотит Микроклин	Монокл. Трикл.	Калий Магний Натрий Железо	Куб. Гексагон. Куб. Куб.	Eno, Rauszer, 1955
Цианобактерии	Монтмориллонит	Монокл.	Алюминий Кремний	Куб. Куб.	Konhauser, Schiffman, Fisher, 2002
Аэробные бактерии	Иллит Галлуазит	Монокл.	Алюминий Кремний	Куб. Куб.	
	Кварц	Тригон.	Кремний	Куб.	Bacterial destruction of mica…, 2003; The release of iron-bearing minerals…, 2003
	Кальцит Апатит	Тригон Гексагон.	Кальций Кальций Фосфор	Куб. Куб. Куб.	
	Эрландит Уэвелит	Монокл. Монокл.	Кальций Кальций	Куб. Куб.	Чиглинцев, Сокол, Нохрин, 2010

Примечание: триклинная, моноклинная, ромбическая — низшие сингонии, тетрагональная, тригональная, гексагональная — средние сингонии, кубическая — высшая сингония.

одних минералов в другие и повышения категории сингонии идет одновременное снижение числа элементов, входящих в минералы с повышенной кристаллосимметричной структурой. Однако есть и исключения: например, в ходе преобразования оксида двухвалентной меди получается дигенит, из самородной серы — алунит, эпсомит, гипс, из железа — пирит. В этих случаях с усложнением кристаллосимметричной структуры кристаллохимическая структура или также усложняется, или не меняется. В ряде случаев при биологической перекристаллизации из низших сингоний синтезируются низшие, а из высших — высшие. Например, из каолинита при участии бактерий образуется иллит и гиббсит, из железа — пирит и магнетит. Аналогичная ситуация по синтезу единичных элементов в кристаллическом виде наблюдается в природе в виде геохимических провинций и рудных месторождений, сформированных уже прокариотными организмами и в условиях формирования ими специфичной среды, обеспечивающей минералогенез (Заварзин, 1972).

В ходе разрушения горных пород, состоящих из минералов всех сингоний, также образуются минералы низших сингоний. Например, глинистые минералы, наиболее многопрофильно взаимодействующие с микроорганизмами, представлены низшими сингониями. Исключения составляют кварц, смектит и др. В случае высвобождения микроэлементов идет одновременное повышение доли чистых элементов высших сингоний. Получаются, с одной стороны, простые по сингонии, но сложные по составу глинистые минералы, с другой — сложные по сингонии, но простые по составу металлы. Граниты и гранодиариты, состоящие из минералов низших и средних сингоний, в ходе выветривания преобразуются в каолинит, гиббсит и гетит — минералы, включающие воду и гидроксильные группы (Кораго, 1992). Долериты, состоящие из низших сингоний, состоящих из кремнезема, заменяются каолинитом, гетитом. Габбро, состоящая из минералов различных сингоний, преобразуется в монтмориллонит и кварц. Амфиболиты также преобразуются в монтмориллонит, каолинит и кварц. Таким образом, в ходе биовыветривания горных пород образуются глинистые минералы содержащие воду и кремнезем.

Важно отметить, что увеличение доли низших сингоний в биоминералах, отмеченное другими исследователями (Юшкин, 2003; Чиглинцев, Сокол, Нохрин, 2010), обусловлено наличием в них воды

и кислорода. Ураты, оксалаты, цитраты, малаты, лактаты, тартраты всегда включают молекулы воды и представлены почти всегда моноклинной, триклинной и ромбической сингониями. Так, гидрооксалат натрия характеризуется триклинной сингонией, оксалат кальция — моноклинной, гидрооксалат калия — моноклинной. Экзогенные минералы, например глинистые, активно взаимодействующие с микроорганизмами также всегда включают молекулы воды, и их сингония также представлена низшими группами. В этом отношении экзогенные и эндогенные биоминералы имеют общие черты, и механизмы их формирования биотой, по всей видимости, схожи.

В целом биовыветривание с последующей биоминерализацией характеризуется своими закономерностями. Во-первых происходит усложнение и увеличение разнообразия кристаллосимметричных структур. Как правило, минералы, сформированные посредством биоты и находящиеся внутри живых организмов, характеризуются низшими и средними сингониями, а минералы, также сформированные биотой, но накапливающиеся в окружающей среде, отличаются высшей и средней сингонией. Вторым обстоятельством биовыветривания является перераспределение элементов и формирование очагов с высокой их концентрацией. Третьим обстоятельством является включение воды в структуру минералов, сформированных при участии живых организмов.

Таким образом, при предметном изучении биовыветривания и биоминерализации отметим несколько выводов:

1. Биовыветривание характеризуется более высокими темпами по сравнению с абиотическим выветриванием и протекает при небольших колебаниях абиотических факторов среды: температуры, давления.
2. В ходе биовыветривания происходит измельчение фракций горных пород и минералов, то есть увеличение дискретности твердой минеральной фазы.
3. После разрушения минералов происходит связывание и разделение различными группами биоты минеральной кристаллической среды, одновременно увеличивается дискретность и континуальность минеральной среды, определяемые уже живыми организмами.
4. Благодаря биоте минеральная среда становится более неупорядоченной по следующим параметрам: а) увеличение

разброса размеров пор, б) трехмерная дифференцировка и размер дискретных биотопов и ландшафтов, в) состав и структура минералов в кристаллохимическом и кристаллосимметричном аспектах.

Живая материя, возникшая из неживой, продолжает свое развитие, опираясь на неживую материю, извлекая из нее все новые элементы и расширяя ее, то есть разреживая и делая более дискретной. Например, обусловленные деятельностью биоты карбонатные осадки, по которым текут подземные воды, способствуют дифференцировке литосферы при смешении с гидросферой. Одним из векторов служит смешение обоих материй, ярким примером которого служит минералообразование живыми организмами и вовлечение этих кристаллических минеральных структур в построение самих живых организмов. Таким образом, можно дополнить фразу «жизнь при выходе на сушу взяла с собой частичку океана и горсть минералов». Уменьшение клеточных оболочек в ряду грамотрицательные бактерии — грамположительные бактерии — эукариоты в ходе эволюции биоты свидетельствует об увеличении открытости живых систем по отношению к абиотической среде, а усложнение состава клеточных мембран — об усложнении обменных механизмов между абиотической и биотической материями. То же самое наблюдается в отношении увеличения разнообразия органов многоклеточных организмов, специализированных для освоения более широкого диапазона абиотических сред обитания.

7.6. Динамика органоминерального комплекса как среды обитания

Структура и динамика органоминеральных комплексов является основой для существования всех первичных продуцентов, не только микроорганизмов, но и растений, дающих наибольший вклад в продукцию современной биосферы. В этих комплексах осуществляются все основные функции, необходимые для жизни, и максимальная частота взаимодействий всех фаз вещества в пределах трех геосфер. Колебания параметров среды обитания живых организмов обеспечивает встраивание биоты в эти процессы. Жизнедеятельность биоты, как рассмотрено нами выше, также способствует ко-

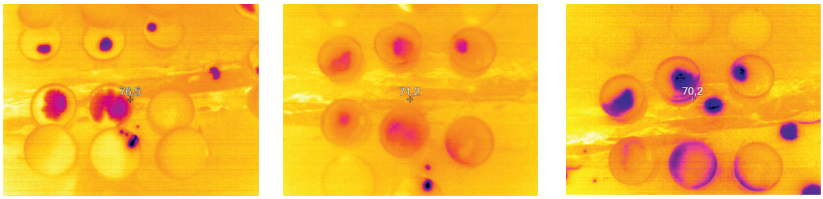
лебанию параметров среды обитания. В последнем случае можно проследить за динамикой среды обитания, изменяющейся вследствие жизнедеятельности организмов. Это, во-первых, поможет раскрыть первичные механизмы и некоторые фундаментальные аспекты взаимодействия живых организмов со средой обитания, во-вторых, представляется более удобным, так как на микроуровне колебания органоминеральных комплексов, являющихся средой обитания микроорганизмов, происходит активнее. Установлено, что в результате дробления гранита и входивших в него слюд в процессе выщелачивания происходило дробление породы и увеличивалась суммарная поверхность гранул гранита, при этом объем самой тонкодисперсной фракции оставался постоянным (Styriakova, 2003). Такие органические компоненты биотического происхождения, как полимерная монокремниевая кислота и гидрокарбонаты, могут способствовать связыванию органоминерального комплекса. Наши исследования показали, что биота при активном функционировании увеличивает объем слоя глинистых минералов. В ряде случаев биота может уменьшать объем глинистых минералов и более крупных частиц. Пористость почв, сложенных преимущественно органическими компонентами, а точнее, продуктами жизнедеятельности биоты, отличается гораздо более высокими величинами. Так, торфяные почвы характеризуются пористостью до 90 %, а минеральные почвы — до 30 %. Так же как и в донных отложениях, плотность почв с увеличением глубины увеличивается, соответственно, уменьшается удельный объем нижележащих горизонтов.

Важнейшим в работе являлся эксперимент по выявлению возможностей и особенностей увеличения биотой пространства минеральных толщ. В пробирки засыпался определенный объем различных по фракциям минералов, горных пород и природных органоминеральных комплексов, после чего в данные среды заселялись различные формы биоты: бактерии, водоросли, грибы, членистоногие и моллюски. В экспериментах фиксировалось увеличение толщи минералов и горных пород в присутствии различных форм биоты и в стерильных условиях. При этом заселялись монокультуры, поликультуры, сформированные биоценозы, различное количество живых организмов с соответствующими кормовыми ресурсами. Дрожжи увеличивали высоту бентонита, каолинита и глауконита незначительно. Культура дрожжей увеличивала

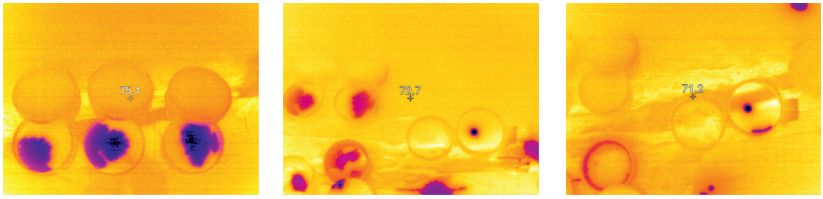
толщу гранита начиная с фракций размером 0,5 мм и менее. Высота толщи увеличивалась на 40—45 %, удельный объем минеральной толщи при этом составлял более 90 %. Фракции размером более 0,5 мм не передвигались в процессе жизнедеятельности популяции общей массой 0,2 г с соответствующим количеством питательной среды. При концентрации дрожжей 0,5 г и более популяция увеличивала объем минеральной толщи с размером фракций 1 мм, концентрация дрожжей 1 г и более передвигала частицы размером 3 мм, увеличивая объем на 10—15 %. В отношении органоминеральных комплексов дрожжи проявляли наибольшую активность в почве, увеличивая ее объем на 40 %. Объем торфа и сапропеля дрожжи увеличивали на 15 и 20 % соответственно. Водоросли рода *Phormidium sp.* увеличивали объем почвы на 15 %, торфа на 10 %, сапропеля на 0 %. Зеленые водоросли увеличивали объем почвы на 8 %, торфа — 0 %, сапропеля — 0 %. Это объясняется особенностями почвы как оптимально сложенного органоминерального комплекса с функционально значимым для биоты соотношением и расположением минеральных частиц. Улитки делали среду дискретной и увеличивали объем на 0,5—1 мм, личинки насекомых — на 1—3 мм. Водоросли в разных типах почв увеличивают объем на 10—35 %, цианобактерии — до 45 %. Объем почв увеличивается на участках максимального развития водорослей. В этих участках возрастает доля газовой фракции в почвах, которая заключена в полисахаридный матрикс водорослей. При этом на поверхность воды поднимаются достаточно крупные фракции и агрегаты почвы — до нескольких миллиметров в диаметре (1—5). В контроле без водорослей и цианобактерий стерильная почва и почва с бактериями или увеличивается на 10—30 % в зависимости от степени вязкости и набухания, или вообще не увеличивается. Причем почва без цианобактерий и водорослей в объеме увеличивается равномерно, то есть поверхностный слой ровный, без резких поднятий. При этом стерильная почва с разрушенными органоминеральными комплексами вообще не увеличивается в объеме. Больше всего увеличивается в объеме сапропель — до 50—60 %, преимущественно за счет увеличения газовых фракций. Из глинистых минералов водоросли в наибольшей степени увеличивали объем бентонита, который доходил до 30—40 % от первоначального объема пробы. Объем глауконита увеличивался на 5—10 %.

Связывание полисахаридными матриксами альгобактериальных матов минеральных частиц способствует задержке воды и ее оптимальному распределению в органоминеральных структурах. В наших экспериментах выращивались циано- и альгобактериальные (с доминирующими «нитчатыми» водорослями) маты и бактериальные биопленки на различных фракциях горных пород и глинистых минералах. После этого в условиях испарения воды маты высыхали и представляли из себя «корки» с различным долевым и фракционным соотношением минералов. На высохшие маты с минералами, без минералов и минералы отдельно без альгобактериальных матов капалась вода и делались фотографии тепловизором Fluke Ti400 с целью изучения характера распределения воды в различающихся органоминеральных структурах. Бактериальные биопленки показали следующие результаты. Капля в высохшей культуре *Staphylococcus aureus* на стекле без глинистых минералов не растекалась, была достаточно гидрофобна (рис. 66). Высохшая культура стафилококка с различными глинистыми минералами в отношении распределения воды проявлялась по-разному. В культуре с каолинитом капля растекалась радиально незначительно — на 20—30 % по площади от первоначального состояния. В бентоните и глауконите растекалась максимально широко по поверхности в хаотичных направлениях. Площадь растекшейся капли в органоминеральных структурах бентонита и глауконита превышала первоначальный влажный участок в несколько раз. После этого вода в культуре с бентонитом и глауконитом быстро (25—30 мин) высыхала, а в каолините влага сохранялась значительно дольше (более 1 ч). При отсутствии биопленок вода на минералах различных фракций быстрее испаряется и остается на месте, тогда как на альгобактериальном нитчатом мате растекается по поверхности, увеличивая площадь с влагой в 2—3 раза (рис. 67). Причем вода всегда двигалась в направлении друг друга по матриксу, соединяя влажные участки. Там, где мелкие фракции были расположены поверх мата, вода быстрее распространяется по высушенному полисахаридному матриксу водорослей, чем на мате без частиц, а также характеризуется большей площадью (рис. 68).

Отдельным экспериментом было изучение характера распределения влаги с верхней и нижней сторон глинистых, высушенных «корочек», сформированных альгобактериальными матами.



а)



б)

Рис. 66. Вода, растекающаяся в высохшей культуре Staphylococcus aureus в инфракрасном спектре:
а) культура, выращенная в бентоните и каолините, три верхние чашки — каолинит, три нижние — бентонит;
б) культура в глауконите и контроле без минералов, расплывчатые области — глауконит, круглая маленькая капля в культуре без минералов

Для этого корочки переворачивали и капали воду на нижнюю сторону, а в контроле на верхнюю сторону. Как видно из рис. 69, в матах с бентонитом и глауконитом в нижней, внутренней части органоминеральной «корки» влага распределялась несколько обширнее. Это может быть обусловлено, тем, что альгобактериальный матрикс строится таким образом, чтобы удержать воду внутри данной структуры, то есть внизу, чтобы вода не испарялась. Здесь следует добавить, что высохшие альгобактериальные маты с различными доминантными формами водорослей после высыхания бывают как гидрофильны, так и гидрофобны (рис. 70).

И, наконец, одним из самых важных наблюдений являлось то, что органоминеральные «корки», сложенные исключительно из мелкофракционных (менее 0,5 мм) глинистых минералов (глауконит, бентонит), при попадании на них воды не увлажнялись полностью, — как правило, от 20 до 50 % начальной площади капли (рис. 71).

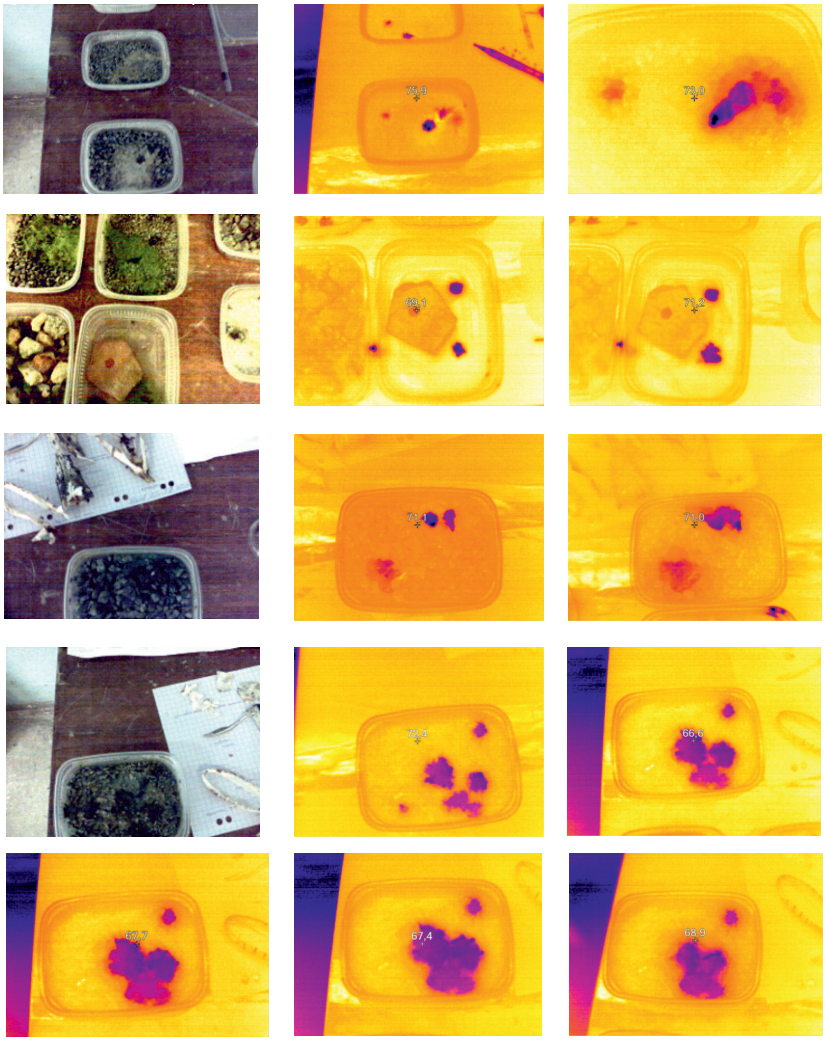


Рис. 67. Распространение воды по высохшим альгобактериальным матам и рядом расположенным участкам минералов без матов (слева направо). Сверху вниз: 1-й ряд — распрстранение воды на мате и на гравии размером 2—3 мм; 2-й ряд — распространение воды по горной породе, пластиковой чашке и альгобактериальному мату; 3-й ряд — распространение воды по мату и гравию размером 3—5 мм; 4-й и 5-й ряды — распространение воды по альгобактериальному мату и гравию размером 2—3 мм

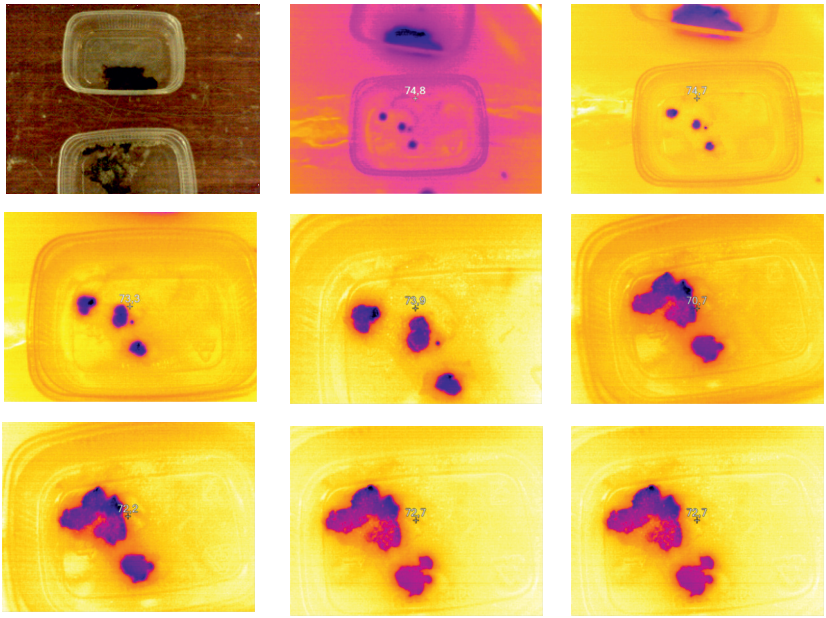


Рис. 68. Распространение воды по высохшему альгобактериальному мату с фракциями грунта 0,5—1 мм, нанесенными сверху на мат, и по участку мата без грунта — капля справа снизу на фото. Время экспозиции — 30 мин

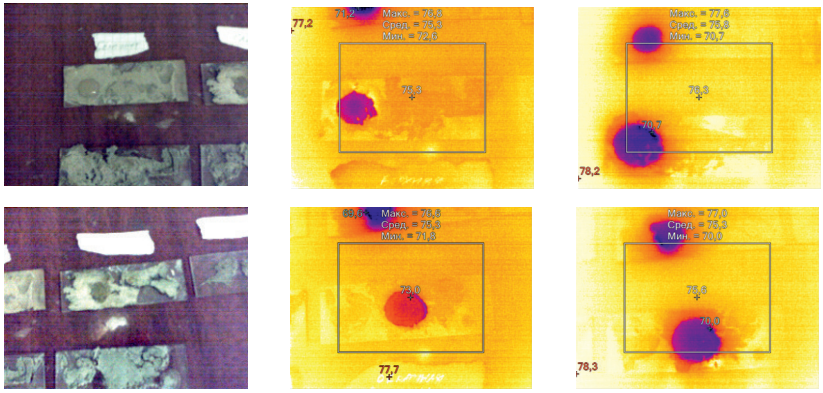


Рис. 69. Распространение влаги по верхней и нижней (внутренней) части высохшей «корки» альгобактериального мата: верхний ряд — бентонит, нижний ряд — глауконит. Верхнее стекло — верхняя сторона органоминерального комплекса, нижнее стекло — внутренняя, обратная сторона органоминерального комплекса

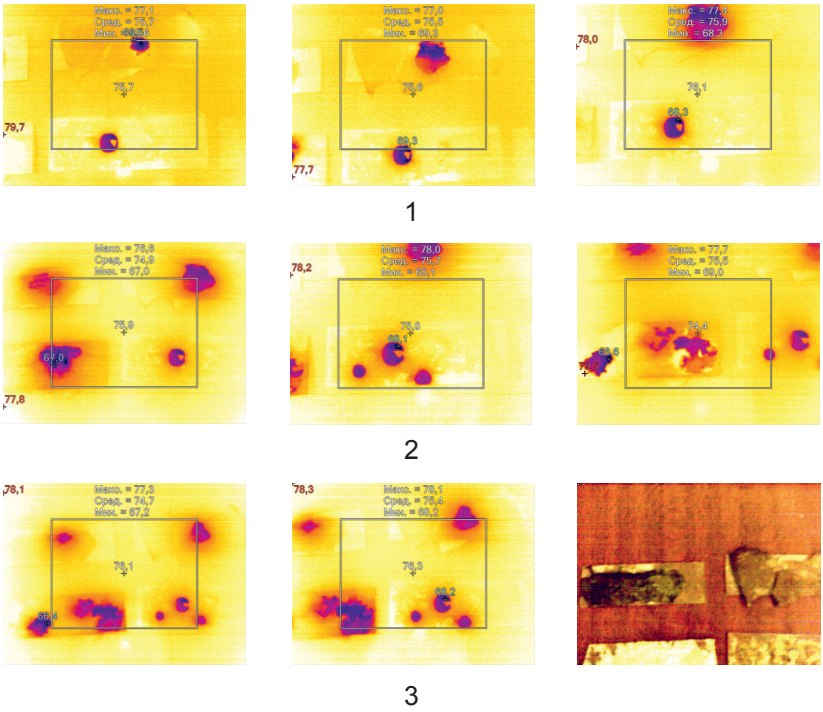


Рис. 70. Гидрофильные и гидрофобные эффекты у высохших альгобактериальных матов. 1-й ряд: круглые капли снизу, сохраняющие структуру на мате в течение всей экспозиции (20 мин), и верхняя капля, растекающаяся по мату в течение экспозиции; 2-й ряд: нанесение контрольных капель на гидрофобный и гидрофильный маты; 3-й ряд: сравнительные фото с каплями на гидрофильных и гидрофобных матах

В свою очередь органоминеральные «корки», сформированные более широким и крупным по размеру набором фракций (0,5—2 мм), при попадании на них влаги через несколько минут полностью распределяли ее по своей поверхности (рис. 72). Это может быть обусловлено оптимальным месторасположением и количественным распределением фракций определенного размера при построении альгобактериального мата и дальнейшего формирования органоминерального комплекса.

Важно отметить, что в природе минеральные отложения всегда представлены набором фракций различного размера, не только глинистых, причем в почвах доля крупных фракций несколько выше,

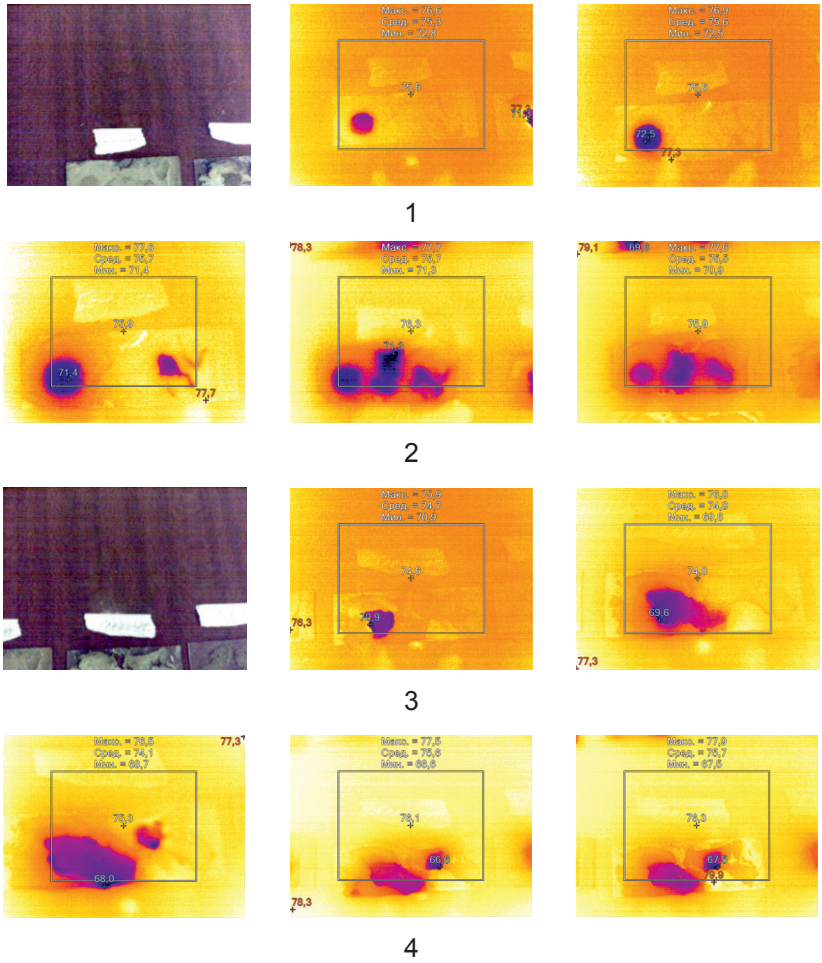


Рис. 71. Альгобактериальные органоминеральные глинистые комплексы, на которые капалось по 2-3 капли воды. 1-й и 2-й ряды — бентонит, 3-й и 4-й — глауконит

чем в органогенных илах. «Нитчатые» эукариотические водоросли способствуют, соответственно, более быстрому распространению влаги. Однако в глинистых альгобактериальных «корках» вода дольше сохраняется, чем в более крупных минералах, связанных матами, и дифференцированные высохшие «корки» могут служить резервуарами с сохранением внутри минимальных необходимых

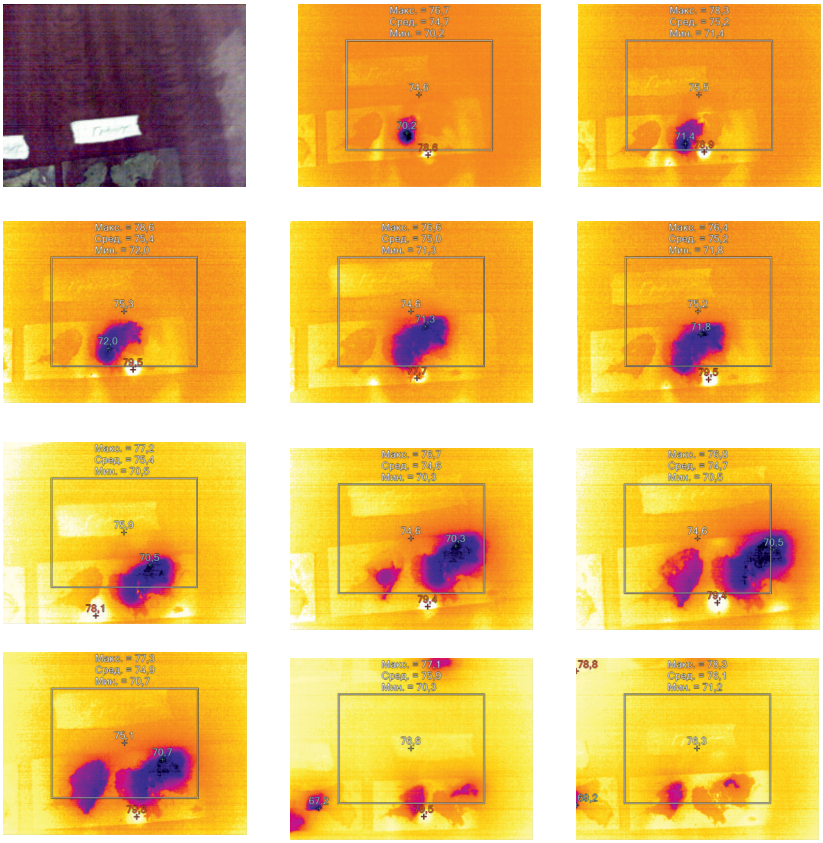


Рис. 72. Альгобактериальный мат
в мелкодисперсной фракции гранита (0,5—2 мм).
Капля воды, попадающая на высохший мат,
в течение 5—10 мин распределяется по всей его поверхности
и через 25—30 мин испаряется

объемов влаги. Здесь следует отметить, что глинистые минералы также аккумулируют воду.

Таким образом, органоминеральный комплекс, сформированный микроорганизмами, строго упорядочен по функциональным характеристикам распределения влаги. В нем четко выражена вертикальная, горизонтальная структура, динамические свойства влагооборота, определяемые биотой, освоившей мелкодисперсную

минеральную среду. Размер частиц минеральных фракций, от коллоидных до 2—3 мм, формируется в трехмерном пространстве органоминеральных комплексов вследствие биохимических и механических функций биоты особым структурно упорядоченным образом — так, что минеральные частицы расположены на некотором расстоянии друг от друга.

Значимую роль в формировании органоминеральных комплексов, выстроенных при помощи биопленок бактерий и цианобактериальных матов, играют способности трихом образовывать различные структуры в зависимости от условий среды. Е. Л. Суминой (2006) экспериментально показано формирование у одной и той же культуры цианобактерий различных пространственных структур. Например, у культур *Oscillatoria terebriformis* и *Phormidium angustissimum* выявлены следующие структуры, различающиеся по форме и функциям: пленки, объемные сети, многолучевые агрегаты, тяжи, оболочки газовых пузырей, кольца, капиллярные структуры.

Нами также было выявлено несколько типов организации трихом *Phormidium sp.*:

1. Тяжи формируются по краям субстрата, по всей видимости, для того, чтобы фиксировать дискретные частицы. Чем больше было расстояние между двумя субстратами, к которым прикреплялась биопленка, тем толще в этих местах был тяж. Также формирование тяжей было зафиксировано по краям биопленки, которые обеспечивали устойчивость этих пленок от разрывов.
2. «Нити» и трихомы, отпускаемые матом в свободное течение, то есть развиваемые в горизонтальном положении, расположены на определенном, примерно одинаковом расстоянии друг от друга (4—7 мм) и имеют одинаковую длину.
3. На концах трихом, развеваемых течением воды, образуются участки с белой слизью, покрывающей поверхность цианобактерии в пределах длины 0,5—1,5 мм от края свободно плавающей трихомы.
4. В зависимости от близости к твердому субстрату в лотических системах колониями водорослей контролируется длина нитей. То есть, если рядом, в пределах нескольких сантиметров, нет твердых субстратов, трихомы, отпускаемые в свободное течение, короткие — 2—3 мм; если рядом с ко-

лонией, в пределах 1—2 см, присутствует твердый субстрат, трихомы, отделяемые от колонии и развеваемые в свободном пространстве, достигают длины 1—1,5 см. Вскоре эти трихомы достигают твердого субстрата и прикрепляются к нему.

5. Формирование пленки между двумя дискретными субстратами путем «сшивания» может достигать расстояния 5—6 мм; на более длинных промежутках между твердыми частицами биопленка формироваться не может.
6. Пузырьки в пленке, позволяющие ей всплывать, формруются в разном объеме и на различных участках мата.
7. Передвижение биопленки по твердому субстрату осуществляется путем отрыва пленки от этого субстрата; и после плавания в лотических условиях прикрепление этой биопленки осуществляется в местах твердого субстрата выше от первоначального положения, то есть ближе к свету и поверхности воды. После этого аналогичным образом отцепляется и прикрепляется выше противоположная часть биопленки. Таким образом, биопленка как бы ходит вверх по вертикальным субстратам, опираясь на них.

Теперь рассмотрим, как изменяется структура глинистых минералов в средах с органическими веществами и биоорганическими молекулами в отсутствие живых организмов. Как установлено выше, глинистые минералы связываются жирными кислотами и при образовании высохшей «корки» дробятся в значительном количестве. Гуминовые кислоты, начиная с концентрации 3 мл на 5 мл бентонита и 10 мл каолинита, начинают связывать тонкий слой глинистых минералов в пленку толщиной 0,5 мм и менее, сворачивающуюся под разными углами (рис. 73, 74). Фундаментальные свойства биоорганического связывания глинистых минералов, возможно, обусловливают подобную толщину биопленок. На поверхности пленки видны агрегаты из глинистых минералов (рис. 74). Следует отметить, что при низких концентрациях гуминовой кислоты континуальная пленка из глинистых минералов толщиной менее 0,5 мм не образуется.

Специализированный связывающий, структурный белок коллаген проявил еще бóльшую способность формировать глинистые минералы в континуальную пленку. Две капли коллагена связывают глинистую пленку площадью 0,8 см^2, четыре капли — 3 см^2,

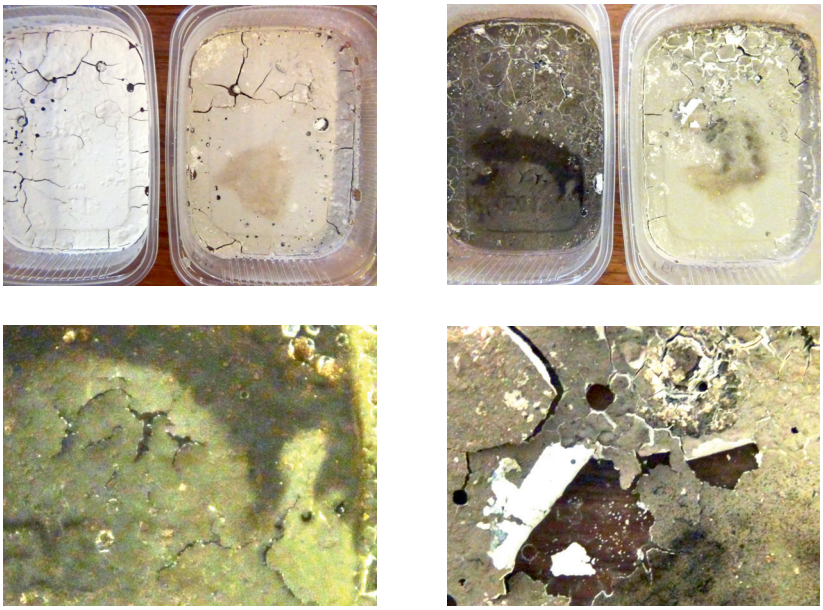


Рис. 73. Каолинит и гуминовые кислоты.
Верхний ряд (слева направо): 1-я чашка — контроль,
2-я чашка — 1 мл гуминовых кислот,
3-я чашка — 3 мл гуминовых кислот, 4-я чашка — 5 мл гуминовых кислот.
Нижний ряд: «корочки» толщиной менее 0,5 мм в 3-й и 4-й чашках;
структура задается и определяется гуминовыми кислотами

14 капель (0,8 мл) — 7 см^2 (рис. 75). При этом количество распределенного тонким слоем глинистого осадка увеличивается в присутствии как белков, так и гуминовых кислот, что заставляет задуматься об одновременном раздвигании частиц данными молекулами, потому как толщина скрепленного тонкого слоя остается постоянной. Следует отметить, что толщина сцементированных «корочек» не превышает 0,5 мм, как в случае связывания частиц бактериями, цианобактериями, так и в случае связывания частиц исключительно биоорганическими молекулами: белками, жирными кислотами, гуминовыми кислотами. В отсутствие биогенов и живых организмов такая пленка на глинистых минералах (каолинит, бентонит) не образуется. Подобная пленка наблюдалась у глауконита в присутствии водорослей. В природе глинистые минералы формируют агрегаты

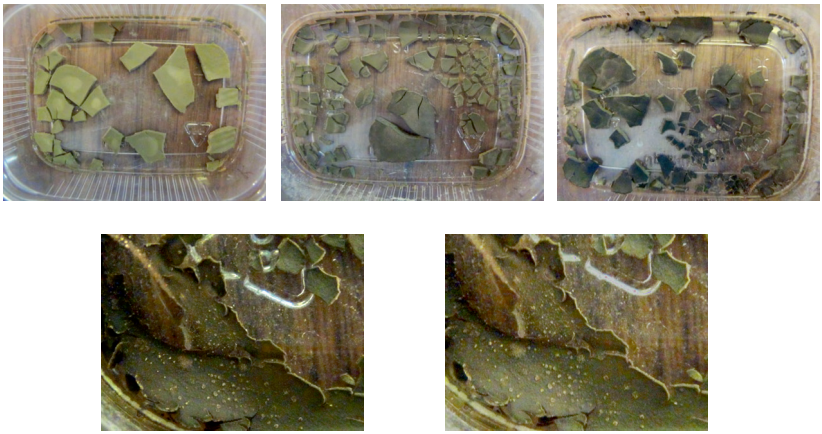


Рис. 74. Бентонит и гуминовые кислоты.
Верхний ряд (слева направо): 1-я чашка — контроль,
2-я чашка — 1 мл гуминовых кислот, 3-я чашка — 3 мл гуминовых кислот.
Нижний ряд: «корочки» толщиной менее 0,5 мм в 3-й чашке;
структура задается и определяется гуминовыми кислотами.
По поверхности пленки видны агрегаты глинистых минералов



Рис. 75. Бентонит и коллаген.
Концентрация коллагена слева направо: 1-я чашка — 0,1 мл,
2-я чашка — 0,23 мл, 3-я чашка — 0,8 мл

различных структур: ячеистая, скелетная, матричная, турбулентная, ламинарная, доменная, псевдоглобулярная, губчатая (Глаголев, 1941; Осипов, Соколов, Румянцева, 1989; Свальнов, 2001). Эти микроструктуры определяются соотношением взаимодействия частиц глинистых минералов по трем типам: базис-базис, базис-скол,

скол-скол. Контакт базис-скол обусловлен меньшей гидратацией боковых сколов частиц по сравнению с базисными поверхностями. В наших исследованиях при 10%-м растворе каолинита в гуминовой кислоте частицы становились более слитые, с нечеткими краями (рис. 76, 77). При 20%-м растворе каолинита в гуминовой кислоте частицы минерала дифференцируются в большей степени (рис. 78). При 30%-м растворе каолинита в гуминовой кислоте частицы сливаются в пластинки диаметром 5—10 мкм, доминируют контакты базис-базис и базис-скол (рис. 79). Данные агрегаты можно отнести к турбулентному типу. При 40%-м растворе каолинита в гуминовой кислоте частицы также сплетены в пластинки, при этом увеличивается доля контактов базис-скол (рис. 80). При 50%-м растворе каолинита в гуминовой кислоте значительно увеличивается доля контактов базис-скол, микроструктура приобретает ячеистый тип (рис. 81). Увеличивается пористость вещества, структура становится более рыхлой. Размер пор составляет 2—6 мкм, что также присуще ячеистой микроструктуре, характеризующейся в природе высокой влажностью и значительным количеством органических веществ (рис. 82).

Органоминеральный комплекс в водных и наземных экосистемах колеблется в пространственных и структурных компонентах. Наземные органоминеральные комплексы ввиду больших колебаний абиотических факторов, в частности газовой фазы, характеризуются, соответственно, большими флуктуациями по сравнению с донными отложениями. Концепции строения и функционирования почвенных комплексов микроорганизмов в органоминеральных конгломератах достаточно разработаны, так же как и общие теории функционирования микробиоты донных отложений (Перфильев, Габе, 1961; Перфильев, 1972; Звягинцев, 1987). Однако изучение функционирования микробиоты в почве и особенно в донных отложениях при ведущей роли органических веществ и определяющей структурно-функциональной роли всех звеньев в цепочке «биота — органические вещества — минералы» практически не проводилось. Разработка концепции функционирования органоминерального комплекса донных отложений Мирового океана и пресных водоемов чрезвычайно важна по причине содержания в них большого количества микроорганизмов со значительными величинами биомассы. Учитывая, что ряд форм микроорганизмов донных

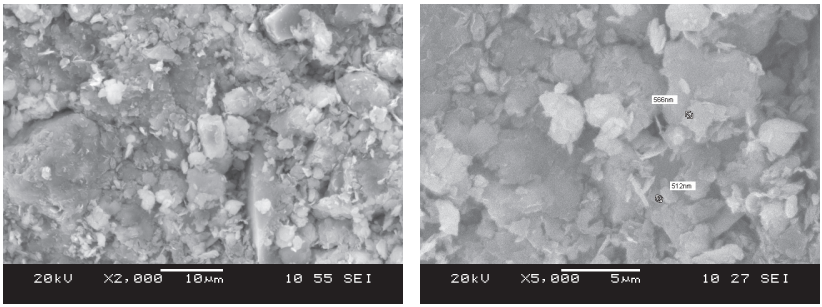


Рис. 76. Исходный каолинит без гуминовой кислоты

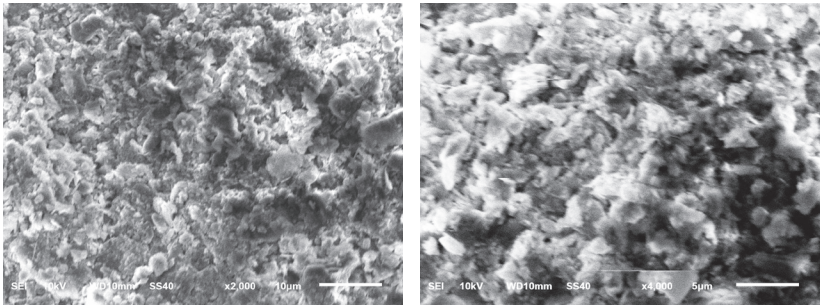


Рис. 77. 10%-й раствор каолинита в гуминовой кислоте

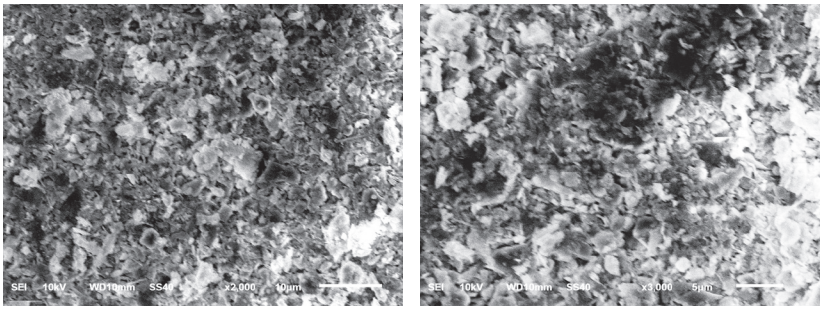


Рис. 78. 20%-й раствор каолинита в гуминовой кислоте

отложений характеризуются стабильной численностью на протяжении десятков и сотен метров по вертикали, следует говорить не только о континуальности этой биоты, но и о континуальности органоминерального комплекса (рис. 83). По всей видимости, pH

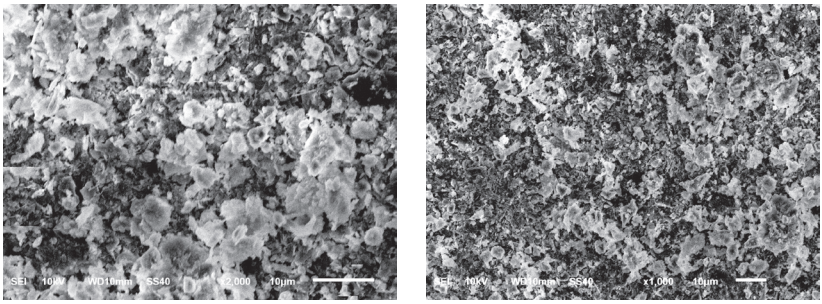


Рис. 79. 30%-й раствор каолинита в гуминовой кислоте

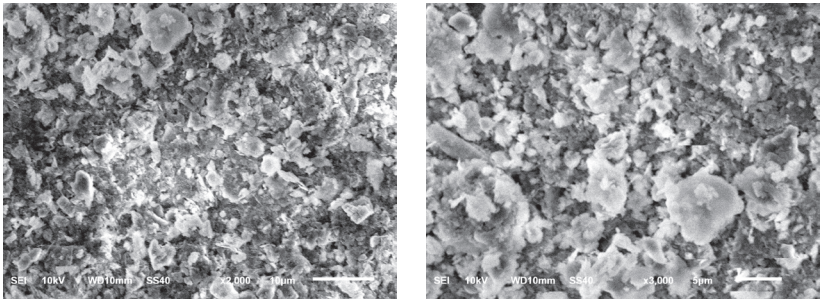


Рис. 80. 40%-й раствор каолинита в гуминовой кислоте

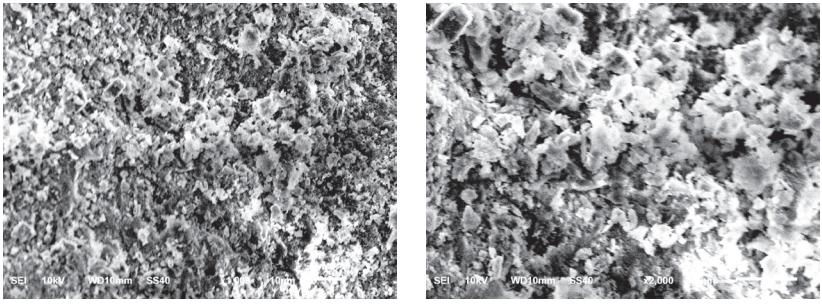


Рис. 81. 50%-й раствор каолинита в гуминовой кислоте

и некоторые другие характеристики среды способствуют пространственным флуктуациям органоминерального комплекса. При концепции ведущей функциональной роли биополимеров в органоминеральных комплексах глинистые и коллоидные частицы раздвигаются и сжимаются на данных полимерах в трехмерном

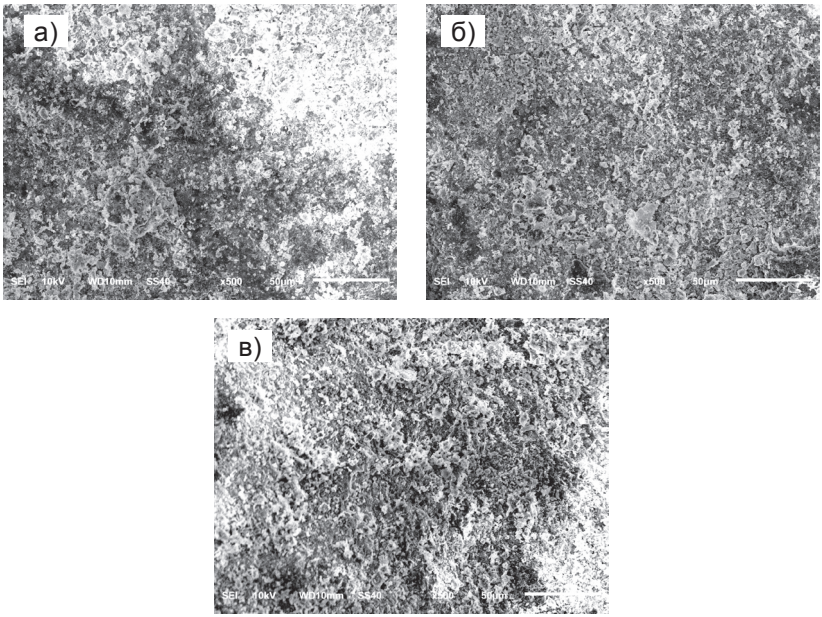


Рис. 82. Пористость и структура каолинита в гуминовой кислоте при различной концентрации: а) — 30%, б) — 40 %, в) — 50 %



Рис. 83. Общая схема структуры континуального органоминерального комплекса

пространстве (рис. 84). При этом происходят изменения объема и структуры органоминерального комплекса. В качестве полимеров могут быть гуминовые кислоты, полифенолы, жирные кислоты, полисахариды (агар, пектин, лингин) и некоторые другие. Минералы и минеральные коллоиды в зависимости от структуры молекул-биополимеров могут находиться на концах молекул, в узлах молекулярного каркаса, на боковых участках биомолекул и далее распределяться на различных структурных элементах молекул (рис. 83).

Подобный тип пространственного распределения может быть свойствен и биоорганическим, и органическим молекулам, и их комплексам. При концепции ведущей роли супрамолекулярных комплексов структура и динамика органоминеральных конгломератов будет иной. В качестве наиболее значимых молекул могут рассматриваться фульвокислоты, гематомелановые кислоты, гидрокоричневые кислоты, жирные кислоты, кремниевые кислоты, гидрокарбонаты и ряд других. В растворах, гелях, супрамолекулярных комплексах и высокомолекулярных органоминеральных структурах по-разному будут двигаться и функционировать не только минералы, но и клетки микроорганизмов, а также экзоферменты и нуклеиновые кислоты. При коротких молекулах в органоминеральных комплексах и коллоидных системах ключевую роль могут играть другие физические и физико-химические факторы, например температура, сольватация, двойной электрический слой и т. д. Количество вертикальных дифференцированных слоев, отличающихся по функционированию в данных условиях, может быть больше, сами слои могут быть тоньше, а вертикальная дифференцировка более четко выражена. Количественное соотношение и состав коллоидов в растворах и гелях органоминеральных субстратов имеет большое значение. При выветривании гидрокарбонаты и монокремниевые кислоты могут способствовать адсорбции коллоидов, являющихся первичным продуктом выветривания (Кашик, Мазилов, 1987). В дальнейшем коллоиды посредством биоты используются в метаболических путях или формируют агрегаты и конгломераты, определяемые составом и структурой органических и биоорганических молекул. То есть количество экзоферментов и экзометаболитов, выделяемых микроорганизмами в виде органических и биоорганических микро- и макромолекул, определяет структуру минеральных мицелл, состоящих из коллоидных частиц (рис. 85). Данные ми-

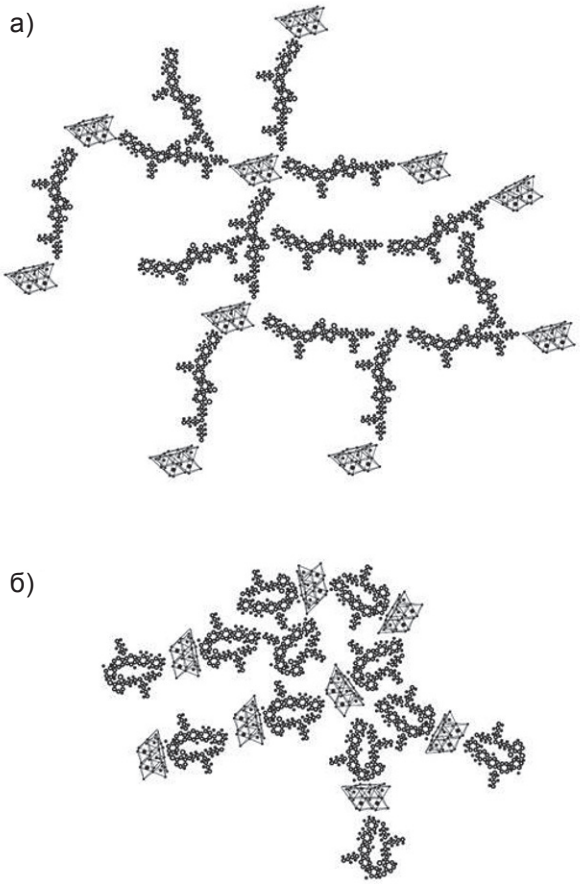


Рис. 84. Органоминеральный комплекс с вытянутыми (а) и сжатыми (б) молекулами фибриллярной структуры

целлы уже формируют органоминеральный каркас, являющийся как местом обитания микроорганизмов, так и энергетическим субстратом.

Таким образом, согласно основным закономерностям коллоидной химии и молекулярной биологии и эмпирическим данным динамики органоминеральных комплексов, могут наблюдаться две картины динамики органоминерального комплекса. Первая характеризуется фибриллярными, органическими молекулами, растягивающими и сжимающими каркас из минеральных частиц

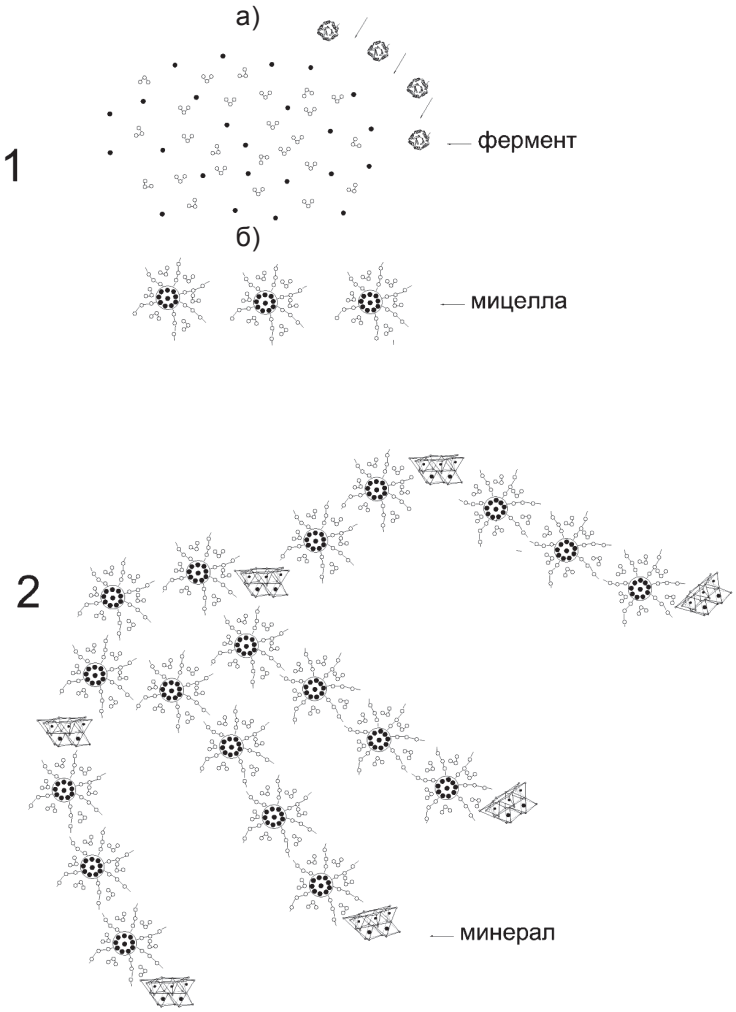


Рис. 85. Органоминеральный комплекс,
определяемый функциональностью минеральных веществ:
1 — органоминеральный комплекс, сформированный
под действием экзоферментов биоты:
а) — ферменты и минеральные соединения,
б) — мицеллы, сформированные из минеральных соединений
под действием ферментов;
2 — каркас, сформированный минеральными мицеллами
и минералами в кристаллическом виде

под действием внешних и внутренних факторов, в ходе чего меняется пространство биотопа микроорганизмов. Во втором случае пространство биотопа меняется в ходе изменения концентрации органических веществ в коллоидных системах, что способствует изменению структуры минеральных каркасов в виде агрегатов и мицеллярных комплексов. То есть в первом случае фибриллы представлены органическими макромолекулами или мицеллами, а во втором фибриллы представлены уже минеральными частицами и агрегатами. Причем минеральные мицеллы могут включать как органические молекулы, так и минеральные.

Рассматривая органоминеральный комплекс, сформированный биополимерами, остановимся на основных структурно-функциональных моментах. Белки (конхолин, коллаген) больше ответственны за поддержание структуры синтезированных биотой минералов, а сахара и более сложные полисахариды способствуют соответственно активизации биовыветривания и адсорбции выветренных коллоидных и глинистых минералов вне клеточных структур (Ferris, Fyfe, Beveridge, 1987; Koparo, 1992; Mera, Beveridge, 1993; Корляков, Бондарь, Морозов, 2016). Сложная структура белковых молекул, имеющих и карбоксильные группы, и аминогруппы, позволяет более жестко пространственно ориентировать минеральные кристаллы. Гуминовые кислоты подобно белковым молекулам имеют и аминогруппы, и карбоксильные группы, что делает их функционально разнозначными. Карбоксильные группы, отрицательно заряженные, активно адсорбируют глинистые частицы, имеющие положительный заряд (Marshall, 1969).

В свою очередь аминогруппы, заряженные положительно, адсорбируются на боковых сколах глинистых минералов, имеющих отрицательный заряд лишь в кислых условиях среды (Marshall, 1969; Осипов, Соколов, Румянцева, 1989). По всей видимости, адсорбция аминокислот и белков на этих сколах и способствует снижению pH среды, окружающей глинистые осадки, так как известно, что аминокислоты подщелачивают среду. То есть увеличение кислотности среды в глинистых осадках еще больше увеличивает адсорбцию аминокислот, пептидов и белков посредством аминогрупп на глинистых минералах и тем самым еще больше закисляют окружающую органоминеральный комплекс среду.

Также известно, что кислые показатели pH способствует раздвиганию глинистых частиц благодаря увеличению доли контактов базис-скол. Гуминовые кислоты с традиционных позиций представлялись высокомолекулярными соединениями различной конфигурации от стохастического клубка (Swift, 1989), спирально свернутой макромолекулы (Логинов, 1992) до других сложных гетерополимеров и гомополимеров (Орлов, 1993). Позже с позиций супрамолекулярной химии была обоснована гипотеза построения гуминовых кислот из небольших молекул, структурно-динамические свойства которых обусловлены мицеллярным типом образования (Попов, 2004). Решающее значение в функциональной активности гуминовых кислот играет pH, с увеличением которого молекулы стремятся принять вытянутую конформацию при возрастании степени ионизации кислых групп гуминовых кислот и их взаимного отталкивания. Вместе с тем считается, что при подкислении щелочного раствора происходят самопроизвольное мицеллообразование, агрегация, укрупнение частиц и выпадение в осадок (Кононова, 1963; Rochus, 1983; Слесарев, 2005). Удельная поверхность гуминовых кислот достигает 900 $м^2$/г, емкость катионного обмена гуминовых кислот составляет 400—500 мэкв. ионов кальция на 100 г, тогда как монмориллонит, каолинит, иллит, вермикулит в пределах 50—150 мэкв. на 100 г. Теория клубка гуминовых кислот характеризуется пространственной динамикой макромолекул, которая обусловлена изменением pH. Клубок гуминовых кислот вытягивается с увеличением pH за счет степени ионизации кислых групп. За счет катионов лития, натрия, калия гуминовая кислота может быть сильнее вытянута, а благодаря водороду и двухвалентным ионам молекула вытянута в меньшей степени (Логинов, 1992; Орлов, 1993, Орлов, Бирюкова, Суханова, 1996; Заварзина, 2000). При увеличении pH гуминовые кислоты вытягиваются, раздвигая глинистые минералы и коллоиды, высвобождая таким образом свободные молекулы, имеющие аминогруппы. Токсичные для большинства групп биоты азотсодержащие молекулы становятся более мобильными и при невозможности их использования специализированными группами организмов выводятся из среды органоминеральных комплексов. В кислой же среде пространство увеличивается за счет роста контактов базис-скол на глинах, а в дальнейшем в процессе брожения пространство значительно увеличивается за счет роста газовой компоненты в среде.

Таким образом, изменение pH в органоминеральных комплексах определяет пространственную конфигурацию и структурные соотношения между органической и минеральной компонентами и определяет баланс «гниение — брожение» (Корляков, Кузнецов, Сухарев, 2017). Наличие в органоминеральных комплексах нитрификаторов, денитрификаторов, аммонификаторов обусловливает баланс аммония с нитритами и нитратами, также соответственно увеличивающими и снижающими pH. Мицеллиальное тело грибов, состоящее из гифов, в противоположность бактериям способствует увеличению континуальности органоминеральных комплексов, где газовая компонента может лучше фиксироваться и в большем объеме. Колонии бактерий ввиду выверенности своей организации и повышенной продуктивности, наоборот, еще больше увеличивают дискретность среды.

В данной организации органоминеральных комплексов может прослеживаться еще одна функция, связанная с метаболизмом биоты. Биота, выделяя биомолекулы, встраивая их в мицеллы, а также выделяя ферменты и другие вещества, которые способствуют ускорению мицеллообразования, обеспечивает ввиду сферической дискретности мицелл и супрамолекулярных комплексов свободный обмен поверхностью клетки с газовой и жидкой средами. То есть клеточная стенка в этом случае не покрыта сплошным слоем адсорбированных минеральных частиц. Среда одновременно становится более дискретной и, соответственно, энергетически более эффективной. Мембранные белки в этом случае могут взаимодействовать с коллоидными ацидоидами. То есть биота, выделяя метаболиты — органические молекулы, дополняет минеральное мицеллообразование органоминеральным (см. рис. 85). В свою очередь органическое мицеллообразование структурно-функционально может значительно отличаться от минерального ввиду каталитических, конформационных и других свойств биомолекул. В случаях органических и органоминеральных гелей мицеллярный каркас может быть представлен в форме «катушек», где в виде разворачивающихся нитей фигурируют молекулы полимеры (см. рис. 84). В других случаях происходит обменный рост мицелл и агрегатов, в ходе которого меняется их состав. Каждая группа биологических метаболитов формирует специфические органоминеральные мицеллы и агрегаты, пространственная разобщенность которых может варьироваться.

Данные о вертикальной плотности микроорганизмов, специфике их комплексов и ценозов, организация структуры глинистых минералов и коллоидов, взаимодействующих с микроорганизмами и их метаболитами, может свидетельствовать о существовании в прокариотическом мире до появления многоклеточных организмов органоминерального прокариотического континуума. Далее с появлением многоклеточных организмов возникла дифференцировка пространства и дискретность биотопов. В прокариотном мире можно рассмотреть существование органоминерального континуума с общими энергоинформационными связями в пределах этого общего органоминерального гелевого каркаса. По крайней мере можно допустить такой путь или стратегию развития в организации биоты и биотопа. Данный органоминеральный континуум с выверенными формированиями минеральных кристаллических структур послужил основой для построения минеральных скелетов одноклеточных, а позже многоклеточных организмов. Появление прокариот с другой жизненной стратегией, эукариот и впоследствии многоклеточных организмов повышало степень вертикальной дискретности биотопов прокариот, что, в свою очередь, ускоряло темпы эволюции. Увеличивалась изоляция, росла доля лотических условий, что оптимизировало энергопотоки, способствовало возрастанию метаболической, трофической специализации.

Увеличение трехмерного пространства среды с минералами реализуется посредством двух составляющих: 1) межклеточный органический матрикс; 2) газовая компонента, то есть увеличение разделов фаз «газ — жидкость», иными словами, органическим веществом, между которым находится жидкость и между которым находится газ. Аналогичный механизм наблюдался у фототрофных организмов. Цианобактерии и «нитчатые» водоросли способны закреплять пузырьки углекислого газа и кислорода внутри собственных матов, изолируя эти пузырьки полисахаридной оболочкой. Причем в зависимости от условий среды эти пузырьки могут занимать большие полости, а также могут быть локально разбросаны по всему мату или по зарослям «нитчатых» эукариотических водорослей. Аналогичные механизмы изменения структуры мелкодисперсных комплексов в донных отложениях осуществляются колониями бактерий и археями. Так, в физиологии дрожжей наблюдается следующая картина. В наших экспериментах дрожжевой

межклеточный матрикс при выстраивании биопленок на границах «газ — жидкость» уже удерживает частицы размером 0,2 мм. То есть при массе макроколонии дрожжей 2 г она не может поднять фракции размером 5 мм в объеме пробирки 5 $см^3$. А при биомассе этой колонии 5 г уже двигаются минералы данного размера, что происходит в ходе изменения объема газовых полостей в виде пузырьков, которые в процессе высыхания фиксируют минеральные частицы межклеточным матриксом и смещают эти частицы на другие участки органоминерального комплекса. То есть подобно водорослям и цианобактериям грибы могут увеличивать пространство среды посредством увеличения доли газовой компоненты в органоминеральных комплексах. Таким образом, пространство между мелкодисперсными минеральными частицами может увеличиваться с помощью двух основных групп продуктов метаболизма: газовой компоненты и биоорганических молекул. Третьим механизмом является способность водорослей и вегетативных органов растений путем адсорбции на них частиц передвигать эти минеральные частицы в пространстве среды органоминеральных комплексов.

Можно выделить несколько абиотических факторов, балансы которых определяют динамику органоминеральных комплексов, увеличивающих и уменьшающих пространство биотопа микроорганизмов. Первый — окислительно-восстановительный баланс, куда также входит pH и аммоний-нитратный балансы, способствующие увеличению и уменьшению объема органоминеральной среды, формирующие специфику органической компоненты и лимитирующие специализацию организмов, освоивших кислые и щелочные среды. Второй — мицеллярно-кластерный баланс, или адсорбционно-структурный. Этот баланс также можно назвать концентрационным или плотностно-зависимым, при котором изменение плотности органических и минеральных веществ определяет структуру пространства органоминеральных комплексов. Третий баланс может быть фазовым, например баланс раздела «жидкость — газ», обусловленный и определяемый метаболическими свойствами биоты. Этот баланс также посредством поверхностно-активных веществ и газовой компоненты влияет на структуру и дискретность органоминеральных комплексов. Здесь изменение пространства среды определяется соотношением газовой, твердой и жидкостной компонент в пределах того или иного органоминерального комплекса. Вследствие баланса

«продукция — деструкция» биоты, замкнутости этого процесса формируются различные по структуре, часто дискретные органоминеральные конгломераты. Организация биоты в форме колоний и биопленок, функционирующих более цело и выверенно, обеспечивает еще бóльшую дискретность органоминеральных комплексов. Все эти балансы происходят под действием изменяющихся абиотических факторов: температуры, химического состава окружающей среды, электромагнитных, упругих волн — и определяются механическими свойствами ландшафта, химическим и гранулометрическим составом минералов. Данные колебательные процессы приводят к изменению частоты разделов фаз от мицеллярных до почвенных агрегатов (табл. 31), то есть к изменению пространства-времени уже в трехмерных структурах в отличие от органоминеральных двухмерных «корочек». В этих условиях в различных соотношениях меняются все три раздела фаз (жидкость — газ, твердый субстрат — газ, твердый субстрат — жидкость) с одновременным возрастанием роли переходных фазовых состояний в виде гелей, растворов, золей. Характеристики среды для биоты, ресурсные и пространственные, при этом также значительно меняются. Степень дискретности этих комплексов обеспечивает микроорганизмы и первичные продуценты как удельными поверхностями, так и потоками ресурсов, необходимых для формирования надорганизменных структур.

Таблица 31

Колебания абиотических факторов в органоминеральных агрегатах, определяющие функционирование биоты
(Шноль, 1979; Бецкий, Кислов, 1990)

Компоненты колебаний	Временной интервал	Функционирование биоты
Конформационные	Доли секунд — минуты	Метаболические механизмы
Мицеллярные, кластерные	Часы — сутки	Развитие и размножение прокариот и эукариот
Температурные	Секунды — часы	Метаболические механизмы, размножение и расселение прокариот и эукариот

Окончание табл. 31

Компоненты колебаний	Временной интервал	Функционирование биоты
Фотические	Доли секунд — месяцы	Метаболические механизмы, размножение и расселение прокариот и эукариот
Механические, климатические, тектонические, гравитационные	Часы — годы	Метаболические механизмы, размножение и расселение прокариот и эукариот

Колебания абиотических факторов обусловливают колебания характеристик биоты, которые мы рассмотрим далее.

7.7. Динамика численности живых организмов

Закономерные колебания численности и биомассы дискретных форм биоты, впервые подробно описанные в начале прошлого века С. С. Четвериковым, во второй половине столетия были дополнены автоволновой теорией А. А. Андронова. Автоколебательные процессы были описаны во многих биологических системах и процессах: мышцах, нервных волокнах, крови, клеточных культурах и конформационных колебаниях биомолекул (Шноль, 1979). Все дискретные формы биоты характеризуются колебаниями численности на свойственных им биотопах. Как отмечено на рис. 3, колебания численности живых организмов характеризуются затуханием волны колебаний или, наоборот, возрастанием амплитуды волн (Ризниченко, Рубин, 1993). Как правило, при изменении характеристик среды эти два типа динамики численности меняют друг друга в стороны уменьшения и увеличения амплитуд колебаний волн. Скорость или частота колебаний численности соответствует размерному спектру живых организмов: чем меньше организм, тем быстрее происходит рост и падение его численности на определенном биотопе. Чем меньше организм, тем интенсивнее кривые по высоте, то есть наиболее резкие вспышки численности, что характерно для *r*-стратегов. Соответственно, для различных организмов отмечены колебания

численности с относительно высокими пиками колебаний и низкими.

О динамике численности биоты в новой среде мы можем судить по данным культивирования организмов в искусственных условиях и по материалам переселений живых организмов в новые места обитания, то есть по фактам акклиматизаций, натурализаций, расселений и нашествий различных живых организмов. Все вышеперечисленные эмпирические материалы получили обобщение в виде наиболее общих теорий акклиматизации и биологических инвазий и опыта работы с питательными средами при культивировании микроорганизмов. Так называемая кривая Л. А. Зенкевича, заложенная в основу теории акклиматизации, совпала с моделями Ферхюльста — Пирла и опытами Гаузе (Зенкевич, 1940), что еще больше утвердило концепцию емкости среды. При освоении экологической ниши организмом в новом месте обитания, или биотопе, как правило, наблюдается «вспышка» численности, выходящая за пределы «плато» (см. рис. 1, 3, 58). Данная кривая соответствует начальной фазе затухающих колебаний или коллапса по Г. Ю. Ризниченко (см.: Ризниченко, Рубин 1993). Это обусловлено отсутствием конкурентов и коммуникативных связей с физическими параметрами среды. То есть вселенец, разорвавший связи с биотой в сформированной экосистеме, в новой получает несколько большее пространство по причине отсутствия конкурирующих видов в освоенной им нише или биотопе. В дальнейшем численность вселенца во всех случаях акклиматизации значительно снижается. Следует, однако, отметить, что в случаях освоения нового местообитания вселенцами большее значение играет именно экологическая ниша, которая при оптимальных характеристиках способствует инвазионным процессам (Elton, 1979; Алимов, Богуцкая, 2004; Корляков, 2011). Вышеотмеченное обстоятельство подтверждает, что колебания численности, в частности рост и падение, обусловлены напрямую по большей части не столько взаимодействием вселенца с абиотической средой обитания и не размером среды как таковой, а взаимодействием вселенца с конкурирующими видами. То есть в первую очередь сказывается давление среды, а уже потом ресурсы (Меншуткин, 1971; Дегерменджи, Печуркин, Шкидченко, 1979; Пых, 1983; Базыкин, 1985; Максимов, 1985). Взаимное подавление численности одних видов другими подробно изучено многими ис-

следователями и проиллюстрировано на рис. 4. Если давление со стороны других видов низкое, то устанавливаются более плотные и надежные зависимости вселенца с ресурсной средой обитания. Данные закономерности также подтвердились в многочисленных опытах по культивированию монокультур и поликультур микроорганизмов (Романенко, Кузнецов, 1979; Кузнецов, Дубинина, 1989). Подводя итог, можно констатировать, что если среду обитания вычистить от биоты значительно сильнее перед вселением нового вида (что при непрямой конкуренции равнозначно внесению в среду дополнительных ресурсов), то кривая его роста в новом месте обитания также будет совсем иной и будет колебаться в других порядках величин (рис. 86). Дополнением к этому положению служат опыты по культивированию микроорганизмов в экспериментальных условиях, где при увеличении удельных поверхностей субстратов в виде дополнительных стекол численность бактерий значительно увеличивалась по сравнению с контролем (Heukelekian, Heller, 1940). В этом случае дополнительные удельные поверхности на границах «вода — твердый субстрат» служат механизмами ускорения энергопотоков. В попытке интегрировать емкость Ферхюльста — Пирла и пространственно-биотопическую емкость нами проводились эксперименты по развитию и росту различных видов организмов в одинаковом объеме среды, но с различными удельными поверхностями. Причем удельные поверхности были представлены как биотическими субстратами — растениями, являющимися первичными продуцентами и топическими резервуарами по отношению к изучаемым видам, так и абиотическими субстратами, представленными стеклами, синтетическими материалами и горными породами.

Сравнивая емкость Ферхюльста — Пирла с рассматриваемой нами пространственно-биотопической емкостью, получили следующие результаты. Кривая емкости среды для одного и того же вида в разных биотопических условиях без внесения дополнительных источников питания отличается как по форме, так и по амплитуде. Большая поверхность роголистника, выраженная показателем индекса листовой поверхности (ИЛП) в одинаковых по объему резервуарах обеспечивала различный рост и конечную численность моллюсков (рис. 87). Причем разница в численности составляла один порядок. В этом случае дополнительные удельные поверхности роголистника, безусловно, обеспечивают моллюсков дополнительным питанием. Рост

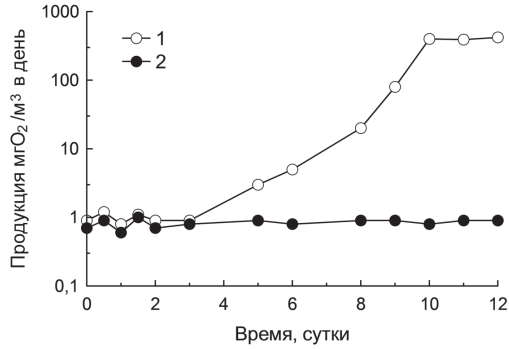


Рис. 86. Зависимость продуктивности фитопланктона в обогащенной биогенами (1) среде и бедной (2)
(Дегерменджи, Печуркин, Шкидченко, 1979)

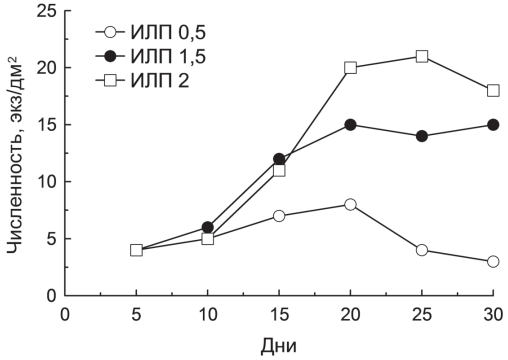


Рис. 87. Динамика численности брюхоногих моллюсков, обитающих в трех емкостях, каждая объемом 1 дм³, с роголистником, отличающимся индексом листовой поверхности (ИЛП)

моллюсков в одинаковых емкостях с камнями и дополнительными стеклами показал следующие результаты (рис. 88). Дополнительные камни обеспечивали больший прирост дальневосточным улиткам и меланиям, которые объедали минеральные поверхности камней, более благоприятные для развития бактерий в сравнении со стеклом. Но и дополнительное стекло, в емкости аквариума обеспечивающее увеличение общей площади стекла в два раза, обусловило несколько больший прирост в случае с дальневосточной улиткой. Дальнейшие эксперименты по культивированию улиток в аквариумах с дополни-

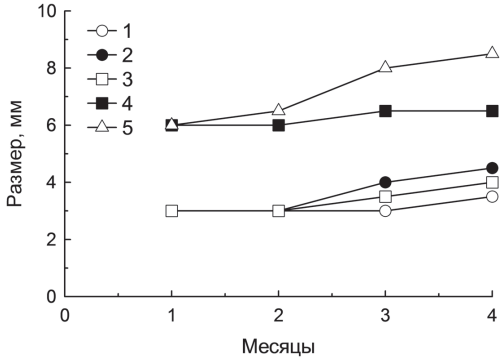


Рис. 88. Рост брюхоногих моллюсков
в емкостях с различными субстратами
1 — дальневосточная улитка (Planorbis Polypylus largillierti)
в пустом аквариуме,
2 — дальневосточная улитка в аквариуме с грунтом,
покрывающим 50 % дна,
3 — дальневосточная улитка в аквариуме с дополнительными стеклами,
4 — мелания (Melanoides tuberculata) в аквариуме без грунта,
5 — мелания с грунтом покрывающим 50 % площади аквариума

тельным стеклом выявили большее количество фекалий в данных аквариумах по сравнению с аквариумами без дополнительных стекол (рис. 89). Это свидетельствует о более высокой интенсивности обмена у улиток в средах с дополнительными удельными поверхностями, что в конечном счете говорит о более высокой продуктивности данных искусственных экосистем только за счет увеличения удельных поверхностей. Таким образом, дополнительные поверхности, как биотического, так и абиотического, минерального происхождения, увеличивают емкость среды для всех поверхностных форм гидробионтов. То есть дополнительное пространство в виде удельных жизненных поверхностей с соответствующими ресурсами может значительно увеличивать величины и размер колебаний численности и биомассы различных организмов. А удельные поверхности, представленные сложными трехмерными субстратами, как установлено выше, обеспечивают существование 95 % видов и экологических форм живых организмов. При этом емкость среды увеличивается напрямую за счет увеличения продукции и массы пищевых ресурсов — биогенов, которые продуцируются преимущественно микроорганизмами. Увеличение площадей удельных вертикальных

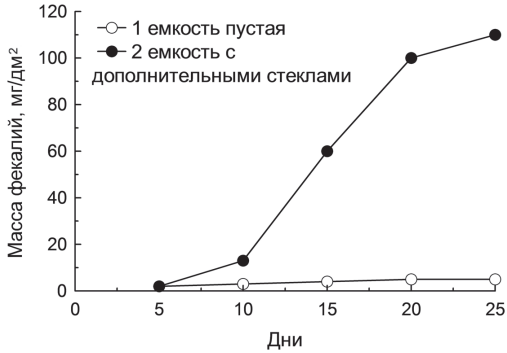


Рис. 89. Количество продуктов метаболизма брюхоногих моллюсков

и горизонтальных поверхностей позволяет микроорганизмам фотоавтотрофам и хемоавтотрофам продуцировать биогенные элементы и соединения в большем количестве. Такое же изменение динамики численности, биомассы и продукции в зависимости от концентрации биогенных элементов отмечено некоторыми авторами и для планктонных организмов (Дегерменджи, Печуркин, Шкидченко, 1979). То есть из рис. 86—89 видно, что небольшие колебания численности могут значительно увеличиваться по амплитуде. Взаимные колебания численности биоты и количества пищевых ресурсов также могут иметь различную взаимообусловленную динамику.

Как отмечено выше, динамика численности в целом не может достаточно точно отражать характеристики емкости среды, так как все организмы в природе и даже в искусственных условиях, кроме самых чистых культур, находятся в тесном взаимодействии друг с другом. Кроме того, изменение параметров среды, например ввиду увеличения удельных поверхностей, как биотических, так и абиотических, способствует использованию биотой дополнительной энергии, а также воспроизводству и потреблению ресурсов. Поэтому пределы колебаний численности отражают фактическую, фиксированную в заданный момент времени и в конкретных условиях емкость среды, но не потенциальную, а возможно, и не отражают в полной мере фактические пределы емкости. Иными словами, не дают точную и надежную информацию о связи численности и биомассы вида или биоценоза с параметрами ресурсной среды того или иного биотопа. В случае с получением кривых роста также важно

отметить, что подход при подсчете численности различен: плотность в различных масштабах, разные временные периоды и разный характер учета рождаемости и смертности. Отсутствие какого-либо из вышеперечисленных факторов может сказаться на описаниях кривой роста численности при освоении видом новой среды обитания. Однако, если интегрировать материалы по динамике численности с концепцией биовыветривания, можно получить более надежные данные о динамике емкости среды в связи с функционированием живых организмов. В этом случае мы можем получить данные о емкости среды для биоценоза в целом, причем на любом ландшафте. Абиотическая среда в виде характеристик атмосферы, гидросферы, литосферы также колеблется, но она не связана с биотическими колебаниями. Биотические ритмы, в свою очередь, подстраиваются под абиотические флуктуации. Многие абиотические факторы (температура, свет) почти не связаны с емкостью среды, но обеспечивают энергией биоту. В одних случаях колебания биоты приводят к увеличению емкости среды, в других — абиотические факторы, обусловливающие колебания среды, ее динамику, также могут способствовать увеличению емкости среды. Как правило, если из исследуемого биотопа убрать конкурирующие с ним виды, происходит скачок численности, то же самое происходит при введении в среду нового пространства, даже без внесения продуктов питания. При внесении же пищевых ресурсов рост численности сопровождается таким же падением численности. Таким образом, емкость среды первоначально определяется пространством, на котором могут трансформироваться те или иные ресурсы, а сами ресурсы являются вторичными, так как не могут быть реализованы без функционального пространства. Проще все это представить на уже достаточно хорошо изученных геохимических циклах, энергопотоках, обусловленных метаболическими свойствами биоты, и соответствующих продукционных/деструкционных балансах, приуроченных к различным ландшафтам и фазовым разделам. Таким образом, положение М. С. Гилярова (1944) о том, что «на 1 м^2 не может быть 10 слонов, но вполне может быть 10 и более муравьев», может быть с позиций продукционной экологии и биогеохимии переформулировано так, что на 1 м^2 не может производиться продукционный лимит, обусловленный метаболическими константами биоты, функционально связанными с дискретностью этой биоты,

превышающий заданными условиями энергопоток. Однако на сегодняшний день совершенно ясно, что качество этого 1 м^2 также может быть различным в отношении дополнительного трехмерного пространства. То есть скорости и другие постоянные энергопотоков не меняются, но могут меняться пространства, на которых эти энергопотоки реализуются. Причем динамика этих изменений достаточно высока, особенно в высокодисперсных средах. Здесь следует отметить, что экотонные экосистемы служат механизмами ускорения энергопотоков. В этом отношении пространственно-биотопическая емкость среды интегрируется с хозяйственной емкостью (Holdgate, 1994), определяемой константами энергопотоков. И потенциальная емкость среды для пула биоты, находящейся в толщах геосфер, если судить по биомассе организмов на стыках геосфер, на порядки превышает емкость исходную, обусловленную историческими процессами и ограниченную энергетическими барьерами.

Долгосрочные изучения динамики количественных характеристик биологических систем в различных экологических условиях демонстрируют следующие закономерности. Так называемая лаг-фаза, характерная для многих видов живых организмов, может быть обусловлена рядом причин. Ярким примером служит рост численности человека, обусловленный освоением новых сред обитания, главным компонентом которых являются ресурсы. Освоение новых ресурсов и новых пространств посредством искусственных ароморфозов в виде атрибутов культуры позволило человеку значительно увеличить емкость среды как на уровне онтогенеза, так и на уровне локальных популяций и вида в целом (рис. 90). Так, около 10 тыс. лет назад при появлении животноводства произошел первый скачок численности людей — человеческая популяция первый раз вышла на плато, или в фазу стационарного роста. Второй фазой можно считать демографический взрыв XX века, обусловленный научно-технической революцией, позволяющей значительно увеличить качественное и количественное освоение среды. Аналогичная закономерность просматривается в динамике массы биосферы: первый выход на плато фиксируется при развитии фотосинтеза в Мировом океане (2,5—1,6 млрд лет), вторая фаза стационарного роста фиксируется при выходе жизни на сушу (0,4—0,3 млрд лет). То есть наиболее полные модели как кривой роста наиболее изученной человеческой популяции, так и биосферы в целом,

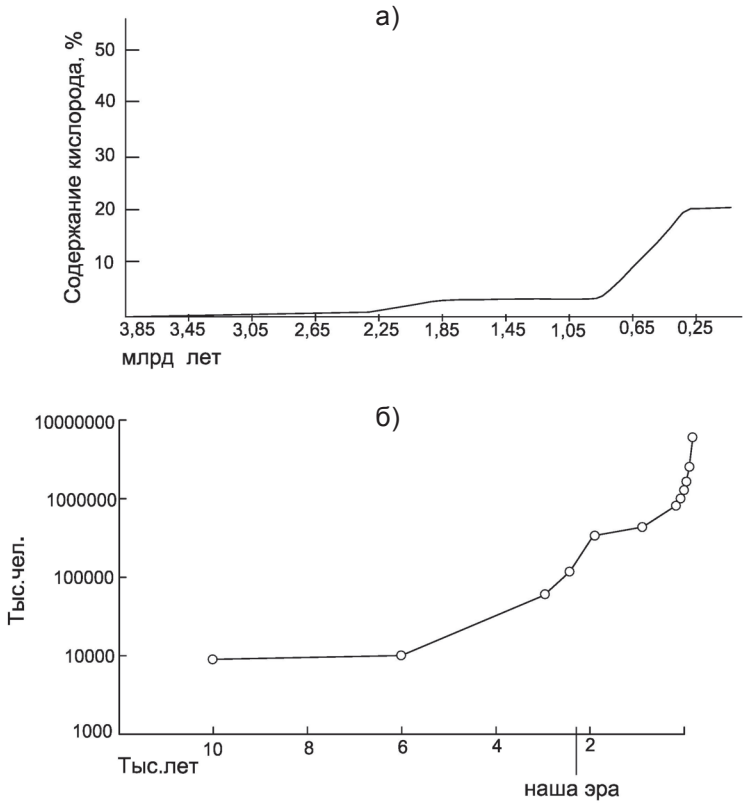


Рис. 90. Кривые ступенчатого роста увеличения концентрации кислорода в геологической истории атмосферы (а) и динамики численности человеческой популяции (б)

фиксированной по динамике концентрации кислорода в атмосфере, могут характеризоваться ступенчатым ростом (см. рис. 90). В этом случае лаг-фаза и фаза стационарного роста — один и тот же процесс, или климаксное состояние экосистемы. И емкость среды, соответственно, должна увеличиваться в форме «ступенчатого» роста. После каждой «ступеньки» наблюдается снижение амплитуды колебаний, в других моделях характеризующееся выходом на «плато» (см. рис. 58). В случае с динамикой массы биосферы геологическая летопись свидетельствует о перемене характеристик двух других геосфер, в темпах не всегда совпадающих с фазами логарифмического

роста численности, разнообразия тех или иных групп организмов. Следовательно, потенциальная емкость среды всегда выше фактических лимитов существования видов или биоценозов. Биота увеличивает емкость среды благодаря ароморфозам и продукционно-деструкционным процессам, изменяющим конкретные биотопы и ландшафт в целом.

Наши исследования инвазионной экологии в части освоения вселенцами новых биотопов (Корляков, Дубчак, 2010; Корляков, 2011, Корляков, 2014) подтверждают палеонтологические положения А. С. Северцова (2008) об увеличении специализации ароморфозных видов при освоении среды в узкой адаптивной зоне предков. То есть в случае с инвазивными видами наибольшее распространение получают те виды, которые при всей эврибионтности по отношению к абиотическим факторам среды более специализированы при освоении биотических ресурсов. Ароморфоз и увеличение емкости среды происходит в фазах перелома, когда количественные колебания численности переходят в качественные — эволюционные — и переход в новое качество позволяет осваивать новую среду. Экспоненциальная фаза, обусловленная ароморфозом, характеризуется освоением нового пространства. В экспоненциальные фазы перехода «ступенчатого» роста емкости среды происходит освоение нового пространства и реализуется дискретность развития биоты и ее распределения в пространстве. То есть биотоп также становится более дискретным. Рассмотрим это на примере растений как группы организмов, внесших наибольший вклад в накопление биомассы на Земле. В отношении увеличения емкости среды именно освоение минеральной среды литосферы посредством биовыветривания и освоения различных ландшафтов позволило биосфере значительно увеличить биомассу и продуктивность. Появление супергидрофильных и гидрофобных «слизистых» молекул биополимеров у цианобактерий, способных связывать значительно более крупные частицы (от 10—100 мкм до 2—5 мм), позволило биоте осваивать более значительные объемы нового пространства (The earliest stages of ecosystem succession..., 2008; Garcia-Pichel, Wojciechowski, 2009). Биота получила возможность связывать более крупнодисперсные среды значительно большей толщины. Далее появление лигнина и целлюлозы — жестких высокомолекулярных структур — способствовало освоению нового пространства уже в вертикальном на-

правлении посредством построения более жестких клеточных стенок и других «скелетных» структур. Данное увеличение прочности клеточных и тканевых структур обеспечивает связывание более крупных частиц (1—5 см) и вместе с тем освоение более обширного трехмерного пространства. Второй пример — многоспектральное полифункциональное зрение у низших и высших позвоночных, позволившее осваивать значительные пространства геосфер, увеличивая при этом функциональную мобильность при освоении среды.

Освоение нового пространства и среды обитания в эволюции видов отчасти было нами рассмотрено в начале главы. То есть живые организмы с самого начала своей эволюции развития тесно связаны друг с другом биоценотическими отношениями, и для освоения новой свободной среды обитания необходим новый ароморфоз. Коэволюция — это неравновесный баланс биоты, и ароморфозы — причина увеличения неупорядоченности биоты в освоении среды. И среда, соответственно, становится также более неупорядоченной. Новый ароморфоз в одних случаях позволяет вытеснить вид-конкурент и эффективнее осваивать среду, в других — освоить новую среду обитания, где никаких других организмов в качестве конкурентов нет. Во втором случае происходит увеличение емкости среды для биоценоза в частности или для биосферы в целом. Примерами могут служить: 1) появление у биоты нового типа метаболизма, 2) переход таксона на потребление иных ресурсов, 3) выстраивание новой трофической цепи, более полно перерабатывающей органическое вещество.

Динамика численности и биомассы организмов в трехмерном пространстве характеризуется следующими свойствами. Колебания численности живых организмов в трехмерном пространстве могут иметь форму закручивающихся и раскручивающихся спиралей, если за третью шкалу принять пространство среды (рис. 91). Увеличение емкости в трехмерном пространстве — это возрастание колебаний по другим осям в связи с появлением ароморфоза и освоением нового пространства. «Ступенчатый» рост увеличения емкости среды при детальном рассмотрении представляет собой изменение осей и пространства в целом в точках перегиба или бифуркации (рис. 91). Подобные модели в трехмерном пространстве могут представлять собой форму тора (в виде спирали Архимеда с переменным шагом), закрученного «сам в себя» (Кривошапко,

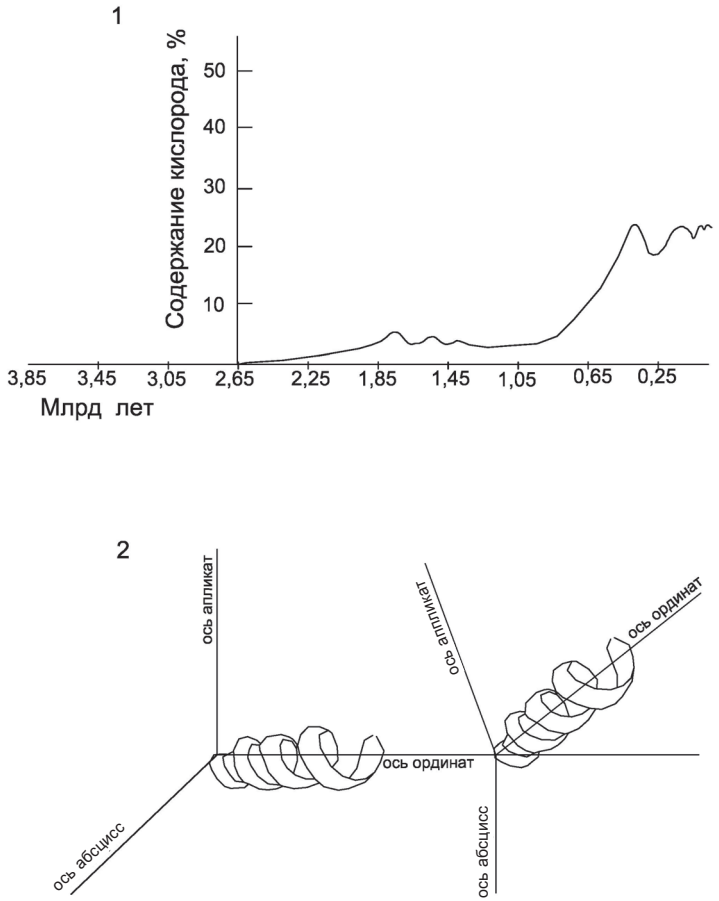


Рис. 91. Увеличение емкости среды в двухмерном (1) и трехмерном пространстве (2) при изменении шкал

Иванов, Халаби, 2006). Схожую модель предельного цикла динамики популяций приводит А. Д. Базыкин (рис. 92).

Однако для более обстоятельных проверок и доказательств этих моделей необходимы сбор соответствующего материала и экспериментальная проверка. То есть динамика наблюдается в изменении третьей шкалы, которая к нам повернута средой (см. рис. 91-2). Вверх идущая шкала (аппликата) — численность или биомасса, вправо идущая шкала (ордината) — время, вбок или развернутая

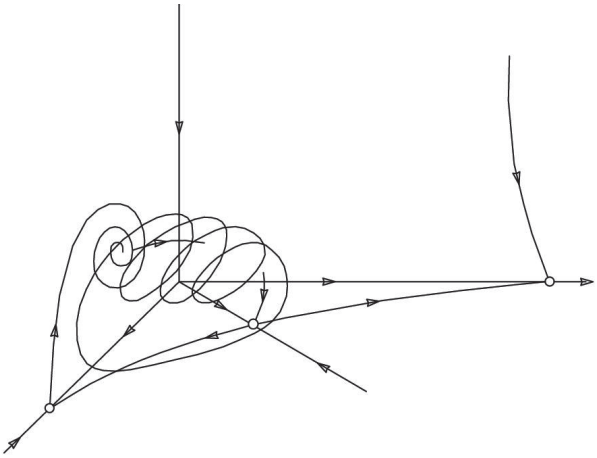


Рис. 92. Схематическое изображение характера предельного цикла по А. Д. Базыкину (1985)

к нам шкала (абсцисса) — среда. То есть шкала среды отодвигается вправо и меняется вместе с этим не только спираль, закрученная влево, вправо и вверх, но и из-за этой закрутки меняются численность и биомасса (см. рис. 91). Численность и биомасса становятся больше, и, соответственно, больше становится объем среды. При этом шкала времени биологических процессов в размерном ряду живых организмов также может меняться (Мусатов, 1994). Новое пространство, или три шкалы, должно пониматься как среда или пространство среды, и эта среда при изменении своих параметров позволяет биоте сменить вектор развития. Или второй вариант, когда биота при появлении ароморфоза сама меняет вектор развития и осваивает новую среду.

В качестве примера можно рассмотреть резкое увеличение массы биосферы на одной кривой или в одном пространстве, обусловленное освоением биотой суши, имеющей свои преимущества для продуктивности и качественно отличающейся от водной среды (см. рис. 91-1). То есть в этом случае существенно меняется не только само пространство среды, но и ее свойства. Причиной, как отмечено выше, может быть два варианта. Первый — когда среда или пространство среды не меняется, появляется ароморфоз и биота осваивает новое пространство. Второй — биота меняет среду

(ресурсную — энергетическую, или пространственную), и эта измененная среда структурно, пространственно или ресурсно влияет на биоту, то есть на заполнение биотой этой среды. В первом варианте в качестве среды ресурсной может рассматриваться случай, когда биота не истощает ресурсы, то есть среда изолирована и ресурсы постоянно поступают в среду, а биота может использовать лишь ресурсы, поступившие в изолированную функционально среду. Это наблюдается у узкоспециализированных видов или ценозов и видов, культивируемых в искусственных условиях. При появлении ароморфоза новая форма биоты может осваивать ту среду, откуда поступают ресурсы. Во втором случае наиболее ярким примером изменения среды биотой и появления в связи с этим новых форм жизни является сдвиг в плане увеличения продукции по отношению к деструкции. Так, в растительных биоценозах на суше, как следствие избытка продукции, появляются и достигают большого обилия и разнообразия грибы, которые также структурно меняют среду. Вторым примером изменения среды служит биовыветривание и возникновение на этой основе органоминеральных комплексов почв и донных отложений, также структурно-функционально изменяющих среду.

Смена трех шкал пространства среды, в котором флуктуирует биота, является также одним из объяснений, почему масса биосферы продолжает расти, несмотря на стабилизацию и снижение числа ароморфозов в новой освоенной биотой среде. Примером может служить число форм хлорофилла у водорослей, рост разнообразия которых ограничен водной средой. Далее при выходе растений на сушу новые формы хлорофилла уже не появлялись у растений. Вторым примером служит биоминерализация растений при выходе на сушу, которая остановилась также на древних таксонах, таких как хвощи. У позвоночных аналогичная картина наблюдается в числе фаланг конечностей, которые флуктуируют в наибольшем диапазоне у рыб, земноводных и пресмыкающихся, то есть при переходе на сушу. В дальнейшем у птиц и млекопитающих число фаланг стабилизируется. То есть выверенность ароморфозов, или стабилизация экологических функциональных форм, наблюдается у всех таксонов, если не брать в расчет динамику отдельных физиологических процессов. А возрастание числа новых ароморфозов или даже экологических форм в уже освоенной среде, как

правило, не наблюдается. То есть в одном случае данная динамика может рассматриваться в двухмерном пространстве в виде «ступенчатого» роста, в другом, более сложном, — в виде спиральных или тороидальных форм трехмерного пространства с возможным изменением шкал.

Форма роста численности живых организмов также может быть обусловлена изменением пространства среды обитания. Известны два основных типа роста численности популяций: *J*-образный и *S*-образный рост. Уменьшение емкости среды способствует для популяций в новых местах обитания переходу *J*-образного роста в *S*-образный. Данные кривые роста также обусловлены фактором связи (информационной и энергетической) живого организма со средой, пластичностью вида и коммуникативными отношениями популяции в целом. Тип *S*-образного роста более характерен для видов с «чувством кворума», к которым относятся гидробионты, специализированные микроорганизмы, насекомые, однолетние растения. То есть это виды, живущие в меняющихся условиях среды, сложных абиотических фонах и конкурентных условиях. Случается, что *S*-образный рост может превращаться в *J*-образный или вообще исчезать, как в случае с коллапсом, если, например, темп размножения в популяции интенсивный, а относительно маленькая среда ресурсами обеспечить не может (рис. 93). Наоборот, *J*-образный рост популяции в новых условиях превращается в *S*-образный, когда, например, в новой среде обитания больше конкурирующих видов. То есть возрастает давление среды. Оба этих изменения могут происходить при уменьшении емкости среды. При увеличении емкости среды по всем показателям любая популяция стремится к *J*-образному росту. Чем меньше организм, тем интенсивнее кривые по высоте, то есть сильнее вспышки численности, что характерно для *r*-стратегов. Виды *r*-стратеги с *J*-образным ростом — как правило, специализированы в биотическом компоненте освоения среды — интенсивнее всех используют ресурсы и универсальны по адаптациям к абиотическим факторам среды. Этими качествами обладают инвазионные виды. При выработке ароморфозов эти виды расширяют среду обитания биоценоза, специализируясь к новому, узкому абиотическому спектру, заняв при этом свободную экологическую нишу, иногда одновременно переходя в *K*-стратегию развития. Виды с *K*-стратегией более тесно связаны со средой как

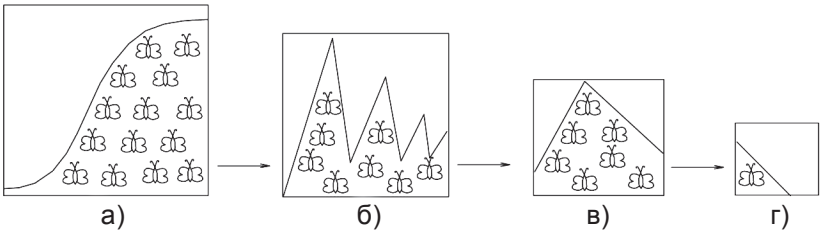


Рис. 93. Динамика кривых численности при уменьшении емкости среды: а—г

в отношении межвидовых взаимодействий, так и в части связи с абиотическим фоном факторов среды. Таким образом, форма кривой роста зависит от конкретных условий среды и почти для каждого вида эта форма может меняться в зависимости от фазы развития экосистемы.

Таким образом, колебания численности не отражают в полной мере параметров емкости среды. Во-первых, колебания происходят всегда посредством биотических факторов, то есть взаимоотношений отдельных видов друг с другом. Во-вторых здесь не рассматривается собственно среда, которая определяет емкость как для изучаемого вида, так и для видов, с которым изучаемый вид конкурирует. В-третьих, формы роста численности являются лишь фазами долговременного колебательного процесса в пределах нормы. В свою очередь амплитуда колебаний может иметь различный диапазон по аутэкологическим, демэкологическим и синэкологическим причинам. В-четвертых, увеличение емкости среды может рассматриваться, когда при выверенных колебаниях численности происходит резкий скачок численности за пределы диапазона колебаний. В данном случае при взятии за основу динамики численности не решается проблема пула биоты и резервов, которые биота может использовать.

Таким образом, во всех трех геосферах (гидросфере, атмосфере, литосфере) емкость среды по отношению к биосфере растет. В атмосфере — за счет ее разреживания и увеличения доли солнечной радиации, фильтрации радиации за счет озонового слоя и при развитии биосферы превалирования биотического фактора в формировании газового состава атмосферы. В литосфере — за счет разреживания осадочных слоев, а также измельчения и перераспределения минеральных частиц. В гидросфере — за счет увеличения

электропроводности в гидросфере в целом и увеличения концентрации органических веществ в пресной воде (Романенко, 1985). При заполнении трех геосфер биотой с наибольшими величинами плотности у границ разделов фаз наблюдаются различные формы изменения плотностей самих геосфер. То есть твердую минеральную среду биота разреживает, а жидкую и газообразную, наоборот, «связывает» в виде органических и минеральных веществ в воде и упрощения химического состава атмосферы при его метаболической, функциональной связанности с биотой, а также увеличении атмосферного давления. В отношении литосферы можно констатировать, что емкость увеличивается при возрастании дискретности среды, причем в части не только численности и биомассы, но и разнообразия. Также прослеживаются два вектора развития биоты в пространстве при взаимодействии с литосферой. Первый — смешение биотической и абиотической компонент или включение в состав биоты минеральной материи в кристаллическом виде. Второй — увеличение дискретности абиотической минеральной среды при относительном сохранении функциональной континуальности биоты, что обусловлено увеличением эффективности получения энергии из более дискретной среды.

Если остановиться на удельных поверхностях, следует отметить несколько важных обстоятельств:

1. Жизнь не могла возникнуть на ровной, сплошной, двухмерной поверхности литосферы без появления дополнительных углов на поверхности, где было бы недостаточно как энергии, так и пространства. Увеличение дискретности в трехмерной неоднородности ландшафта послужило автокаталитическим механизмом в увеличении продукции и разнообразия биоты как по энергетическим, так и по пространственным причинам. Ароморфозы и коэволюция — причины увеличения неупорядоченности биоты в освоении среды, которые и способствовали увеличению неупорядоченности среды обитания.
2. Различные формы живых организмов развивались на удельных поверхностях минеральных толщ, значительно — на порядки — превышающих поверхности монолитных сплошных слоев или поверхностей ландшафтов Земли без учета общей площади мелкодисперсных фракций, включенных в тот или иной минеральный слой и ландшафт. В отношении

трехмерного пространства следует отметить, что биота увеличивала удельный объем пространства, незаполненного минеральной фракцией в виде различных форм пористости, изменяя дискретность фракций и формы их распределения по отношению к самой биоте. Следовательно, возникают два вопроса: первый о фундаментальных ограничениях в развитии биоты в пространстве, обусловленных средой обитания и взаимоотношениями дискретных форм биоты, второй — о соотношении дискретности биотопа и биоты. Решение данных вопросов позволит делать прогноз физических границ распространения биоты в пространстве при имеющихся на данный момент эволюционных наработках и пространственных характеристиках биотопов. Если не брать в расчет разнообразие форм, а опереться на основные типы обмена биоты, взаимодействующие со средой обитания, которых за всю историю развития жизни на Земле можно насчитать всего три, то можно рассмотреть некоторые модели, ограничения и функциональные барьеры в развитии биоты.

8. ПРЕДЕЛЫ И РЕЗЕРВЫ ЕМКОСТИ СРЕДЫ

8.1. Биохимическая интеграция, хемокоммуникации и пределы увеличения плотности живых организмов

Факторы, определяющие плотность организмов в объеме среды. Пределы увеличения плотности дискретных форм биоты в двухмерном и трехмерном пространстве являются одной из главных характеристик емкости среды. Все формы биоты имеют свойственную каждой закономерность разделения в пространстве — определенную среднюю плотность. Эта закономерность обусловлена ресурсами емкости среды и, как правило, закреплена на генетическом уровне посредством ответа реакции организма на химические агенты и физические факторы. Следует выделить три направления исследований, обеспечивших представления о механизмах и формах пространственной дифференцировки живых организмов. Первыми являются наиболее обширные, но разрозненные данные о фактической плотности различных видов, определяемых размером биотопа, которые начали обобщаться лишь к концу прошлого столетия (Численко, 1981; Мусатов, 1994; Китаев, 1994; Алимов, 2006). Вторым является обнаруженный А. Г. Гурвичем у различных живых организмов митогенетический эффект и создание теории биологического поля (Гурвич, 1932, 1944, 1948). Впоследствии изучение полей биологических объектов и влияние этих полей на живые организмы значительно расширилось, и на сегодняшний день число механизмов излучений полей живыми организмами и биомолекулярными структурами быстро растет, но осложняет построение цельной теории в связи с получением данных о значительной сложности в организации и самоорганизации биологических объектов (Пресман, 1968; Павлович, 1981; Бецкий, Кислов, 1990;

Synchronous changes in dark current fluctuations…, 2003). И третьим этапом явилось изучение механизмов хемокоммуникации и биохимической интеграции живых организмов, поворотной точкой которых было открытие «чувства кворума», или плотностно-зависимого эффекта, у микроорганизмов и гидробионтов, то есть способности организмов к коммуникации и координации своих действий, включая снижение плотности особей за счет выделения специальных молекул (Монаков, 1988; Олескин, Ботвинко, Цавкелова, 2000; Ильина, Романова, Гинцбург, 2004; Смольская, Песнякевич, 2006).

Биохимический фон, формируемый биотой, обеспечивает те или иные хемокоммуникативные отношения между различными формами организмов, и также может отличаться в различных средах. Например, в осадках донных отложений в воде и почвенных горизонтах на суше в отдельных толщах биохимический состав среды будет различен по причине локальной изолированности и физико-химических отличий данных сред. Также в растительных сообществах формируется своеобразный биохимический фон, состоящий из углеводородов и других, более сложных веществ (фитонциды, алкалоиды, флавоноиды, каратиноиды, дубильные вещества, кумарины, сапонины), которые и составляют фон хемокоммуникаций. В воде фон молекул хемокоммуникаторов более разнообразен по причине высокой плотности среды. В связи с этим в водных экосистемах биомолекулами хемокоммуникаторами являются азотсодержащие соединения, включающие аминогруппы, а в сухопутных экосистемах — достаточно стабильные и легкие жирные кислоты и липиды, часто приуроченные к твердым поверхностям (Индивидуализирующие вещества…, 1993; Распознавание собаками по запаху…, 1997; Зинкевич, Васильева, 1998; Олескин, Ботвинко, Цавкелова, 2000). Таким образом, в водной и воздушной средах посредством биомолекул хемокоммуникаторов создается специфичный информационный фон. Возвращаясь к формам кривых динамики численности, отметим следующее. Так называемый *J*-образный рост, обусловленный освоением пространства без выработки информационных связей со средой обитания согласуется с информационной концепцией энтропии (Шрёдингер, 2002). В этом случае организмы с *S*-образным ростом характеризуются упорядоченностью информационных связей со средой обитания. Отметим, что данным типом роста характеризуются *K*-стратеги, функционирующие в устойчивых экосистемах.

Общее количество информации для биоты в любом случае растет в историческом контексте хотя бы за счет увеличения коммуникативных связей между различными формами биоты при увеличении разнообразия. И к пространственно-временной неупорядоченности биотопов добавляется информационная неупорядоченность. Неупорядоченная среда обеспечивает биоту не только энергией, но и новой информацией или делает информацию также более дискретной. В этом случае *J*-образный рост, характерный для *r*-стратегов, получает дополнительное объяснение. Таким образом, эволюция и развитие происходят не только в структурно неупорядоченной, но и в информационно неупорядоченной среде.

В отношении биохимического фона, формируемого отдельными химическими элементами, наблюдается следующая картина. В воздушной и водной средах основные хемокоммуникативные связи и доминантность того или иного вида определяются кислородом, азотом и фосфором. В экологических аспектах основное внимание уделяется кислороду и фосфору (Винберг, 1946; Алимов, 2000). Доминантность азота в атмосфере рассматривалась с позиций функционирования подземной биосферы и биосферы осадочных пород, являющейся биофильтром (Заварзин, 1984; Huber, 2015). В молекулах хемокоммуникаторах главным индикаторным элементом становится азот, так как входит в аминогруппы, обязательные в данной группе биомолекул. Так, к молекулам, определяющим «чувство кворума», относятся амины, полиамины, локтоны гомосерина, аминокислоты, пептиды (Олескин, Ботвинко, Цавкелова, 2000). Кроме того, в метаболической части формирования окружающей биоту среды аммиак с аммонием в балансе с нитритными и нитратными комплексами также выполняют стабилизирующие функции, в том числе окислительно-восстановительные. Помимо доминирующей роли азота в атмосфере его функциональная значимость во взаимодействии с подземной биосферой осадков Мирового океана и суши также может быть определяющей как для атмосферы, так и для гидросферы. А. Ф. Алимовым (2000) ранее была обозначена ведущая роль фосфора в информационном аспекте функционирования экосистем. На сегодняшний день накопление данных о роли биологических молекул в окружающей среде, определяющих взаимоотношения живых организмов, ставит азот, как обязательный элемент этих молекул, в один ряд с фосфором. Только фосфор

может быть индикатором в синэкологических исследованиях, а азот — в демэкологических и аутэкологических.

Физическим факторам и полям, влияющим на функционирование биоты, посвящено множество работ. Однако в исследованиях роли физических полей в коммуникативных взаимодействиях организмов успехов не так много. Наряду с теорией А. Г. Гурвича (1944) о роли ультрафиолетового спектра в межклеточных взаимодействиях можно отметить исследования по слабым взаимодействиям в белковых молекулах (Замятнин, 2005), а также о роли слабых взаимодействий в отборе хирольности молекул (Vester, Ulbricht, Krauch, 1959). Попытки выявить влияние гравитационных волн на живые организмы предпринимались неоднократно (Шишковидная железа…, 2014), однако последние открытия в физике в ходе внедрения высокоточного технического инструментария могут в дальнейшем позволить получать более достоверные данные о влиянии этих волн на биоту (Observation of Gravitational Waves…, 2016). Роль электромагнитных и магнитных волн в коммуникациях и общей жизнедеятельности живых организмов изучена в большей мере (Пресман, 1968; Павлович, 1981). Приспособленность цианобактерий и некоторых бактерий к ультрафиолету также свидетельствует о специфике коммуникаций (Штина, Голлербах, 1976) как в отношении фоновой среды, так и во взаимодействиях клеток друг с другом при митогенетическом эффекте (Гурвич, 1932; Поляризационые эффекты…, 2002). Упругие акустические волны более низкой частоты более специализированно воспринимают и, соответственно, производят небольшие животные, например насекомые. Слабые же взаимодействия играют некоторую роль только на биохимическом и биофизическом молекулярном уровнях (Шноль, 1979; Vester, Ulbricht, Krauch, 1959; Замятнин, 2005).

Плотность организмов на сложных поверхностях в пределах химических фонов и специфика биоты. На основе данных о биохимических коммуникациях организмов следует рассмотреть особенности абиотических и биотических трехмерных биотопов в различных средах, влияющих на биохимический фон. Химические фоны и концентрации газов на разделе фаз «газ — твердый субстрат», как говорилось выше, могут иметь гораздо большие лимиты по сравнению с основной толщей среды. Так как в воздушной среде сосредоточена большая концентрация кислорода по сравнению с

водной средой и большая часть биоты на Земле является аэробной, соответственно, плотность организмов на суше может быть гораздо выше. Однако в ходе коэволюции воздушно-наземные формы биоты также адаптировались к лимитам, порогам и определенным концентрациям биологически значимых молекул. Но проблема состоит в том, что сложные трехмерные субстраты в воздушно-наземной среде практически не обрастают, в том числе первичной продукцией. Интенсивное обрастание растениями и бактериальными налетами в наземной воздушно-водной среде наблюдается только в увлажненных районах, где идет обрастание на всех поверхностях, тогда как в водной среде обрастание происходит непрерывно вне зависимости от климатической и ландшафтной специфики. Это обусловлено меньшей энергией когезии на границах «газ — твердая поверхность»; кроме того, микроорганизмы могут развиваться лишь при наличии воды или достаточной влажности в газовой среде. В открытом воздухе микроорганизмы не развиваются, а в основном мигрируют. Поэтому сравнивать плотность организмов на сложных трехмерных субстратах в воздушно-наземной среде с обитающими в воздушных толщах некорректно, так как все наземные организмы приурочены в размножении или миграции к твердым субстратам. А членистоногим и микроорганизмам для освоения сложных трехмерных субстратов на суше, как правило, недостаточно ресурсов вследствие малого количества первичной продукции в виде обрастаний сложных субстратов абиотического происхождения. В связи с этим на искусственных субстратах высокая концентрация воздушно-наземных животных не будет достигнута и всегда будет меньше, чем на биотических поверхностях в виде растений. Поэтому на суше оптимальной в качестве биотопа является поликультура из продуцентов, отличающихся наибольшими удельными поверхностями, разнообразием или продукцией. Гидробионты, приспособленные к сложным поверхностям в водной среде, гораздо более разнообразны в сравнении с воздушно-наземной фауной и флорой по причине большей когезии в водной среде. К этим организмам относятся не только автотрофы, но и прикрепленные и передвигающиеся гетеротрофы. Особую функциональную группу составляют организмы, формирующие колонии и биопленки. Бактериальные надорганизменные образования в природе представлены в большей степени в виде трехмерных дискретных колоний и в гораздо меньшем

количестве — в виде сплошных двухмерных монослоев и биопленок, покрывающих обширные площади (Шапиро, 1988; Ильина, Романова, Гинцбург, 2004). Это обусловлено дискретностью среды обитания, представленной неровными поверхностями минеральных субстратов и их конгломератами и агрегатами, а также особенностями организации биоты при дефиците ресурсов. Ровные двухмерные поверхности в минеральной и живой природе, по всей видимости, составляют менее 1 % площадей удельных поверхностей. Исключения ровных двухмерных поверхностей составляют поверхности отдельных кристаллов для микроорганизмов и отшлифованная в воде галька для некоторых форм перифитона, а также для крупных позвоночных, передвигающихся по поверхности суши. С появлением настоящих многоклеточных их мертвые и живые ткани являлись оптимальным фундаментом и субстратом для формирования биопленок. До этого момента в воде были только минеральные субстраты, с совершенно иными условиями, более характерными для развития колоний, чем биопленок. Второй аспект, связанный с организмами, развивающимися в колониях, биопленках, матах, состоит в том, что эти организмы отличаются более высокой плотностью, сравнимой с плотностью клеток в тканях. Механизмы химической, физико-химической и физической коммуникации в тканевых структурах между клетками и разделенными в пространстве организмами колоний и биопленок несколько различаются. В тканях многоклеточных организмов больше физических — механических, упругих, электрических взаимодействий между клетками, тогда как в остальных аспектах взаимодействия схожи.

Если остановиться на гетеротрофных организмах, осваивающих трехмерное пространство различных сред, можно отметить следующие моменты. Численность и плотность инфауны, адаптированной к высоким концентрациям каких-либо веществ, несколько отличается от передвигающихся в толще воды и воздуха организмов. К ним относятся бактерии, черви, личинки членистоногих. Планктонные формы, такие как простейшие, ракообразные, позвоночные, приспособлены к невысоким фоновым концентрациям органических и минеральных веществ. Организмы, приспособленные к жизни на поверхностях твердых субстратов, такие как обрастания, могут быть толерантны к высоким концентрациям и высоким колебаниям различных веществ из-за специфики жизни на границах раз-

дела фаз в отличие от планктонных и воздушно-наземных форм (Разумов, 1965). Известно, что силы когезии также способствуют аккумуляции органических веществ на границах раздела как фаз «вода — твердое тело», так и «воздух — твердое тело» (Звягинцев, 1973; Зимон, 2002; Суздалев, 2009). Инфауна и почвенные организмы могут быть очень специализированы к высоким фоновым концентрациям биогенов и неорганических веществ, преимущественно газов, однако в этих условиях встречаются и стенобионты. Тем не менее среди инфауны и обрастаний, как в сухопутных, так и в водных условиях, содержится большой резерв эврибионтов по отношению к высоким плотностям градиентов химического фона окружающей среды, то есть видов, приспособленных к высоким концентрациям метаболитов и абиотических компонент.

Вертикальные градиенты плотности биоты в пределах однородных трехмерных субстратов. Удельные поверхности при наличии материала можно увеличивать до бесконечности, а удельный объем при уменьшении может ограничивать и изменять фоновые биохимические показатели. То есть удельные поверхности могут быть увеличены только в пределах оптимальных для вида или биоты в целом фоновых толщ и сфер. Как рассмотрено выше, распространение биоты по вертикали очень ограничено в пределах трех геосфер. Кроме того, вертикальное распространение различных специализированных форм биоты, обусловленное набором физических, физико-химических и химических условий, очень ограничено и составляет величины от нескольких сантиметров до нескольких микрометров (Перфильев, 1972; Романенко, 1985; Звягинцев, 1987). Как правило, чем более специализирован кворум-зависимый организм, тем более узкую по толщине прослойку жизни он занимает. В основном это микроорганизмы, беспозвоночные и большой ряд низших и высших растений. Однако в части биоразнообразия и обеспечения устойчивости функционирования биосферы эти организмы являются ведущими. Так называемый *S*-образный рост, характерный для организмов с «чувством кворума», функционально связан с соответствующими генами (Хмель, 2006; Хмель, Метлицкая, 2006). Метаболически эти организмы очень узкоспециализированы, то есть молекулы, влияющие на их плотность в объеме среды, обусловливают либо апоптоз, либо иную смену функций организма, связанную с воспроизводством или уничтожением части

популяции, либо миграцию из среды обитания. Однако генетически опосредованное чувство кворума, функционально жестко связанное с молекулами хемомедиаторами, наблюдается не у всех вышеперечисленных групп организмов и выражено опосредованно. То же самое касается биологически значимых полей: одни организмы могут длительно выдерживать неблагоприятное воздействие электромагнитных и упругих полей, что также обусловлено качеством среды обитания, у других существуют жесткие лимиты. В связи с этим удельные поверхности и удельный объем могут быть искусственно увеличены только для первой группы организмов. Для второй — стенобионтной группы — удельные поверхности могут быть увеличены в пределах оптимальных биохимических и биофизических фонов. Поэтому нашей задачей было выяснить пределы искусственно увеличенных удельных поверхностей в пределах фоновых условий среды. При этом удельный объем среды должен быть максимально занижен без потери площади удельной поверхности для создания максимально возможной плотности организмов, то есть отличаться наибольшим свободным пространством, которое может быть максимально заполнено передвигающимися по поверхности сложных субстратов организмами или свободно плавающими в среде. Кроме того, это свободное пространство может содержать в разы большее количество питательной среды и ресурсов, занимающих в отличие от минеральной компоненты почв и донных отложений более половины удельного объема среды обитания. В водной среде ввиду ее физических характеристик (большей инертности по сравнению с атмосферой) хемокоммуникации развиты обширнее и охватывают почти всех гидробионтов. В наземной среде ввиду более активного передвижения воздушных масс биологически значимые в хемокоммуникациях молекулы в открытом пространстве газовой среды нестабильны. С помощью искусственных биотопов, представленных высокими удельными поверхностями и небольшим удельным объемом, можно подбирать максимально возможные биотопические пространства для организмов. При этом можно игнорировать химические коммуникаторы и биофизические поля, то есть они могут быть учтены в конкретных специальных случаях.

Нами было изучено заселение беспозвоночными мелковолокнистых мочалок, расположенных вертикальным столбом от дна водоема к его поверхности. Моллюски и хирономиды по высоте губок и

мочалок расселяются в пределах континуальности этих субстратов. Даже если губки и мочалки плотно прилегают друг к другу, в самых нижних слоях этих субстратов численность бентоса гораздо выше, чем в вышележащих слоях. Распространение и расселение зообентоса по высоте пористых материалов имеет определенные лимиты максимальной плотности, не зависящие от удельных поверхностей, выраженные в резком снижении численности на определенной высоте от дна водоема. Более крупные организмы поднимаются, соответственно, на бóльшую высоту по искусственным пористым субстратам. Так, брюхоногие моллюски, которых, скорее, можно отнести к зоофитосу, расселялись на высоту до 15 см от дна водоема при высоте столба мочалок 1 м. На данной высоте (15 см) численность моллюсков снижалась с 275 до 59 экземпляров. У гаммаруса численность резко снижалась — с 36 до 5 экземпляров — на высоте 5 см от дна водоема. У хирономид численность резко обрывается на высоте 1,5—2 см от дна водоема — с 275 до 129 экземпляров. В более плотных по пористости структурах, таких как губки, стабильная плотность хирономид прослеживается до высоты 8—10 см. Это обусловлено, по всей видимости, аккумуляцией биогенных элементов в виде ила и детрита, служащих пищевым ресурсом для хирономид, на большую высоту пористых биотопов. Нематоды и олигохеты распределялись по высоте до 0,5 и 15 см соответственно, поденки — до 1 м, то есть по всей высоте столба воды. Следует отметить, что высоты распространения плотных скоплений организмов от естественных биотопов для одних и тех же видов в различных экосистемах могут несколько меняться в зависимости от ряда экологических условий. Данные, приведенные нами выше, получены на водоемах, лесных и степных экосистемах Южного Урала. В наземных экосистемах, как отмечалось выше, большую роль играет режим увлажнения искусственных мелкопористых субстратов. Тем не менее установленные лимиты распространения плотных агрегаций по высоте пористых материалов свидетельствуют о химических и физических коммуникациях, четко ограничивающих у различных экологических групп организмов границы пространственного расселения. Однако эти лимиты, вероятно, нежестко детерминированы в ходе эволюции и могут меняться от следующих экологических условий среды: флористического и фаунистического состава биоценоза, ландшафтных и климатических

характеристик среды. Также большую роль играют исторические биоценотические связи организма или биоценоза со средой, и при разрыве этих связей в воссоздании среды в искусственных условиях эти лимиты могут значительно меняться, что наблюдается для некоторых культурных видов.

Продукция — деструкция. Вертикальные градиенты плотности беспозвоночных также нами были исследованы на природных растительных субстратах, отличающихся, однако, большей неоднородностью по сравнению с искусственными. На фазе формирования фитоценоза с максимальными показателями удельных поверхностей и удельного объема происходит переход продукции в деструкцию. При этом более высокие коэффициенты P/B у первичных продуцентов в верхних, наиболее интенсивно развивающихся ярусах способствуют соответственно более высокой численности организмов зоофитоса и зооперифитона (табл. 32). Так, на верхних ярусах элодеи канадской, урути мутовчатой и спирогиры выявлена более высокая численность беспозвоночных, причем «нитчатые» водоросли отличались наибольшей численностью заселенных беспозвоночных, в частности брюхоногих моллюсков. При высокой численности беспозвоночных в зарослях «нитчатых» водорослей последние оказываются в химической токсической ловушке, чему способствует не только выделение метаболитов беспозвоночными, но и резкое изменение концентрации газов, выделяемых растениями. Так, в зарослях «нитчатых» водорослей на фазе их максимального развития численность фитофильных беспозвоночных, преимущественно брюхоногих моллюсков, колебалась от 2 тыс. до 5,5 тыс. экз./м^2, а биомасса от 2 до 80 г/м^2 при размерах моллюсков 2—6 мм. При биомассе моллюсков 100 г/м^2 и более, оказавшихся в этих зарослях в замкнутых условиях, в течение нескольких часов происходила гибель всех моллюсков. При этом в природных условиях в зависимости от различных факторов среды гидробионты мигрируют по различным ярусам макрофитов и водорослей, что прослеживается в наших исследованиях и было выявлено другими исследователями (Кравцовой и др.; см.: Натурализация Elodea canadensis Mich. …, 2010). Таким образом, величины максимальной удельной поверхности и объемного обилия первичных продуцентов и биомассы с численностью консументов при учете продукционных и деструкционных процессов могут сигнализировать о

величинах превышения емкости среды для различных групп гидробионтов в биоценозах.

Аналогичная картина наблюдается в органоминеральных комплексах, где лимитирующим фактором становятся минералы, снижающие объем пространства, необходимый для диффузии газов, обеспечивающих метаболизм биоты. Здесь минимальный удельный объем минералов в органоминеральных комплексах наблюдается в обогащенных органическим веществом илах, сапропелях и торфе (см. табл. 4, 5, 18). В этих органоминеральных комплексах, отличающихся минимальным удельным объемом, значительно превалирует органическая компонента, являющаяся одновременно буфером для минеральных реакций и энергетическим ресурсом для биоты. Состав этой органической компоненты при дисбалансе метаболических процессов также может являться индикатором превышения емкости среды, что ведет к токсическим процессам.

В целом можно заключить, что продукционно-деструкционные процессы, лимитированные ограничением ресурсов для биосинтеза, обусловливают механизмы ограничений и лимитов плотности отдельных организмов посредством хемокоммуникаций, биохимических фонов в пределах газовых и жидкостных констант по концентрациям значимых для биоты молекул. В процессе увеличения разнообразия и усложнения у различных форм биоты вырабатываются физические механизмы внутрипопуляционных дистантных коммуникаций.

Расстояние между отдельными клетками. Для рассмотрения пределов плотности клеток также можно проанализировать ткани многоклеточных. Динамику увеличения плотности одиночных клеток можно рассмотреть в следующем ряду: популяции клеток в жидкости — клетки в биопленках и колониях — клетки в тканях многоклеточных организмов. Соединительная ткань многоклеточных организмов составляет 30—50 % по массе, тогда как в биопленках микроорганизмов может достигать 90 %, что обусловлено высокой флуктуацией в метаболических реакциях, меньшей выверенностью системы (Тец, 1998). Вместе с тем это обеспечивает пластичность живой системы, инвариантность развития. Как правило, масса бактерий от массы биопленки составляет 5—35 %. Межклеточный матрикс соответственно — 65—95 % (Costerton, Stewart, Greenberg, 1999; Watnick, Kolter, 2000). Теперь рассмотрим

Таблица 32

Количественные показатели (численность, биомасса, удельная поверхность) первичных продуцентов и консументов различных биоценозов в градиенте вертикальных ярусов

Ярус, высота	Вид растения	Масса растения, г	Удельная поверхность, $м^2/м^2$	Численность зоофитоса, экз.	Биомасса зоофитоса, мг
Река Миасс					
Верхний, 15 см	Спирогира	3	0,0030	2	4
Верхний, 15 см	Уруть мутовчатая	–	0,0210	42	86
Нижний, 15 см		–	0,0168	25	37
Река Миасс					
Верхний, 10 см	Спирогира	–	–	37	66
Нижний, 10 см		–	–	57	114
Залив реки Миасс					
Верхний, 15 см	Ряска двудольная	53	–	130	260
Нижний, 10 см	Спирогира	30	0,0300	159	286
Залив реки Миасс					
Верхний, 10 см	Элодея канадская	27	0,020	64	141
Нижний, 15 см		46	0,022	41	82
Озеро Табанкуль					
Верхний, 15 см	Спирогира	–	–	143	257
Нижний, 15 см		–	–	119	238

плотность клеток в тканях с жидкой средой. Численность лимфоцитов в плазме крови составляет 1—4 млн кл./см^3, что соответствует численности бактериопланктона в наиболее продуктивных участках пресных и соленых вод, приближенных к границам раздела фаз. Плотность эритроцитов на три порядка больше и соответствует плотности бактерий в биопленках. Однако размеры лимфоцитов, тромбоцитов, эритроцитов, нейтрофилов в несколько раз больше бактериальных клеток, поэтому плотность клеток в тканях выше, чем плотность свободноживущих одноклеточных организмов. Плотность клеток в глазах составляет 2—3 млн кл./см^3, что сопоставимо с плотностью лимфоцитов и с численностью бактериопланктона в толще воды. Однако размеры эндотелиальных клеток несколько больше размеров лимфоцитов, поэтому плотность первых выше. Расстояние между остеоцитами превышает размеры самих клеток в несколько раз. Фибриллярные клетки в тканях, как правило, характеризуются более высокой плотностью подобно трихомам прокариот в биопленках. В тех тканях, где важна большая удельная поверхность, клетки расположены менее плотно, как, например, в нервной ткани. За счет дендритов рецепторная поверхность нейрона увеличивается на 3-4 порядка (Гистология, эмбриология, цитология, 2012). В тканях, где необходима выверенность совместных механических действий, клетки укомплектованы более плотно, как, например, в мышечной. Миоциты в некоторых местах могут располагаться на расстоянии друг от друга от нескольких нанометров до 2—3 размеров клеток. Расстояние между отдельными клетками тканей животных и растений, как правило, равно размеру этих клеток и в редких случаях бывает меньше размера самих клеток. Как правило, эта высокая агрегация наблюдается в специальных функциональных зонах. Малая доля межклеточного пространства в тканях обусловлена жестко дифференцированными функциями, то есть специальными органеллами, обеспечивающими метаболизм. Это позволяет клеткам во многих тканях располагаться более плотно к другу, что интенсифицирует функции тканей, сложенных этими клетками, при этом происходит экономия пространства, так как клетки в трехмерном пространстве расположены более компактно. Более экономное расположение тканей, клеток и молекул внутри многоклеточных живых организмов обеспечивает увеличение удельных поверхностей, выполняющих ряд функций на разделах

различных субстратов. Известно, что внутри живых организмов удельные поверхности, выполняющие информационные и метаболические функции, также на порядки превышают поверхность организма и внешнюю поверхность отдельных тканей, выполняющих эти функции. Так, длина ДНК в организме человека составляет 1011 км (Сойфер, 1998). У человека общая площадь обонятельных клеток составляет около 7 см^2, у собаки — до 400 см^2 (Распознавание собаками по запаху…, 1997; Зинкевич, Васильева, 1998). То есть в зависимости от отельных функций площадь тканей, клеток и молекул может варьироваться в пределах нескольких порядков. И, так как биота внутри своей организации использует максимальное увеличение удельных поверхностей, с экологических позиций, биота должна стремиться так же оптимально использовать пространство окружающей среды. Однако, учитывая вышерассмотренные характеристики емкости среды, можем констатировать, что биота увеличивает пространство окружающей среды только в объемах тех сред и пространств, которые охватываются ее функциональной активностью. При этом величины пространственной вариативности внутренней организации живых организмов демонстрируют соответствующий потенциал для увеличения емкости среды, окружающей биоту.

В свою очередь внешняя поверхность животных на уровне микровыростов, так же как и у растений, демонстрирует весьма значительные величины. Удельная поверхность животных так же в разы и на порядки превышает фактическую площадь развернутой поверхности тела. Причем это относится как к позвоночным животным, так и членистоногим. Так, площадь поверхности пчелы с учетом волосков составляет 200 см^2, кошки с учетом шерсти — 4,2 м^2, а поверхность морской выдры, обладающей более плотной шерстью, — 1500 м^2 (Amador, Hu, 2015). Однако большие удельные поверхности у животных помимо гидрофобности выполняют иные функции — термостабилизации, газовой фиксации и др. То есть пределы удельных поверхностей тканей животных также определяются экологическими функциями, но для симбионтной биоты выполняют в большей степени климатическую функцию. У растений удельные поверхности в большей степени определяют продуктивную и энергетическую функции для симбиотических организмов. Таким образом, ограничения в пространственной плотности орга-

низмов, как и удельных поверхностей их тканей, клеток и молекул, лимитируются экологическими факторами и в большей степени обусловлены энергетическими ресурсами окружающей среды.

Таким образом, информационный аспект в коммуникациях организмов может рассматриваться со следующих позиций. Возможно, в плотностно-зависимой коммуникации фактор возрастающей дискретности, то есть возрастание расстояний между организмами по мере увеличения их размеров, определяется оптимизацией передачи информации при конкурентном функционировании биоты. То есть электромагнитные, упругие, гравитационные волны, некоторые слабые взаимодействия используются организмами, и физические параметры этих волн и взаимодействий определяют оптимальное расстояние между организмами для передачи информации. Восприятие данных волн также проявляется в различных структуре и конфигурации молекул, расположенных в клеточных стенках, и роли их послойной структуры, фиксирующей абиотические воздействия. То же самое касается выделения и восприятия биологически значимых молекул в так называемом чувстве кворума. То есть информация от одной дискретной жизни к другой должна передаваться максимально быстро с учетом физических параметров полей. По мере уменьшения размеров организмов механизмы восприятия волн и хемокоммуникаторов молекулярными и клеточными структурами работают в виде каскада по структуре своей организации, опять же для оптимизации передачи информации. Вторым фактором уменьшения размеров организмов в среде с соответствующем увеличением их плотности являются метаболические константы. Уменьшение размеров организма обеспечивает ускорение интенсивности обмена и, соответственно, увеличение скорости использования организмом ресурсов среды (Винберг, 1956; Мусатов, 1994; Горшков, 1995). Однако энергетическая составляющая, обусловленная метаболическими свойствами, при данном рассмотрении является вторичной или зависит от информационного характера коммуникаций, так как известно, что плотность различных организмов и их размеры могут значительно варьироваться в зависимости не только от объема ресурсов среды, но и от условий и стимулов воспроизводства, не всегда связанных с ресурсами биотопа, иными словами, с информацией, получаемой популяцией или биоценозом для дальнейшей продукции или деструкции. И в ряде случаев наблюдается

переуплотнение организмов в ограниченной по пространству или ресурсам среде обитания, что и сопровождается гибелью или миграцией организмов на другие биотопы.

Посредством искусственных субстратов биотического и абиотического происхождения можно увеличить плотность биоты в трехмерном пространстве в отношении как одноклеточных организмов, так и многоклеточных. Это позволит не только получить данные о максимально возможных величинах плотности, но и изучить физиологические процессы, происходящие при высоких агрегациях различных организмов.

8.2. Пределы плотности организмов при увеличении удельных поверхностей абиотических субстратов и ограничении объема среды

Подбор искусственных абиотических субстратов. Искусственные субстраты для привлечения животных в водных и наземных экосистемах используются достаточно давно. С середины прошлого столетия это направление получило широкое распространение как в водных (Алексеев, 1962; Коблицкая, 1963, 1966; Кожевников, 1974; Искусственные рифы…, 1987, 1990; Вышкварцев, Лебедев, 1999, 2003; Попова, 2004), так и в наземных (Мельниченко, 1949; Гептнер, Морозова-Турова, Цалкин, 1950; Положенцев, Довнар-Запольский, 1953; Малярская, 1953; Высоцкая, 1953; Высоцкая, Даниел, 1973) экосистемах. В этом направлении практика зачастую опережала теоретические и научные обоснования. В водных экосистемах использовались искусственные рифы, преимущественно для привлечения рыб, позже для обеспечения их функциональными биотопами и культивирования других беспозвоночных: водорослей, кораллов, моллюсков, полуводных насекомых и т. д. В наземных экосистемах привлечение животных осуществлялось преимущественно биотическими субстратами в виде лесозащитных полос при создании агроландшафтов (Строков, 1950; Охрана полезащитных птиц и зверей, 1963; Птицы искусственных лесонасаждений, 1965; Акклиматизация и гибридизация…, 1969; Экологические основы…, 1982; Павловский, 1985; Рудоискатель, Николаенкова,

Фадеев, 2009). На сегодняшний день появилась необходимость создания искусственных биотопов с оптимальными характеристиками для биоты, отвечающими всем функциям жизнедеятельности: воспроизводство, питание, расселение. Особенно это касается водной среды, где при создании рифов для верхних трофических звеньев не учитывалась специфика этих искусственных биотопов для первичных продуцентов. Позже стали появляться комплексные биотопы — биоплато (Оксиюк, Олейник, Якушин, 1979; Савельева, Эпов, 2000; Биоплато как способ доочистки…, 2009). В наземных экосистемах используются более специализированные системы для искусственного воспроизводства и развития — это разделившиеся отрасли животноводства, птицеводства, пчеловодства, лесоводства, агрокультуры и т. д. Вполне очевидно, что на сегодняшний день оптимальными могут считаться биотопы, обеспечивающие биоту всех трофических звеньев не только устойчивым характером развития и воспроизводства, но и эволюции. Если в частных прикладных случаях отбор эволюционных признаков искусственно реализуется посредством селекции и генетики, то у природы также должен быть резерв, не зависящий от антропогенного фактора, резерв при оптимальных и увеличенных площадях биотопов, разнообразных по качеству, потому что с увеличением удельных поверхностей в городах для человеческих популяций, часто называемых эмерджентными, обедняется биотопическое разнообразие, удельные поверхности, объемы и емкость среды в целом на прилегающих к крупных агломерациям природных и природно-антропогенных системах. Одновременно происходит уменьшение площадей биотопов с большими удельными поверхностями, устойчивой структурой, разнообразием биоты и дифференцировка энергетических потоков. То есть снижается доля лесов, разнообразных и многоярусных экосистем. Использование *r*-стратегов с высокой продуктивностью создает ландшафты с неблагоприятными и неустойчивыми биотопическими условиями для консументов различных порядков и для *K*-стратегов в целом. Данная проблема не только общепринята и признана большинством экологов в части негативных последствий нарушения структуры основных биомов, но и получает все больше данных о низкой энергоэффективности использования *r*-стратегов ввиду необходимости использования больших внешних энергозатрат (Алимов, 2000). Иными словами, необходимо увеличение

удельных поверхностей и емкости среды для различных форм биоты и биоценозов в целом, с одной стороны, но и создание условий для развития не только *r*-стратегов, но и *K*-стратегов — с другой.

Искусственные биотопы требуют на сегодняшний день не только создания оптимальных климатических и ландшафтных условий, но и экспериментальных проверок по лимитам плотности различных организмов. Искусственные биотопы из губок и ватных синтетических волокон отвечают широкому диапазону величин удельной поверхности и удельного объема. В первую очередь данные субстраты позволяют значительно увеличить удельные поверхности без существенной потери удельного объема, то есть без снижения трехмерного пространства, заполненного газовой или жидкой средой. Различная степень пористости создает специфичные микроклиматические условия. Однако сам субстрат, состоящий из органических и минеральных полимеров, также может использоваться как пищевой ресурс — в зависимости, от того, какая экологическая и метаболическая группа будет его использовать: грибы-сапрофиты, бактерии-гетеротрофы, бактерии-автотрофы, растения-автотрофы, животные гетеротрофы. Характер смешения газовой и жидкой сред при заполнении порового пространства также может быть специфичен: например, увеличение влажности в поровой среде воздушного пространства, а также задержание воды с различными газами в порах диаметром менее 1 мм и свободное распространение жидкости в порах толщиной 5 мм. В воздухе начиная с высоты 1,5—2 мм от поверхности твердого субстрата свободно распространяется воздух, обеспечивающий последующее распространение микроорганизмов; на высоте менее 1 мм от поверхности твердого субстрата располагается ламинарный слой воздуха, который практически неподвижен (Грегори, 1964). Гидрофильность и гидрофобность поверхности могут незначительно увеличивать или уменьшать толщину слоя текущей жидкости или движения воздуха, прилегающего к твердой поверхности.

Биотопы, подобные вате или базальтовым волокнам, отличаются наибольшими величинами удельной поверхности и наименьшим удельным объемом и отвечают максимальным величинам пространственно-биотопической емкости среды. Эти биотопы оптимальны для всех трофических и метаболических форм биоты — водорослей, грибов, бактерий. Для бактериальных биопленок оптимальным

биотопом являются губки с шириной соединяющихся, сплошных поверхностей в виде капилляров не менее 10 мкм. Важен и характер поверхности, позволяющий поселяться тем или иным формам микроорганизмов. В случае ширины поверхности субстрата менее 5 мкм на нем формируются преимущественно колонии. Однако характер формирования биопленок и колоний на субстрате заданной формы и размера определяется в первую очередь видом и формой микроорганизма. Удельная поверхность слоя ваты толщиной 1 см может достигать десятков квадратных сантиметров на 1 $см^2$, при увеличении толщины ватного субстрата удельная поверхность может составлять сотни и тысячи квадратных сантиметров на 1 $см^2$. Гибкие органические полимеры фибриллярного типа обеспечивают большой объем для заселения биотой, который может меняться посредством развития биоты, что очень важно. Удельные же поверхности могут меняться в зависимости от целей культиватора в отношении того или иного вида. Удельные поверхности важны в первую очередь для заселения их водорослями и различными формами обрастаний автотрофного и гетеротрофного типа. Количество влаги зависит от степени изолированности субстрата или биотопа от окружающей среды и температуры этой среды. Для наземной среды оптимальный экспериментальный биотоп — субстраты из ваты и базальтовых волокон и мочалки или сгустки проволоки для энтомофауны. Для водных организмов помимо ватных субстратов это губки с диаметром пор 0,5—5 мм и изделия типа мочалок для более крупных беспозвоночных: моллюсков, водорослей и рыб. Второй путь — это природные материалы в виде минералов и горных пород мелких фракций, заключенных в пористые резервуары из сетки для аккумуляции влаги. Таким образом, можно разделять плодородный гумусовый слой, обогащенный биогенами и органическими соединениями, в пространстве в виде горизонтальных, вертикальных слоев. Для оптимизации использования целесообразно расположение биотопических горизонтов под разными углами с учетом фотических, аэродинамических и климатических в целом условий. Вертикальные столбы из ваты высотой 1 м, помещенные в пластиковые трубы и полиэтиленовые пакеты, расположенные вертикально над поверхностью почвы, показали следующие результаты. Споры и конидии грибов в вате показали высокую плотность их распределения и высоту расселения вплоть до самых верхних

горизонтов. Водоросли, как правило, занимали верхние слои. Вата посредством грибов может расширяться и, наоборот, стягиваться. Энтомофауна в большинстве случаев не расселялась по ватным субстратам.

Теперь рассмотрим механизмы увеличения поверхностей искусственных синтетических материалов и максимальные величины плотности организмов более подробно в серии экспериментальных работ.

Плотность организмов в различных по пористости, удельному объему и удельным поверхностям искусственных биотопах. Для используемых в исследованиях синтетических губках были найдены характеристики удельного объема. Для губок с порами 4—3 мм удельный объем составил 4 %, с порами 2 мм — 6 %, 1 мм — 8 %, 0,5 мм — 10 %. Искусственные губки, заселяемые различными гидробионтами, являются аналогами искусственных рифов. Только организмы, их заселяющие, состоят из самых маленьких гидробионтов, начиная с бактерий и заканчивая организмами микробентоса и перифитона. Однако условия существования этих организмов в губках существенно отличаются, например, от условий донных отложений, где удельный объем илов, песчаников, гравия и галечника характеризуется более значительными величинами, как правило, составляющими 50—70 % и более. В отношении водных растений, характеризующихся схожими с губками величинами удельного объема (0,2—15 %), можно отметить специфику метаболизма и функциональную роль их как продуцентов, оказывающую влияние на плотность организмов. Кроме того, форма и размер пор строже ограничивает размерный спектр организмов поселенцев. Характер заселения губок с различным диаметром пор имел свои особенности (табл. 33). Наибольшая численность гидробионтов отмечалась в различных по диаметру порах губок, установленных на различных биотопах. В целом кривые распределения наибольшей численности в губках с разным диаметром пор характеризовались кривой с одним пиком, двумя пиками и нелинейным плавным снижением численности (рис. 94).

Для нематод оптимальные поры составляли 1—1,5 мм, для хирономид — 1—2 мм, для моллюсков и свободноплавающих простейших — 2—6 мм (табл. 34, 35). Это обстоятельство дает все основания полагать, что оптимальные диаметры или ячейки

Таблица 33

Заселение губок с различным диаметром пор бентосными и бенто-пелагическими беспозвоночными в различных водоемах, экз.

Горизонт губок	Диаметр пор			
	4 мм	**2,5 мм**	**1,5 мм**	**1 мм**
Залив реки Миасс				
Верхний	18	7	5	1
Средний	10	7	–	–
Нижний	12	4	3	3
Итого	**40**	**18**	**8**	**4**
Группа организмов	Моллюски, поденки, ракообразные, олигохеты, ручейники, жуки	Ракообразные, олигохеты	Ракообразные, олигохеты, ручейники	Поденки, олигохеты, ручейники
Река Миасс				
Верхний	30	9	18	7
Средний	–	–	–	–
Нижний	17	5	11	7
Итого	**47**	**14**	**29**	**14**
Группа организмов	Ручейники, поденки, пиявки, моллюски, ракообразные	Хирономиды, ручейники, ракообразные	Олигохеты, ручейники, ракообразные	Олигохеты, хирономиды, поденки, жуки, моллюски, ракообразные
Озеро Табанкуль				
Верхний	5	98	71	32

Окончание табл. 33

Горизонт губок	Диаметр пор			
	4 мм	**2,5 мм**	**1,5 мм**	**1 мм**
Озеро Табанкуль				
Средний	36	129	81	–
Нижний	52	275	89	106
Итого	**93**	**502**	**241**	**138**
Группа организмов	Хаобориды, хирономиды, поденки, ручейники, ракообразные	Хаобориды, хирономиды, поденки, олигохеты, ручейники, ракообразные	Хирономиды, личинки стрекоз, ручейники, ракообразные	Хирономиды, насекомые, ракообразные

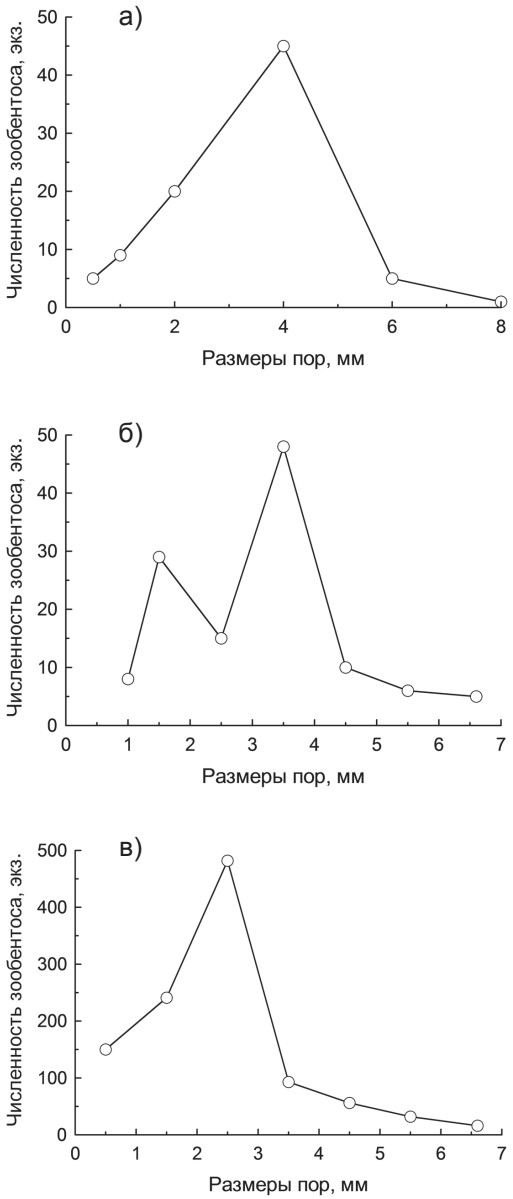


Рис. 94. Распределение численности зообентоса в различных порах губок: а) залив реки Миасс, б) река Миасс, в) озеро М. Табанкуль

в качестве биотопов могут быть найдены для всех видов не только инфауны, но также планктонных и перифитонных форм. Наши ранние исследования по заселению четырьмя культурами бактерий (*Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, *Enterococcus faecalis*) царапин различного диаметра на стекле показали, что *Pseudomonas aeruginosa* и *Staphylococcus aureus* имели статистически значимую связь с царапинами определенного размера — 7,8 мкм (Корляков, Нохрин, Арсентьева, 2015; Пояркова, Корляков, 2016). По данным других исследователей, в наборе пор от 0,8 до 220 мкм больше всего бактерий адсорбировали поры размером 1—5 мкм (Messing, Oppermann, 1979). В наземных экосистемах аналогом биотических пор и полостей являются домации растений, заселяемые муравьями, клещами и другими членистоногими (Кузьмин, 2009). В целом в наших экспериментах на некоторых биотопах наблюдалось увеличение численности в более низких ярусах — озеро Табанкуль; на других, наоборот, в более высоких ярусах — залив реки Миасс (см. табл. 33). Как правило, донные организмы, такие как инфауна и моллюски, тяготели к нижним ярусам губок. Зоофитос (личинки амфибиальных насекомых), наоборот, тяготел к верхним ярусам губок. Однако в целом максимальные показатели численности и биомассы достигались преимущественно водными беспозвоночными — брюхоногими моллюсками и массовыми личинками хирономид.

Перифитон и зоофитос характеризовались следующими особенностями. В экспериментальных искусственных условиях по сравнению с природными водоемами количество моллюсков, заселяющих губки с порами 3—4 мм, было ниже и составило в среднем 2 экземпляра на слой губки толщиной 1 см (см. табл. 34, 35). В более крупных порах диаметром 2 мм количество моллюсков было выше и доходило до 6 экз. на горизонтальный слой толщиной 1 см (см. табл. 35). При этом в губках с маленькими порами численность моллюсков возрастала к верхним горизонтам, где и наблюдались максимальные значения численности. По всей видимости, это объясняется большим количеством перифитона на губках с маленькими порами, который служит кормом для моллюсков (рис. 95). Глубина зарастания первичными продуцентами поверхности пор губок с увеличением размера этих пор также росла ($p = 0{,}004$). Так, в губках с порами размером 0,5 мм глубина проникновения водорослей и цианобактерий в глубину губок составила 0,1 см, с порами размером

Таблица 34

Численность гидробионтов в губках с различным диаметром пор из водоочистных сооружений (аэротенков), экз.

Диаметр пор, мм	**Группа гидробионтов**			
	Поверхность аэротенка			
	Одноклеточные	**Хирономиды**	**Нематоды**	**Моллюски**
0,5	30	11	13	0
1	45	30	36	1
1,5	48	45	54	4
2	48	20	24	8
	Глубинный слой аэротенка			
	Нематоды	Хирономиды	*Aelosoma hemprichi*	*Paragordiidae*
0,5	15	–	7	–
1	30	15	35	–
1,5	51	17	37	2
2	36	22	32	–

Таблица 35

Заселение губок различного размера с различным диаметром пор в аквариуме

Гидробионты	Размер губок и пор			
	Губка 4 × 4 см с порами 2 мм		Губка 1,5 × 1,5 см с порами 1 мм	
	Номер пробы			
	1	2	3	4
Моллюски	2	4	–	–
Бактериальный налет	На поверхности губки	На поверхности губки	На поверхности губки	На поверхности губки
«Нитчатые» водоросли	Обрастание на 0,5 см внутрь губки	Обрастание на 0,5 см внутрь губки	Обрастание на 0,2 см внутрь губки	Обрастание на 0,2 см внутрь губки
Sphaerotilus natans	+	+	–	–

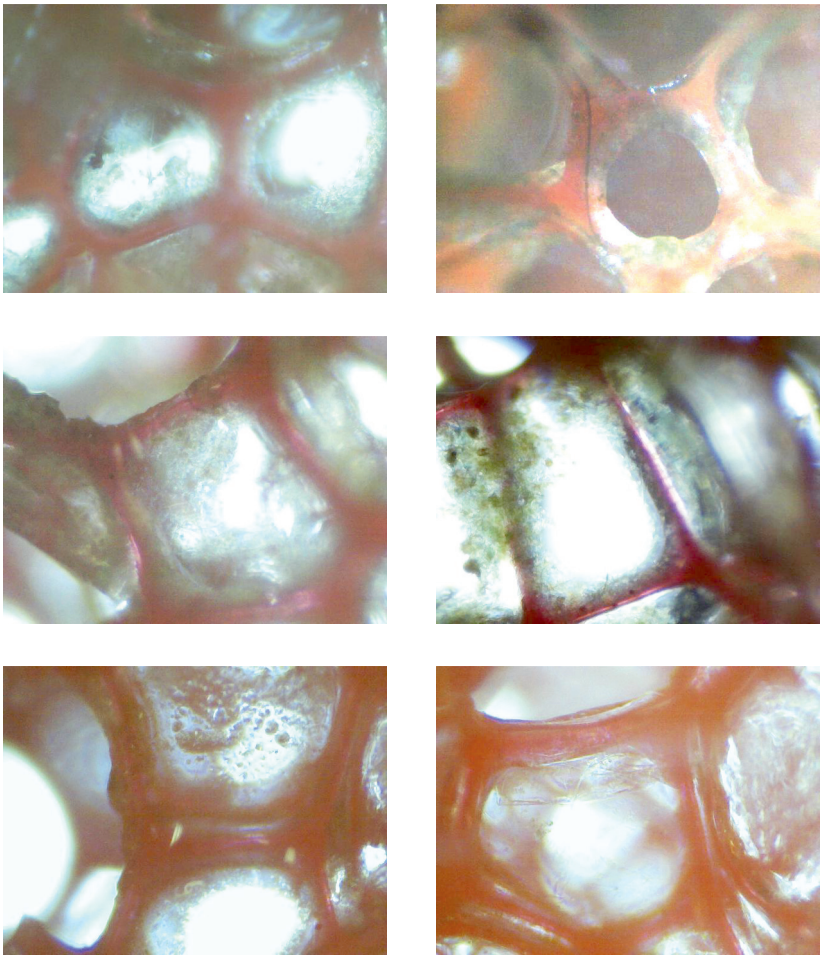


Рис. 95. Зарастание пор губок колониями цианобактерий и водорослей

1 мм глубина зарастания составила 0,2 см, с порами 2 мм — 0,5 см, с порами 4 мм — 1 см, с порами 6 мм — 2,5 см, с порами 10 мм — 12 см. Водоросли распространяются в глубину пористого материала в зависимости от интенсивности света (рис. 96).

Второй причиной миграции моллюсков в верхние слои губок может служить дефицит кислорода в нижних слоях губок

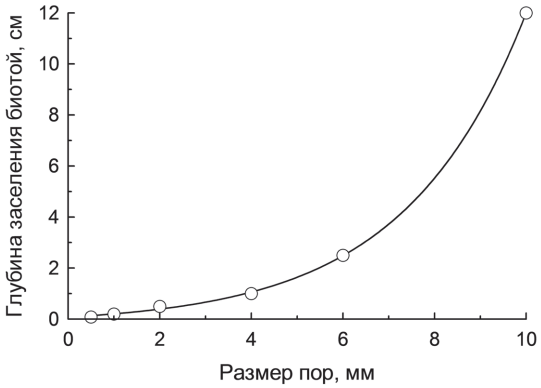


Рис. 96. Зависимость глубины заселения биотой обрастаний (преимущественно водорослей и цианобактерий) губок в зависимости от размера пор этих губок

с маленькими порами. Структура пористого материала, безусловно, влияет на глубину распространения трихомных и «нитчатых» обрастаний. В этом моменте большую роль играют организация сложных структур обрастаний (колоний, биопленок, матов), характер их дискретности и континуальности или способность связывать различные неживые дискретные поверхности. В случае биопленок и монослоев бактерий мы можем наблюдать максимальную плотность именно этих структур. Для этого необходим пористый материал с максимальными удельными поверхностями, минимальным удельным объемом и толщиной пор и каналов, лишь незначительно превышающих толщину самих биопленок. То есть общий объем субстрата или биотопа может быть большого диаметра, но поры, из которых он состоит, должны быть максимально тонкими, чтобы характеризоваться наибольшими удельными поверхностями. Причем поры должны быть не изолированы, а соединяться между собой. Это определит особенности формирования на них двухмерных обрастаний — биопленок, матов, полипов и т. д. Искусственные субстраты с подобными величинами поверхностей и объема созданы опять-таки по подобию надорганизменных структур живых организмов — «нитчатых» бактерий, цианобактерий, водорослей и грибов. Причем альгобактериальные маты и заросли «нитчатых» водорослей при

максимальном биоразнообразии отличаются наибольшим удельным объемом биотического субстрата, полностью заполненного биотой и максимальными удельными поверхностями. То есть значительно большей плотностью отдельных тканей, органов и организмов в трехмерном пространстве по сравнению с высшими растениями. В этом направлении при культивировании данной биоты мы можем ожидать два аспекта: первый — влияние чувства кворума на развитие биопленок в их максимально плотном распределении в трехмерном пространстве; второй — создание биопленками и колониями максимально сложных структур, соединяющихся между собой и, наоборот, разрывающихся. То есть в данном случае можно изучить именно пространственную и структурную устойчивость бактериальных биопленок и колоний в аспекте дискретности и континуальности. В первом случае можно исследовать, одинаково ли кворум влияет на отельные клетки и на клетки в межклеточном матриксе.

Наши исследования показали, что диаметр связывания дискретных твердых субстратов цианобактериальными матами в пресных и морских средах или расстояние между твердыми частицами, на которых формируется мат, не может превышать 5 мм (рис. 97). Для грибов в наземных экосистемах эти расстояние составили 5—10 мм, а бактерии не связывают биопленками даже поры размером 0,5 мм, а покрываются разрозненными трехмерными колониями (рис. 98). Однако в этом аспекте необходимы отдельные обширные исследования, которые позволят выявить устойчивость и способность связывать дискретные субстраты биопленками и матами на различных расстояниях и в различных условиях среды.

Для зоопланктона выявлены закономерности. Заселение губок планктонными ракообразными *Ostracoda*, которые характеризуются временным прикреплением к субстрату, показало следующие результаты (табл. 36). В нижних горизонтах выше численность как живых, так и мертвых остракод. С увеличением размеров пор численность организмов возрастает. Число мертвых клеток увеличивается в маленьких порах, размером 0,5 и 1 мм. Это обусловлено как механическим застреванием ракообразных в порах, так и возможной смертностью в связи накоплением токсичных метаболитов. То есть гидробионты оказываются в токсичной ловушке. С увеличением размера пор доля мертвых организмов снижается.

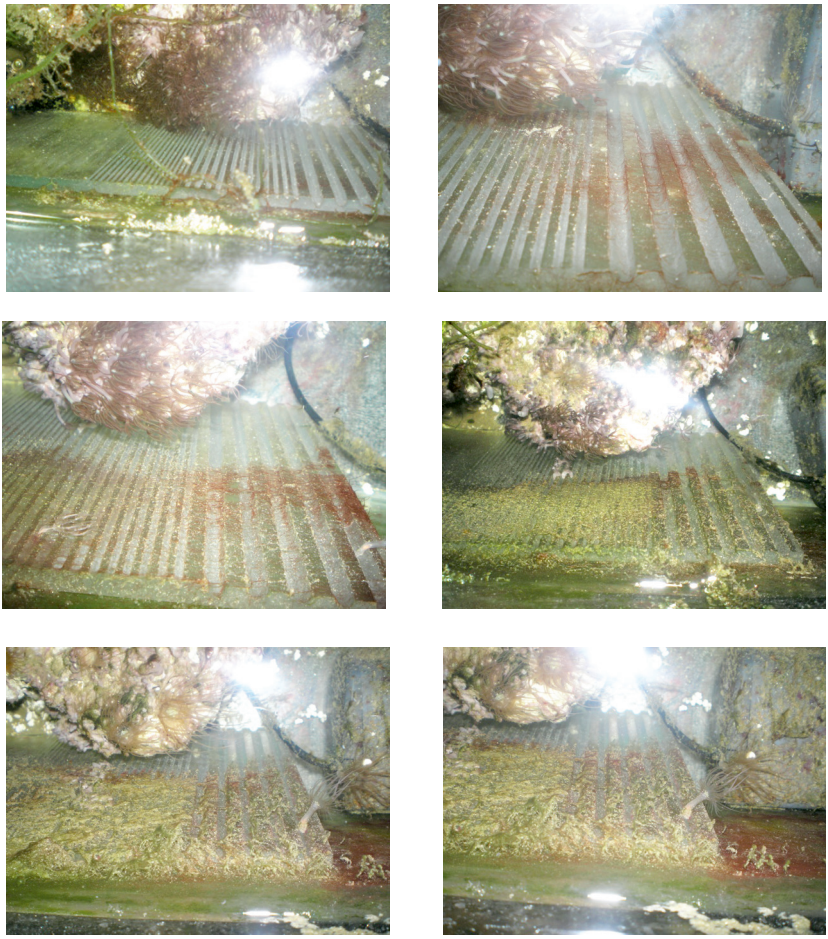
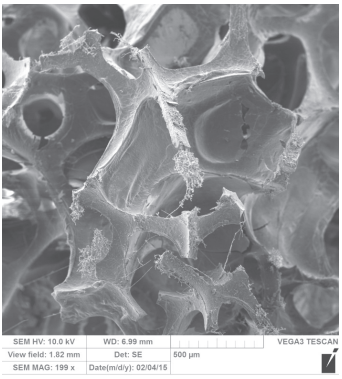
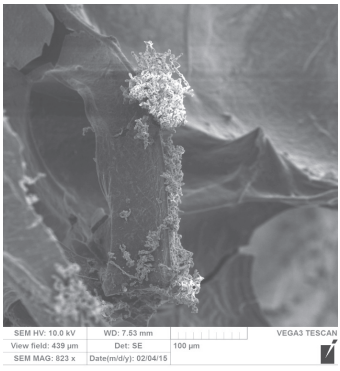
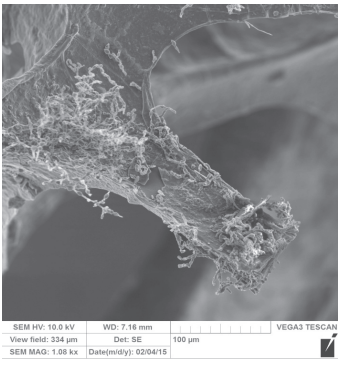


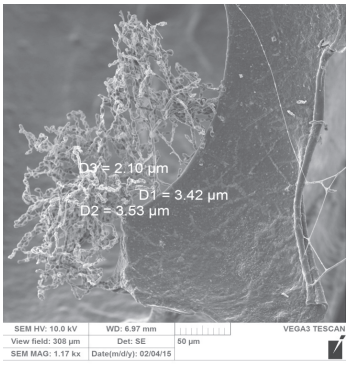
Рис. 97. Обрастание морскими водорослями в аквариуме стекла с различными по размеру бороздами: в первые фазы развития бурые эукариотические водоросли связывают все виды борозд, в дальнейшем при фазе развития цианобактерий на бороздах размером 5 мм маты начинают прерываться

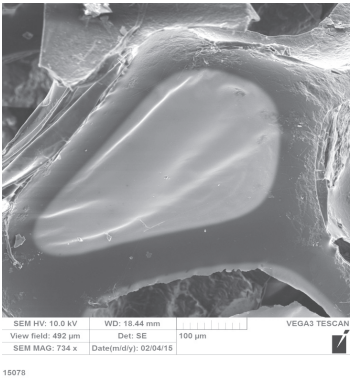
По истечении более длительного времени общая численность ракообразных снижается, особенно с увеличением размера пор, при этом также уменьшается доля мертвых организмов. В больших по размеру губках (8—12 см^3) число мертвых клеток относительно











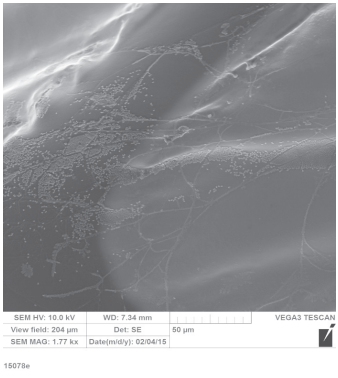


Рис. 98. Заселение полистироловых губок грибами и бактериями

Таблица 36

Заселение и смертность планктонных ракообразных в губках объемом 2 см^3 с различным диаметром пор, экз.

Горизонт губок	Поры 0,5 мм		Поры 1 мм		Поры 2 мм	
	Живые	**Мертвые**	**Живые**	**Мертвые**	**Живые**	**Мертвые**
Экспозиция 2 дня						
Верхний	3	0	3	21	5	1
Средний	7	17	6	17	16	8
Нижний	17	14	24	40	54	33
Итого	**27**	**31**	**33**	**78**	**75**	**42**
Экспозиция 1 неделя						
Верхний	0	2	2	4	9	3
Средний	0	5	2	6	23	7
Нижний	7	9	7	13	9	61
Итого	7	16	11	**23**	**41**	**71**
Экспозиция 2 недели						
Один слой	41	25	34	0	10	0

маленьких губок (2 см^3) значительно увеличивается, живые при этом не достигают высокой численности (табл. 37). Со временем, так же как и в маленьких губках, снижается доля живых и мертвых организмов. При этом важно отметить, что при невысокой толщине пористых материалов мертвые гидробионты практически отсутствуют. Это может быть объяснено тем, что у гидробионтов хватает физиологических возможностей активно передвигаться по относительно узким субстратам и покидать в случае неблагоприятных условий эти искусственные биотопы. Здесь нами экспериментально был найден оптимальный размер самих губок для определенного размера пор, при котором организмы не задыхаются (рис. 99). В этой зависимости выявлена статистически значимая связь ($p = 0{,}004$). То есть с уменьшением размера пор размер самих губок, являющихся биотопом, также должен уменьшаться, так как с уменьшением пор уменьшается интенсивность диффузии газов и продуктов метаболизма.

Для выявления специфики условий среды обитания живых организмов в мелкопористых субстратах нами были определены состав и количество органических веществ в воде из этих субстратов и в окружающей эти сложные биотопы воде. Вода выжималась

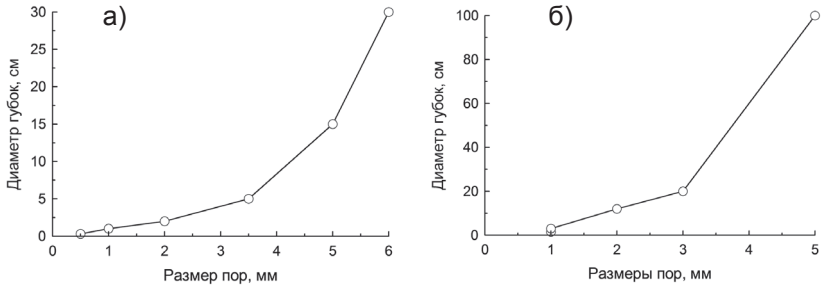


Рис. 99. а) максимальный диаметр губок в зависимости от размера пор, при котором наблюдается наибольшая численность гидробионтов без увеличения смертности. Для 5—6 мм данные получены на моллюсках
б) максимальный диаметр губок в зависимости от размера пор, при котором наблюдается наибольшая численность беспозвоночных без увеличения смертности, рассчитанная для наземных экосистем

из губок и «нитчатых» водорослей после развития в этих биотопах различных беспозвоночных. Изучение концентраций органических веществ в синтетических губках, «нитчатых» водорослях и пелагической толще воды показало следующие результаты (табл. 38). В водорослях накапливалось большее количество гидрокарбонатов и нитритов. Нитраты и гирофосфаты не имели особой приуроченности к воде из определенного биотопа, хотя в целом можно отметить, что уменьшение биоты в зарослях сказывается на уменьшении нитратов и увеличении нитритов в мелкопористых биотопах. В данных исследованиях это проявляется в выедании рыбами и креветками микроорганизмов, поселяющихся на водорослях. Главной особенностью является повышенное содержание гидрокарбонатов в зарослях «нитчатых» водорослей. В губках концентрация гидрокарбонатов уже не имеет такой разницы с водой в сравнении с биотопами водорослей. Вместе с тем в губках значительно увеличивается доля аммония, нитритов и нитратов, что является следствием накопления продуктов метаболизма с белковым содержанием, характерным для жизнедеятельности животных. То есть подбором живых и неживых субстратов и биотопов можно создавать такие условия среды, чтобы обеспечивать оптимальный уровень pH, диапазон окислительно-восстановительных и продукционно-деструкционных процессов.

Таблица 37

Заселение и смертность планктонных ракообразных в губках размером 8—12 см^3 и порами диаметром 1 мм

Горизонт губок	3 дня		1 неделя		4 недели	
	Живые	**Мертвые**	**Живые**	**Мертвые**	**Живые**	**Мертвые**
Верхний	15	92	16	3	11	6
Нижний	23	160	43	36	11	6
Итого	**38**	**252**	**59**	**39**	**22**	**12**

Таблица 38

Главные ионы, органические вещества и микроэлементы в пористой воде из губок и открытой толще воды, а также в зарослях «нитчатых» водорослей

	Описание биотопа — субстрат с гидробионтом							
	Водоросль с креветками		**Водоросль с гуппи**		**Водоросль без гидробионтов**		**Губка с остракодами**	
	пор.	**пел.**	**пор.**	**пел.**	**пор.**	**пел.**	**пор.**	**пел.**
Главные ионы								
HCO_3^-	314,6	143,8	182,5	107,1	379,7	325,5	497,4	451,5
Cl^-	21,2	20,8	40,5	40,6	66,0	65,8	37,6	37,9
SO_4^{2-}	132,9	137,7	204,1	197,8	330,4	300,3	234,3	244,2
K^+	6,4	5,4	5,5	2,2	14,1	11,8	10,0	8,3
Na^+	29,8	30,1	27,9	41,1	85,2	82,2	67,3	65,4
Mg^{2+}	32,2	32,1	30,8	50,6	82,0	80,0	69,3	66,1
Ca^{2+}	59,1	53,2	50,9	38,0	85,8	82,1	110,8	102,0
Азот и фосфор								
NH_4^+	0,072	0,060	0,032	0,069	0,043	0,072	0,116	0,037
NO_2^-	0,0194	0,0108	0,0278	0,0052	0,0080	0,0133	0,0139	0,0085
NO_3^-	0,16	0,53	0,69	0,10	3,43	0,50	1,01	0,05
HPO_4^{2-}	0,14	0,47	0,24	0,24	0,59	0,91	1,75	0,59
Микроэлементы								
F^-	0,12	0,03	0,13	0,19	0,17	0,27	0,32	0,30
Ba^{2+}	1,17	1,11	1,18	1,32	2,56	2,33	3,25	2,36
Sr^{2+}	0,28	0,43	0,35	0,39	0,32	0,48	0,47	0,44

Примечание: пор. — поровая вода из мелкодисперсного биотопа; пел. — пелагическая вода из открытой толщи воды, окружающей мелкодисперсные биотопы.

Следующим этапом являлось изучение особенностей заселения пористого пространства простейшими. Планктонные простейшие в губках также отличались на порядок большей численностью по сравнению с рядом расположенной толщей воды открытого пространства. Особенно это касалось мелких форм — размером менее 10 мкм — и наблюдалось в первые дни экспозиции (табл. 39). По истечении нескольких недель плотность простейших в губках и в открытой толще сравнялась, имея сопоставимые величины, однако в губках также оставалась несколько более высокой (табл. 40). С уменьшением размера пор численность крупных форм простейших снижалась, тогда как число маленьких простейших несколько варьировала, имея максимальные величины в порах размером 1 мм и некоторое снижение численности в порах 0,5 и 2 мм. В вате также наблюдалась численность, составляющая десятки и сотни экземпляров в поле зрения, в рядом расположенном планктоне — единицы экземпляров в поле зрения.

Таблица 39

Численность простейших в губках по истечении экспозиции 5 дней

Высота расположения	В губках		В планктоне	
	Крупные (*Paramecium caudatum*)	Маленькие (не идентифицированы) < 10 мкм	Крупные (*Paramecium caudatum*)	Маленькие (не идентифицированы) < 10 мкм
Поры 1 мм				
Верхняя	23	120	4	–
Нижняя	12	40	9	12
Верхняя	40	300	–	–
Поры 0,5 мм				
Верхняя	8	65	–	–

Таблица 40

Численность простейших в губках по истечении экспозиции 3 недели

В губках		В планктоне	
Крупные (*Paramecium caudatum*)	**Маленькие (не идентифицированы) < 10 мкм**	**Крупные (*Paramecium caudatum*)**	**Маленькие (не идентифицированы) < 10 мкм**
Поры 2 мм			
8	80	2	50
10	250	2	150
10	100	12	200
Поры 1 мм			
2	350	–	–
3	150	–	–
3	500	–	–
Поры 0,5 мм			
2	250	–	–
3	200	–	–
3	80	–	–

Сравним плотность планктонных и бентосных гидробионтов в трехмерном пространстве заселяемых ими губок с плотностью этих же групп гидробионтов в природных естественных условиях. Плотность зоопланктона в губках составила от 5 до 20 млн экз./м^3, тогда как обычные величины плотности в природных водоемах для изучаемых форм составляют десятки и сотни тысяч экземпляров на 1 м^3 (Речкалов, 2000; Системы ведения товарного рыбоводства…, 2005; Планктон и экологическое состояние водотоков…, 2010). То есть плотность планктонных ракообразных в биотопах с большими удельными поверхностями увеличивается на два порядка. Плотность зообентоса в губках составила 1—8 млн экз./м^3, тогда как обычная плотность макрозообентоса в изученных водоемах составила тысячи и десятки тысяч экземпляров на 1 м^2 (Корляков, 2011; Корляков, Нохрин, 2014). Здесь следует учесть, что плотность зообентоса в искусственных биотопах увеличивается в трехмерном пространстве. Далее рассмотрим простейших. В планктоне численность простейших составила 1—5 экземпляров в поле зрения (4 мм^2), тогда как в биотопах из ваты численность колебалась от 10 до 100 экземпляров в поле зрения. Это наблюдалось в среде

без зоопланктона. В аквариумной среде с зоопланктоном (циклопы, остракоды) в планктоне численность простейших составила 0,5—3 экземпляров в поле зрения в фибриллярных биотопах из ваты численность составила 5—25 экземпляров в поле зрения. Ранее нами были приведены данные по рыбам, заселяющим заросли водных растений и рифов, которые по плотности и биомассе также в разы и на порядки превышают данные показатели агрегаций пелагических и бентосных рыб.

Теперь рассмотрим оптимальные размеры пор для различных биоценозов и экологических групп в градиенте максимальной численности и смертности организмов. Заселение планктонными, бентосными и перифитонными организмами губок изучалось в ряду пор диаметром 0,5—5 мм. Отметим, что в исследованных водоемах и искусственных водных экосистемах для разных групп организмов (планктонных, бентосных, перифитонных) наиболее предпочтительными являются примерно одинаковые поры, что касается в целом различных по размеру и образу жизни форм. Это может также свидетельствовать о возможности подбора оптимальных ячеек для биоценоза в целом. Так, численность планктонных ракообразных и простейших в экспериментальных условиях была наиболее высокая в порах размером 1—2 мм (рис. 100, 101), хотя эти группы различны по размеру и образу жизни.

Также следует отметить, что с увеличением размера самих губок численность передвигающихся по поверхности субстратов простейших (*Arcella vulgaris, Gymnamoebia*) увеличивается по отношению с планктонными формами и инфауной, так как это обусловлено увеличением удельных поверхностей данного биотопа (табл. 41). В отношении природных водоемов наблюдалась иная картина поровых предпочтений с общей тенденцией приуроченности беспозвоночных к определенному размеру пор. Губки с самыми маленькими порами имели наименьшие показатели численности зообентоса. Наибольшая численность зообентоса отмечена в самых крупных порах, диаметром 2,5—4 мм (см. табл. 33). В озере Табанкуль, где общее биоразнообразие было выше, сдвиг наибольшей численности наблюдался в сторону уменьшения размера пор. Здесь следует отметить влияние роли пространственно-временной структуры локальной среды обитания, определяющей средний размер гидробионтов в том или ином водоеме или изолированной наземной экосистеме

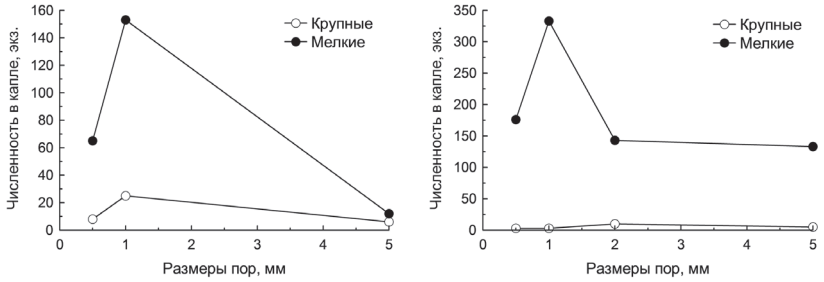


Рис. 100. Численность крупных (более 50 мкм) и маленьких (менее 10 мкм) простейших в губках с порами различного размера в двух независимых экспериментах

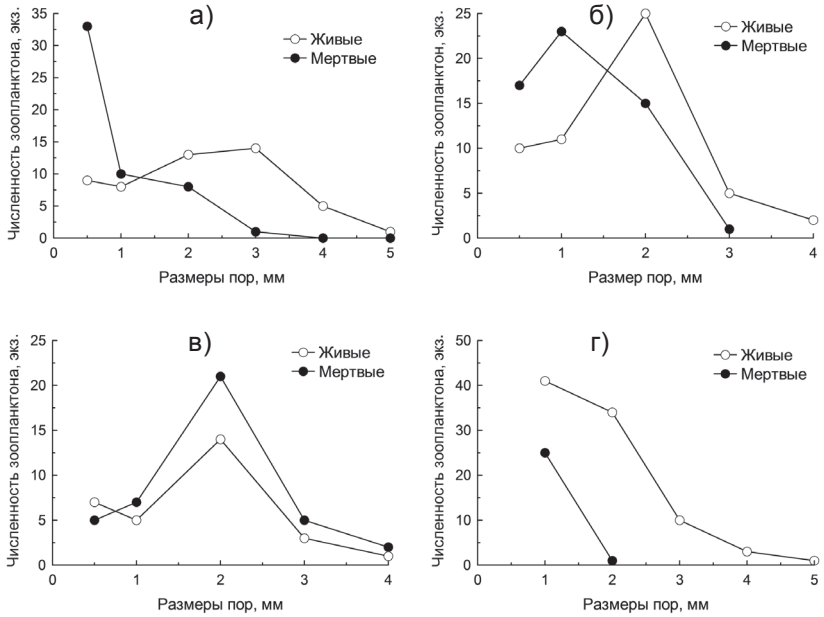


Рис. 101. Численность живого и мертвого зоопланктона (остракоды, циклопы) в порах различного диаметра губок объемом 1,5—2 см³ в искусственных водных экосистемах — аквариумах: а) первый эксперимент; б) второй эксперимент, в) третий эксперимент, г) четвертый эксперимент. В каждом эксперименте использован отдельный аквариу с различными видами гидробионтов

(Мусатов, 1994). То есть в больших по размеру водоемах средние размеры ракообразных, моллюсков, рыб и других гидробионтов могут быть выше, и это соответственно скажется на среднем размере пор и ячеек искусственных биотопов.

Таблица 41

Заселение фауной аэротенков губок различного размера с одинаковым диаметром пор

Гидробионты	Размер губок и пор			
	Губка 1,5 × 1,5 см с порами 2 мм		Губка 3 × 3 см с порами 2 мм	
	Номер пробы			
	1	2	3	4
Aelosoma hemprichi	12	2	4	6
Chironomidae	–	–	7	9
Nematoda sp.	4	6	–	7
Arcella vulgaris	13	15	27	25
Gymnamoebia	10	9	18	20

Примечание: две последние подвижные формы простейших обладают способностью прикрепляться к субстрату.

В целом биоразнообразие было выше в тех же порах, где была наибольшая биомасса бентоса. Крупные поры, соответственно, осваивали моллюски, мелкие поры — инфауна. Тем не менее в различных водоемах наибольшая биомасса зообентоса наблюдалась в диапазоне пор 1—4 мм. То есть и зоопланктон, и зообентос наибольшего развития достигали в одинаковых по размеру порах, только для зообентоса оптимум был шире, с охватом поры чуть большего размера, благодаря тому что организмы бентоса в несколько раз крупнее зоопланктонных форм. Хирономиды начинали погибать при плотности 80—100 экземпляров на 50 $см^3$ или 1 экземпляр на 2 $см^3$ (рис. 102) Относительное увеличение доли мертвых хирономид наблюдалось вверх по высоте трех ярусов губок.

В отношении зоопланктона наблюдалась следующая картина. Превалирование смертности планктонных ракообразных в губках объемом 2 $см^3$ начиналось при плотности 20 экземпляров и более (см. табл. 36). Начиная с пор диаметром 1,5—2 мм число мертвых

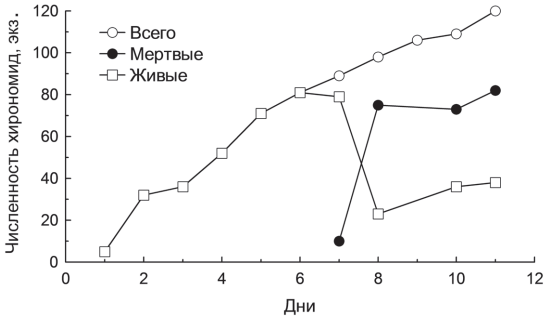


Рис. 102. Динамика численности живых и мертвых хирономид в губках с диаметром пор 2 мм в озере М. Табанкуль

остракод, дафний, циклопов резко снижалось. Однако в порах более 3 мм численность планктонных форм была ниже, чем в остальных порах с меньшим диаметром (см. рис. 101). Следовательно, наибольшей емкостью, отличающейся оптимальными пространственными характеристиками для зоопланктона, являются субстраты с диаметром пор 1,5—3 мм. Данные по наибольшей биомассе в конкретных порах и связи размера пор с размером пористого субстрата, определяющего увеличение смертности планктонных и бентосных организмов пресных водоемов, характеризуют оптимальный искусственный биотоп с толщиной, в любой плоскости не превышающей 1—1,5 см. Следующий подобный искусственный биотоп должен располагаться от предыдущего на расстоянии, равном размеру этого биотопа, то есть расстояние между двумя подобными биотопами должно также составлять 1—1,5 см. В целом смертность различных организмов в порах разного размера определяется плотностно-зависимыми критериями, обусловленными концентрациями метаболитов и интенсивностью метаболизма организмов определенного размера. При диаметре пористых биотопов с соответствующим размером пор более величин, указанных на рисунке, происходит каскад смертности, где погибают организмы, расположенные в центре данных губок (см. рис. 99), тогда как по краям остаются живые организмы, что может объясняться задержкой токсичных метаболитов в центре губок и рассеиванием метаболитов на краях толщ пористых материалов.

При толщине губок менее указанных на графике диаметров показатель смертности остается постоянным, однако плотность

живых организмов в данных пористых субстратах снижается. То есть данные толщи или объемы пористых материалов, зависящие от диаметра пор, характеризуются максимальными величинами плотности планктонных и бентосных гидробионтов. Здесь отметим, что биотопы, подобранные с оптимальными для каждого вида пространственными ячейками, являются трехмерными, то есть это не ячейки в двумерном масштабе, а каналы или лабиринты различной конфигурации. Другими словами, организмы, исходя из свойственных им физиологических и биоценотических потребностей, могут быть максимально плотно приближены друг к другу, где среда в отличие от разнодисперсных фракций минеральных осадков донных отложений и почв не выступает в качестве барьера. Барьера, как в объемном пространственном отношении, где свободное жизненное пространство ограничено большим удельным объемом минералов и мелкие фракции являются фильтром для метаболитов, так и в механическом при передвижении биоты по различным фракциям и их рыхлении. Таким образом, для планктонных и бентосных организмов найдены максимальные величины емкости среды в искусственных биотопах, отличающихся повышенными показателями свободного трехмерного пространства. Отметим, что исследованные организмы представлены планктонными (простейшие, планктонные бактерии), нектонными (рыбы, остракоды, дафнии, циклопы), бентосными (инфауна) и перифитонными формами (моллюски, бактерии, водоросли, мшанки). Однако наиболее широко в наших исследованиях был представлен планктон, величины для бентоса и перифитона были получены соответственно на личинках хирономид и брюхоногих моллюсках. Для других форм живых организмов величины плотности в соотношении «размер пор — размер биотопа» могут существенно различаться. Например, для некоторых видов нематод и олигохет, способных существовать в повышенных концентрациях экзометаболитов. То же самое касается колоний анаэробных бактерий. Что касается использования подобных пористых материалов в наземных экосистемах, то толщина слоя губок должна составлять 5—7 мм при порах 0,5—1 мм, а дальше должна быть расположена твердая минеральная поверхность для конденсации влаги и органических веществ. Второй путь, соответственно, лежит в плоскости изоляции пористых материалов для фиксации влаги по типу технологий закрытого грунта и гидропоники.

Метаболиты и биохимический фон при различной плотности организмов. Теперь перейдем к исследованию роли экзометаболитов при культивировании гидробионтов в искусственных пористых субстратах: губках, вате и т. д. То есть в уплотненных агрегациях живых организмов. В качестве изучаемых веществ определяли содержание полиаминов, играющих одну из ключевых ролей в чувстве кворума и известных под названием «трупный яд». Экспозиция губок в аэротенках в отношении функционирования бактериальных сообществ показала следующие результаты. В самых крупных и самых маленьких порах, диаметром 4 мм и 0,5 мм, губок маленького размера (1—3 $см^3$) с низкими показателями удельного объема и удельной поверхности полиамины не обнаружены. В больших губках (5—10 $см^3$) с порами 2 мм концентрация путресцина составила 0,415 нмоль/мл, с порами 1 мм — 0,111 нмоль/мл, с порами 0,5 мм — 0,040 нмоль/мл. В питательной среде с золотистым стафилококком в порах 0,5 мм концентрация путресцина составила 0,543 нмоль/мл, в порах 1 мм — 1,353 нмоль/мл, в толще питательной среды вне губок — 1,028 нмоль/мл. Концентрация кадаверина в порах 0,5 мм составила 11,071 нмоль/мл, в порах 1 мм — 15,975 нмоль/мл, в толще питательной среды — 10,604 нмоль/мл. По всей видимости, при увеличении удельных поверхностей и при достаточном объеме свободного трехмерного пространства численность клеток увеличивается и соответственно увеличивается концентрация секрета в виде кадаверина и путресцина. Особо это касается губок в аэротенках, где колонии серобактерий, хламидобактерий и цианобактерий представлены флокками. В питательной среде наибольшие концентрации полиаминов выявлены в губках с порами 1 мм. Низкая концентрации путресцина и кадаверина в маленьких порах размером 0,5 мм может быть обусловлена меньшим поступлением питательной среды из-за ее большой плотности и меньшим поступлением газов, необходимых для метаболизма, в связи с чем численность бактериальной популяции не достигает больших величин и смертность их, соответственно, также ниже. Снижение численности клеток, которые были искусственно внесены в среду, на минералах с уменьшением размеров фракций и, соответственно, увеличением удельного объема субстрата также нами наблюдалось ранее (Арсентьева, Скрябин, Корляков, 2010). Этот факт также может объяснять отсутствие полиаминов в самых

крупных порах и маленьких кусочках губок с низкими удельными поверхностями. Из крупных пор, размером более 2 мм, полиамины могут более активно выноситься в открытую толщу воды, так как микротечения там интенсивнее. Краситель акридиновый оранжевый не выявил наличия мертвых клеток золотистого стафилококка в питательной среде. В то же время в аэротенках на поверхности хлопков были выявлены отдельные мертвые клетки. В губках аэротенков с высокими концентрациями азота хлопки бактериальных клеток, наоборот, быстро становились мертвыми с отдельными живыми клетками на их поверхности. Электронная микроскопия выявила наличие клеток стафилококка на боковых стенках пор в небольшом количестве и развитие грибных колоний при вытаскивании губок из среды по причине наличия спор (см. рис. 98). Более крупные клетки грибов (2—3 мкм) выстраивали уже сложные трехмерные колонии. Таким образом, можно констатировать некоторые плотностно-зависимые кворум-эффекты связанные с накоплением азотсодержащих соединений, продуцируемых микроорганизмами, которые, в свою очередь, развиваются в губках как благодаря макроорганизмам, так и независимо от них. Причем продукты жизнедеятельности микроорганизмов влияют на смертность макроорганизмов. Снижение численности и увеличение смертности планктонных и бентосных организмов в порах размером менее 1 мм, а также низкие концентрации экзометаболитов в порах данного размера свидетельствуют о качественном барьере, изменяющем режим аэрации, диффузию газов и замедляющем миграцию элементов и пищевых ресурсов. То есть качественно меняется динамика распределения биогенов, хемомедиаторов и токсикантов, что позволяет осваивать данную среду организмам с иными типами метаболизма. Этот барьер можно рассматривать в качестве аналога геохимического барьера (Заварзин, 2003), только в данном случае это биогеохимический барьер, включающий физические факторы гидродинамики и адсорбции.

В плотностно-зависимых эффектах помимо выделяемых в окружающую среду секретов (экзоферментов и биологически значимых молекул) внутри живых организмов существуют молекулы-индикаторы, свидетельствующие о неблагоприятных условиях. С целью определения величин предельной плотности и влияния увеличения плотности различных животных на особенности метаболизма нами определялось содержание каталазы (Петерсон, Курыляк, Франчук,

1984; Олейник, Белоконь, Кабакова, 1996; Изменение активности каталазы…, 2002; Титов, Петренко, 2003; Абделькадер, 2011; Качественный состав каротиноидов…, 2013). Каталаза — фермент, катализирующий разложение перекиси водорода — основного агента, разрушающего ткани и являющегося инструментом запрограммированной смерти: апоптоза, органоптоза, феноптоза (Скулачёв, 1999; Арутюнян, Дубинина, Зыбина, 2000; Анисимов, 2003).

Содержание каталазы определялось у трех культур бактерий в питательной среде, где одна проба бралась из бульона с низкой концентрацией клеток, а вторая — из колоний и биопленок, развивающихся на твердых субстратах со сложными удельными поверхностями, такими как вата (табл. 42). Во втором случае уже изучалась поликультура микроорганизмов из хлопков активного ила. По *Candida* концентрации получились наиболее высокие, потому что ее клетки крупнее, а клетки стафилококка *S.aureus* и ешеричии *E.coli* не так эффективно зацеплялись микроизмельчителем тканей. Так, в образцах с *E.coli* каталаза не обнаружена. У *S.aureus* концентрация каталазы с поверхности фибриллярных субстратов также была выше, так как он образует колонии и биопленки в отличие от *Candida*. Бактериальные поликультуры из аэротенков характеризовались следующими особенностями (табл. 42).

Таблица 42

Содержание каталазы в различных по плотности агрегациях монокультур и поликультур микроорганизмов

Образец	Каталаза, мкатал/л
Поликультура с ваты из аэротенка	0,148
Поликультура воды из губки аэротенка	0,592
Поликультура хлопков с поверхности воды	0,925
Хлопки вне среды — извлеченные из аэротенка	0,185
Candida прикрепленные формы	16,9
Candida планктон	22,8
S.aureus планктон	34,2
S.aureus биопленка	8,0

В губках концентрация каталазы была выше, так как в них активно развивались микроорганизмы (в том числе эукариоти-

ческие простейшие), а в вате — ниже, так как там отсутствовало течение воды и агрегатов в виде хлопков активного ила почти не было. В хлопках активного ила на поверхности воды было наибольшее содержание каталазы по двум причинам. Во-первых, у поверхности воды хлопки были наибольшего размера, в них было больше организмов, они активнее развивались. Во-вторых, в этих же условиях шло активное отмирание клеток, выявленное в результате окрашивания акридиновым оранжевым. Это происходило из-за превалирования деструкции в аэрофильных условиях самих хлопков и высвобождении метаболитов при избыточном объеме хлопков, а также в ходе нетипичных условий среды, способствующих сукцессии, так как хлопки находились на поверхности воды. Следует отметить, что всплывание хлопков ила и обусловлено накоплением в них кислорода и других газов вследствие изменения метаболических процессов с преобладанием преимущественно бактерий. Хлопки ила, пролежавшие некоторое время во влажных условиях на воздухе, в отсутствие воды показали снижение содержания каталазы. Это обусловлено гибелью основной части биоты и соответствующим прекращением процессов по выработке каталазы.

Далее проводились исследования по определению содержания каталазы в тканях различных моллюсков, содержащихся при различной плотности посадки в одинаковых объемах среды (Корляков, 2017). У меланий (*Melanoides tuberculata*) и физ (*Physa acuta*) наблюдалось увеличение содержания каталазы в тканях с увеличением плотности моллюсков (табл. 43). При этом у *Physa acuta*, содержащихся в исходном аквариуме, где происходило воспроизводство, концентрация каталазы находилась в минимальных значениях. У *Melanoides tuberculata*, наоборот, содержание каталазы было максимальным в материнском аквариуме, что может быть обусловлено высокой концентрацией метаболитов в этом резервуаре, так как промывание грунта там не производилось в течение 10 лет. У катушки *Planorbis Polypylus*, так же как и у *Physa acuta*, содержание каталазы было минимальным в материнском аквариуме. Однако с увеличением плотности катушек в резервуарах содержание каталазы не увеличивалось и характеризовалось некоторыми колебаниями. По всей видимости, данный моллюск может выдерживать содержание в достаточно плотных агрегациях.

Таблица 43

Содержание каталазы у моллюсков при различных плотностях посадки

№	Моллюск	Емкость	Численность, экз.	Каталаза, мкатал/л
1	*Physa acuta*	Банка 3 л	2	3,4
2			6	5,4
3			9	34,3
4		Аквариум 100 л	43	4,7
5	*Planorbis Polypylus*	Банка 3 л	2	41,4
6			6	20,5
7			10	23,3
8		Аквариум 100 л	51	14,7
9	*Melanoides tuberculata*	Банка 3 л	2	5,6
10			6	38,2
11			10	39,8
12		Аквариум 300 л	95—110	41,8

Для коретры (*Chaoborus*), так же как для хирономид (*Chironomidae*), каталаза с увеличением плотности организмов растет, с высокой смертностью снижается (табл. 44). Особенно хорошо это проявилось у крупных хирономид, размером 2 см. Аналогичная картина была выявлена и для вышерассмотренных микроорганизмов. У мертвых хирономид содержание каталазы несколько повышенное, у хаоборид при увеличении плотности концентрация каталазы также росла, при увеличении смертности несколько снижалась. По всей видимости, концентрация каталазы в тканях растет до определенных величин и при смене метаболических циклов в сторону деструкции, каталаза перестает вырабатываться. В больших контейнерах у хаоборид значения близкие и различаются в пределах 1-2 единиц, что, как и в случае с хирономидами, свидетельствует о негативном влиянии на состояние особей, достижение популяцией определенной плотности. Так, у хаоборид при одной и той же стандартной, одинаковой численности организмов в объеме 30 мл при температуре 18—20 ºС содержание каталазы в тканях составило 19,7, в объеме 90 мл — 17,9, в объеме 270 мл — 20,4. При пониженной температуре (2—4 ºС) и содержа-

нии в больших контейнерах (30 мл) количество каталазы в тканях характеризуется близкими и повышенными значениями. Так, при 1 г хаоборид в 30 мл воды содержание каталазы в тканях составило 31,9 мкатал/л, при 2 г в 30 мл воды — 34,1 мкатал/л, при 3 г в 30 мл воды — 31,2 мкатал/л. Здесь важно отметить, что общий средний уровень каталазы в тканях при пониженной температуре отличался значительно более высокими показателями, колеблющимися в пределах 31—34, что обусловлено менее благоприятной средой обитания, способствующей катаболическим процессам.

Таблица 44

Содержание каталазы у личинок комаров при различных плотностях посадки в условиях 18—20 °С

Живой организм	Плотность организмов в контейнерах объемом 12 мл, экз.	Концентрация каталазы, мкатал/л
Хирономиды (длина 1 см)	10	17,6
	20	16,9
	30	15,8
Хирономиды (длина 2 см)	10	14,3
	20	14,5
	30	20
Хаобориды (длина 1 см)	35	10,1
	75	29
	105 (30 % мертвые)	21,7
Хирономиды мертвые	–	22,6

Малощетинковые черви характеризовались следующими особенностями (табл. 45). Трубочник (*Tubifex tubifex*), специализированный к формированию агрегаций в виде комков, не показал однозначной зависимости увеличения плотности каталазы в тканях червей с увеличением объема этих комков. У дождевых червей (*Lumbricidae*), извлекаемых из перегноя, характеризующегося высокой их численностью, и в некотором отдалении от перегноя выявлена небольшая тенденция к увеличению содержания каталазы в тканях у особей с повышенной плотностью. Причем в городской черте средние концентрации каталазы в тканях были выше, чем в пригородных биотопах. Отсутствие тенденции увеличения концентрации каталазы в тканях трубочника с увеличением его

плотности может объясняться его содержанием в искусственных условиях.

Таблица 45

Содержание каталазы в тканях малощетинковых червей из сухопутных и водных экосистем

Вид червя	Условия содержания	Концентрация каталазы, мкатал/л
Tubifex tubifex	Диаметр комка 1,5 см, высота 1 см	41,37
	Диаметр комка 3,5 см, высота 2 см	23,57
	Диаметр комка 5 см, высота 3 см	46
Lumbricidae	Перегной в городе Челябинске	60,16
	1,5 м от перегноя в городе Челябинске	59,39
	Перегной в саду за городом Челябинском	59,02
	1,5 м от перегноя в саду за городом Челябинском	58,53

Содержание каталазы в тканях позвоночных — рыб — показало следующие результаты (табл. 46). Концентрация каталазы при увеличении объема среды сначала снижалась, затем росла. Причем минимальные значения каталазы зафиксированы для объемов, соответствующих минимальным нормам плотности посадки рыб исследуемого размера (Винберг, 1956; Руденко, 2000). Здесь следует отметить, что объем воды увеличивался не пропорционально, а с возрастанием. Также большое значение может иметь высота слоя воды, влияющая на концентрацию содержания кислорода в воде и других газов. То есть в больших литражах (1000—3000) увеличивалась высота слоя воды, что могло влиять на диффузию кислорода из воздуха и распределение его по толще. Каждый литр увеличивал в два раза высоту слоя воды, так как использовались одни и те же емкости по химическому составу, форме и максимальному объему тары, составляющему 3 л.

Таблица 46

Содержание каталазы в тканях трех экземпляров гуппи Энлера (*Poecilia wingei*), обитающих в наборе различных по объему сред

№	Объем воды, литры	Концентрация каталазы, мкатал/л
1	0,25	57,46
2	0,5	43,03
3	1	19,94
4	2	35,45
5	3	57,61

Таким образом, для рыб и трубочника требуются дополнительные исследования. При этом у червей при небольших положительных зависимостях общий уровень каталазы самый высокий, что обусловлено их видовой и коммуникативной спецификой как наиболее плотно заселяющих среду видов. Причем у каждой группы организмов имеется свой лимит концентрации каталазы, вырабатываемой при повышенной плотности особей. Так, у хирономид это 15—20 мкатал/л, у хаоборид — 20—35 мкатал/л, у трубочника — 24—46 мкатал/л. В ряду инфауны червей чем более плотные агрегации вид создает, тем выше у него уровень каталазы. Намного больше разброс значений оказался у моллюсков, в видовом аспекте также наблюдались индивидуальные диапазоны: для катушки — 15—41 мкатал/л, физы — 3—34 мкатал/л, мелании — 5—42 мкатал/л. Наибольшие величины разброса концентрации каталазы у мелании могут быть обусловлены ее более плотными агрегациями и спецификой среды обитания в донных отложениях с дефицитом кислорода. Одним из максимальных разбросов концентраций каталазы, в верхних значениях приближающихся к максимальным величинам по выборке, для всех исследованных видов также характеризовались позвоночные — рыбы. Эти величины составили от 20 до 57 мкатал/л. Таким образом, пределы по содержанию каталазы для различных живых организмов в исследованных нами условиях составляют 60 мкатал/л. В целом каталаза как индикатор продуктов перекисного окисления в организме, образующегося вследствие повышения концентрации экзо- и эндометаболитов, может являться основным показателем в массовых определениях критических величин плотности живых организмов в различных популяциях.

Конечно, подобные замеры должны проводиться с учетом фоновых величин и желательно в плотных агрегациях и разреженных.

Располагая данными о средних и максимальных величинах плотности отдельных клеток и организмов разного размера в трехмерном пространстве и на двухмерной поверхности можно рассмотреть пределы биомассы живых организмов в глобальных масштабах, ограниченных условиями современных ландшафтов.

8.3. Пределы и резервы увеличения поверхностей биотических субстратов и массы биосферы на основании величин удельной плотности и биомассы с учетом пространств неосвоенных биотопов

Пределы и резервы массы биосферы. Масса биосферы оценивается величинами $2{,}4 \cdot 10^{12}$ т, из них более 99 %, или $2{,}4 * 10^{12}$ т, приходится на долю наземной биоты, $0{,}0032 \cdot 10^{12}$ т — на долю биоты океана и $0{,}09 * 10^{12}$ т — на долю подземной биосферы (Gold, 1979; Significant contribution of Archaea…, 2008; Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere, 2008; Inagaki, Hinrichs, 2015). Особый интерес представляет наименее изученная в плане продуктивности, общей массы и распределения биота донных отложений Мирового океана — подземная биосфера. По некоторым оценкам, масса подземной биосферы может достигать значительно больших величин и даже быть сопоставимой с массой биосферы суши (Whitman, Coleman, Wiebe, 1998). Следует отметить, что показатель дискретности биоты — численность всех живых единиц биосферы — изучен в меньшей степени в сравнении с биомассой, продуктивностью и разнообразием. Причина кроется в очень значительных величинах флуктуаций численности всех форм биоты, не все из которых еще описаны. Очевидно, что численность колеблется в больших величинах, чем биомасса и тем более биоразнообразие. Продукция, однако, также может значительно флуктуировать, но в меньших величинах по сравнению с численностью. Можно построить следующую последовательность показателей биосферы в направлении уменьшения вариабельности

величин: численность — продукция — биомасса — биоразнообразие. Вся биомасса планеты представлена, по разным оценкам, от нескольких миллионов до сотен миллионов видов и от нескольких сотен до нескольких тысяч жизненных форм.

Теперь рассмотрим, до каких величин может увеличиться биомасса живых организмов, если распределить их среднюю биомассу на границах разделов фаз по всей толще осадочных пород суши и донных отложений (табл. 47). Для оценки имеющихся резервов можно рассмотреть фактические величины удельных поверхностей минеральных субстратов литосферы (см. табл. 24). В реальных органоминеральных комплексах водной и почвенной сред численность составляет сотни и тысячи клеток на 1 мм^2 (см. табл. 20, 21), что при освоении всех удельных поверхностей осадочных пород может составлять $1{,}9 \cdot 10^{15}$ и $1{,}9 * 10^{16}$ т, то есть может превышать сегодняшнюю биомассу на 3-4 порядка (табл. 47). Эти величины сопоставимы с массой атмосферы и на 2-3 порядка уступают величинам массы гидросферы. Для сегодняшней атмосферы наиболее реальным выглядит величина биомассы, соответствующая $1{,}9 * 10^{15}$ и составляющая 37 % массы атмосферы, более высокие показатели не смогут обеспечить метаболические потребности биосферы. По отношению к гидросфере и литосфере данные пропорции составляют доли процента и вписываются в соотношения для различных органоминеральных комплексов, которые мы рассмотрим позже. При таком развитии биосферы масса атмосферы должна увеличиться, а гидросфера — оптимально использоваться биотой. Сама биота должна будет включать значительно больше небиогенных элементов, широко представленных в литосфере (кремний, железо и т. д.). Данные долевые пропорции могут быть осуществлены и реализованы при новых ароморфозах биоты, существенно изменяющих метаболические балансы и соотношения газовых компонент в атмосфере и гидросфере.

Если рассмотреть биоту в континуальном виде и соответствующих запасах углерода, то при имеющихся удельных поверхностях осадочных пород потенциальная биомасса могла бы равняться массе земной коры (см. табл. 47). То есть если плотность микроорганизмов при монослое составит 1 000 000 кл./мм^2, то масса биоты при освоении удельных поверхностей донных отложений составит $1{,}9 \cdot 10^{19}$ т, что сопоставимо с земной корой, но невозможно

по энергетическим, метаболическим и структурным причинам. Отметим, что формирование сплошного монослоя биопленок также невозможно по причине дискретности минеральных частиц осадочных пород, являющихся субстратом.

Таблица 47

Величины потенциальной биомассы живых организмов, рассчитанные на основании средней плотности бактериальных клеток на различных (минеральных и живых) поверхностях и средней удельной поверхности донных отложений, составляющей $6{,}5^{18}$ км^2

Плотность, кл./мм^2	Биомасса, т	Процент к атмосфере	Процент к гидросфере	Процент к литосфере
100	*$1{,}9 \cdot 10^{15}$*	37	0,12	0,006
1000	*$1{,}9 \cdot 10^{16}$*	368	1,26	0,067
10 000	$1{,}9 \cdot 10^{17}$	3689	12,66	0,678
100 000	$1{,}9 \cdot 10^{18}$	36 893	126,66	6,785
1 000 000	$1{,}9 \cdot 10^{19}$	368 932	1266,66	67,857

Примечание: курсивом выделены величины, соответствующие зафиксированным, фактическим значениям средней плотности клеток микроорганизмов, поселяющихся на минеральных субстратах. Значения от 10 000 до 1 000 000 наблюдаются только на живых объектах — растениях и водорослях и минеральных субстратах в особых высокопродуктивных условиях.

После того как мы спроецировали потенциально возможную биомассу микроорганизмов исходя из величин поверхности мелкодисперсных частиц осадочных пород литосферы, можно сделать следующие выводы. Во-первых, очень незначительная доля (менее 0,07 %) биотопических поверхностей литосферы освоена живыми организмами по причине ограниченности экологических адаптаций биоты к биотопам литосферы в целом. Во-вторых, основным ограничителем служат плотностно-зависимые эффекты, не позволяющие биоте достигать наибольшего обилия и плотности. В-третьих, реализуются балансовые составляющие соотношений и долевых величин биосферы по отношению к другим геосферам и метаболические константы, не позволяющие биоте значительно увеличивать продукцию. В-четвертых, основная биомасса распределена на стыке геосфер. В связи с этим можно рассчитать потенциально возмож-

ную биомассу биосферы, состоящую из растений, грибов и животных, если бы вся поверхность мелкодисперсных осадочных пород суши осваивалась этой биотой, сконцентрированной в верхних слоях. То есть верхняя часть литосферы — почва — представляет собой экотонную экосистему, расположенную на краю ландшафта, отличающуюся высокой продуктивностью и фильтрующую все необходимые для жизни ресурсы: воду, свет, газы. Это обеспечивает биомы максимальной биомассой. Данную модель, или сценарий, можно представить при разделении всей толщи осадочных пород суши литосферы на оптимальные по толщине слои в окружении стандартных климатических условий. Аналогичный расчет можно произвести для бентосной водной системы донных отложений (табл. 48).

Таблица 48

Потенциальная биомасса при освоении толщ осадочных пород на суше и в воде, рассчитанная на основании массы соответствующих биомов, т

Среда	Фактическая биомасса, рассчитанная на основании массы биомов по отношению к удельным поверхностям органоминеральных комплексов, в которых эта масса реализуется	Потенциальная биомасса при освоении всей толщи осадков
Наземные	$2{,}6 \cdot 10^{12}$	$2{,}3 \cdot 10^{13}$
Водные	$2{,}1 \cdot 10^{10}$	$6{,}5 \cdot 10^{14}$

Рассмотрим в первую очередь биомассу суши. Биомасса биомов суши весьма различна: так, экваториальные леса характеризуются величинами 500 т/га (50 000 т/км^2), умеренные леса — 300 т/га (30 000 т/км^2), травянистые ландшафты (саванны, степи, прерии) — 20 т/га (2000 т/км^2), тундры — 5 т/га (500 т/км^2), пустыни — 3 т/га (300 т/км^2). Средняя масса биомов суши составляет 200 т/га (20 000 т/км^2). Если среднюю биомассу биома (200 т/га) рассчитывать на удельную поверхность почв, составляющую в среднем 38 000 000 см^2/см^2 (см. табл. 23), то его биомасса составит в среднем 0,0005 т/км^2. Эти величины сопоставимы с фактической биомассой бактериобентоса донных отложений, рассчитанной

на удельную поверхность этих отложений и составляющей 0,0003 т/км^2 (Оценка состояния водных объектов…, 1994; Дзюбан, 2004). Аналогичными порядками величин характеризуется и микробиота почвы (Звягинцев, 1987; Вальков, Казеев, Колесников, 2014). Если среднюю биомассу биома (0,0005 т/км^2) умножить на удельную поверхность всех почв суши, составляющих $5{,}35^{15}$ км (см. гл. 6 «Масштабы емкости среды»), то биомасса суши составит $2{,}6 \cdot 10^{12}$ т, что соответствует фактическим величинам наземной биосферы. Теперь рассмотрим удельные поверхности осадочных пород, расположенных под почвой на суше и составляющих по высоте в среднем 50 м. Если взять наименьшую удельную поверхность, равную песчанику — 6 400 000 см^2/см^2, и умножить на высоту 50 м, получим 320 000 000 см^2/см^2. Теперь умножаем эту величину на общую площадь суши, равную 148 млн км^2, и получим величину 47 360 000 000 000 000 км^2. Умножив эту площадь на среднюю биомассу биома Земли, с учетом удельной поверхности равную 0,0005 т/км^2 получим 23 680 000 000 000 т. Таким образом, $2{,}3 \cdot 10^{13}$ т — потенциальная биомасса суши, если самую ее продуктивную часть, сосредоточенную в почве, расположить по всей толще осадочных пород (см. табл. 48).

В пресноводных экосистемах биомасса зообентоса, состоящая из беспозвоночных, колеблется в среднем интервале 5—20 г/м^2 (5—20 т/км^2), бактериобентоса — 3—30 г/м^2 (Саватеева, 1978; Оценка состояния водных объектов…, 1994; Системы ведения товарного рыбоводства…, 2005; Шарапова, 2007а). Биомасса открытого океана — 0,03 т/га (3 т/км^2), мелководья (шельф) — 0,15 т/га (15 т/км^2), коралловых рифов — 20 т/га (2000 т/км^2). Так как коралловые рифы, по разным оценкам, занимают 1—7,4 % площади Мирового океана, а шельфы — 8,8 %, средняя биомасса донных отложений составляет 0,8 т/га, или 80 т/км^2 (Зенкевич, 1970). Если взять среднее содержание пелита, составляющее 60 % массы донных отложений, и среднюю толщину освоения этих отложений зообентосом в 1 см, то получим удельную поверхность, на которой эта биота существует, равную 600 000 см^2/см^2. Таким образом, удельная биомасса биоты донных отложений Мирового океана с учетом удельной поверхности этих отложений составит 0,0001 т/км^2, что также соответствует эмпирическим данным 0,00007—0,0006 т/км^2, полученным различными исследователями (Романенко, 1985; Олейник, Белоконь, Каба-

кова, 1996; Олейник, 1997; Дзюбан, 2004; Терехова, 2004). Умножив удельную поверхность 600 000 $см^2/см^2$, в которой существует биота донных отложений, на площадь поверхности Мирового океана, равную 361 млн $км^2$, получим 261 600 000 000 000 $км^2$. Умножим эту величину на среднюю биомассу донных отложений, спроецированную на удельную поверхность этих отложений, равную 0,0001 $т/км^2$, получим 21 660 000 000 т, или $2{,}1*10^{10}$ т. Эта величина занимает промежуточное положение между массой подземной биосферы, составляющей $9 \cdot 10^{10}$ т, и водной биосферы, составляющей $3{,}2 \cdot 10^9$ т. Теперь умножим среднюю удельную биомассу 0,0001 $т/км^2$ на удельную поверхность всей толщи осадков Мирового океана, равную $6{,}5^{18}$, получим $6{,}5 \cdot 10^{14}$ т (см. табл. 48). Это потенциальная биомасса водной биосферы, если самую ее продуктивную часть, сосредоточенную на поверхности донных отложений, расположить по всей толще осадочных пород.

Увеличение площадей разделов фаз. Рассмотрим технологии и условия, способные обеспечить увеличение биомассы и продукции живых организмов до приведенных выше величин путем увеличения пространства разделов фаз. Для увеличения численности, биомассы, разнообразия живых организмов необходимо увеличение границ разделов всех фаз: вода — воздух, твердый субстрат — вода, твердый субстрат — газ. Однако последний раздел фаз малоэффективен для биотехнологий в отсутствие минимальных количеств воды, наоборот, в присутствии воды является одним из самых благоприятных для биологической продуктивности, что демонстрирует почва. Проблема недостатка влаги на сложных субстратах, являющихся адсорбентом и фиксатором для растений, может быть решена с помощью технологий гидропоники, закрытого грунта и других подобных водоизолирующих механизмов. Путем переработки песчаного материала пустынь в континуальные стекольные ландшафты, изолирующие влагу, может быть решена проблема опустынивания и ликвидированы площади пустынных территорий, занимающие сегодня более 11 %. Под стекло, покрывающее песчаники пустынь, в том числе с помощью супергидрофильных материалов, могут быть вселены альгобактериальные маты, накапливающие воду и углерод для дальнейшего почвообразовательного процесса. Как известно, цианобактерии и «нитчатые» водоросли эффективно связывают дискретный ландшафт обедненный органикой, аккумулируют

азот и углерод (Штина, Голлербах, 1976). На границах раздела фаз «вода — воздух» наиболее стабильными в части увеличения биомассы и продуктивности являются искусственные рифы, преимущественно плавающие, где обеспечиваются оптимальные фотические условия. Потенциальные площади для рифов и зарослей макрофитов характеризуются значительными величинами. Общая площадь коралловых рифов составляет около 25—27 млн км^2, шельфов — 32 км^2, а экваториальной зоны — 150—200 млн км^2. То есть потенциальные площади плавающих искусственных рифов могут быть увеличены в несколько раз. Заросли макрофитов и водорослей на искусственных рифах могут культивироваться в оставшейся части океана соответствующих климатических поясов. В этих технологиях могут быть реализованы различные технические решения, например с погружением плавающих рифов в воду при штормах. Технологии аэрогидродинамики могут обеспечить увеличение площадей не только твердых субстратов с изменениями оптимальных углов, но и пленки воды с соответствующими биопленками микроорганизмов. Увеличение площадей водной пленки в гигроскопическом и капиллярном виде весьма затруднено и может быть решено с помощью поверхностно-активных веществ, гравитационных и аэродинамических технологий, супергидрофильных материалов и гелей, фиксирующих воду, а также систем газового разреживания воды. То есть увеличение доли газовой компоненты в воде увеличит общую долю раздела фаз «газ — жидкость» и увеличит продуктивность экосистемы. Под поверхностью земли основными культурами, соответственно, могут явиться сапротрофные грибные сообщества и хемосинтетики в разреженном пространстве. Данные технологии решат проблемы «кризиса редуцентов», то есть избытка органических отходов на всех уровнях избытка метаболитов. В редуцентной экосистеме наиболее эффективными биотопами являются фибриллярные субстраты, служащие основой для адсорбции грибов и бактерий. В воде также возможна реализация двух систем: одна — динамичная, на водных потоках вокруг субстратов из плавающих форм, другая — из многоярусных рифов. В первом случае высокая продукция будет создаваться *r*-стратегами с избытком продукции и деструкции, во втором — стабильная структура и биомасса, обеспечиваемые *K*-стратегами. Раздел «вода — твердый субстрат» является одним из наиболее продуктивных, основным

ограничителем служат концентрации газов, необходимые для метаболических реакций.

Поликультура и монокультура первичных продуцентов. В гл. «Динамика емкости среды» (табл. 26) проиллюстрировано, какие порядки величин могут иметь удельные поверхности микроорганизмов: бактерий, грибов, водорослей. Однако основную продукцию, особенно наземной биосферы, создают высшие растения, также отличающиеся значительными удельными поверхностями (см. табл. 25) и при этом характеризующиеся наибольшей биомассой среди всей биоты. Как отмечено выше, сложные поверхности наземных растений создают соответствующее разнообразие биоморфов и экологических форм гетеротрофов, осваивающих эти сложные субстраты. Поэтому наиболее целесообразным будет рассмотрение резервов увеличения удельных поверхностей растений, так как это увеличение обеспечивает и соответствующую продукцию всего биогеоценоза. Наибольшие удельные поверхности растительных субстратов, как правило, формируются в поликультуре. Это обеспечивается различными типами листовых мозаик, динамикой движения листьев и клеток фитопланктона, морфологией растений и т. д. Кроме того, поликультура является фундаментом устойчивости, разнообразия, большой биомассы, но зачастую характеризуется относительно низкой продуктивностью (Протасов, 1994; Степановских, 2001; Акимова, Хаскин, 1999, 2007). У монокультур большие величины удельных поверхностей формируются за счет высокой продуктивности (Быков, 1957). Таким образом, две стратегии в развитии растений обеспечивают различные формы доминирования. Фитоценозы с устойчивой структурой и *r*-стратеги могут чередоваться при построении ландшафта в различных формах мозаики, для поддержания ландшафтных условий и продуктивных одновременно. Однако поликультура при мозаичном построении экосистем с различными ярусами будет более продуктивной, как в первичной продукции, так и в части вторичных консументов. Это обеспечивается большими площадями биотопов и более стабильной структурой, увеличивающей разнообразие.

Биопленки и маты в противоположность поликультурам из высших и низших растений могут использоваться как высокопродуктивные системы. Однако часть из них, преимущественно цианобактерии, являются *r*-стратегами, другие, в основном «нитчатые»

водоросли, характеризуются *K*-стратегией. По уровню продуктивности в таксоне и первые, и вторые значительно опережают все высшие растения и в отличие от фитопланктона легко контролируются с помощью субстрата, так как являются перифитоном (Протасов, 1994; Комулайнен, 2003). В наземных экосистемах аналогом водных биопленок и цианобактериальных матов являются обрастания мхов (Прудникова, 2002). При культивировании обрастаний на сложных трехмерных поверхностях необходимым этапом является подбор оптимальных углов субстрата, фундамента или подложки, на которой развиваются первичные продуценты для максимального использования солнечной радиации и наибольшей удельной поверхности. В разных широтах и в водной среде должны быть подобраны соответствующие углы субстрата для того или иного обрастания. Причем отдельно — углы поверхности субстрата по отношению к обрастанию для оптимального прикрепления и углы по отношению к солнечной радиации (Корляков, 2017). В наземных экосистемах для обрастаний мхов изменение поверхности субстрата относительно поверхности Земли, не влияющее на структуру и продуктивность обрастания, может достигать 30º. В водных экосистемах в отношении водорослей и цианобактерий угол может составлять 50—70º, а также при движении субстрата поверхность может быть увеличена еще на порядок (Закономерности формирования фитообрастания…, 2011). Частота смены углов представляющая систему ячеек, будет определяться размерами растения-обрастания. Чем чаще меняется угол, тем выше удельная поверхность субстрата и, соответственно, больше площадь растения-обрастания, покрывающая эту поверхность. Вторым механизмом, способным обеспечить увеличение удельных поверхностей растительных субстратов, является их частичная гетеротрофность и энергетическая континуальность. То есть колонии цианобактерий, водорослей, слоевища мхов и популяции высших растений могут иметь континуальные тела, в которых энергия из более обеспеченных энергией участков поступает в менее обеспеченные. Кроме того, некоторые виды, например цианобактерии, могут на определенные промежутки времени переходить к гетеротрофному типу питания при практически полном отсутствии автотрофного питания (Штина, Голлербах, 1976). Частота проявления и первой, и второй особенностей снижается с ростом организации таксонов растений. Тем не менее обе жизненные

стратегии могут обеспечить развитие биотехнологий поликультуры. В наших экспериментах были получены следующие результаты. Альгобактериальные маты, развивающиеся на поверхности воды, сверху накрывались пластинами различной толщины, не пропускающими солнечный свет, при этом ширина пластины 5 мм никак не влияла на развитие под ним мата, тогда как при ширине 10 мм водоросли под пластиной уже практически не развивались. Для ряски (*Lemna L.*) максимальное расстояние составило 15 мм. То же самое наблюдается у наземных растений, когда некоторые части кроны продолжительное время находятся в затененном состоянии и у некоторых видов в культуре даже отдельная особь может развиваться практически без света. В отношении матов эукариотических водорослей в целом следует отметить следующую закономерность. Маты нитчатых эукариотических водорослей способны развиваться в структурном виде (связанная и выверенная плотность и взаиморасположение при развитии), если до 30 % площади их закрыто от прямой солнечной радиации. В некоторых случаях площадь, закрывающая монокультуры или фитоценозы, может достигать 40 и даже 50 %. Однако при таких величинах начинается деградация культуры. На этих участках, которые не влияют на продукцию доминирующего растения, то есть которыми загораживается часть культуры водорослей, могут быть размещены дополнительные растения-продуценты. Таким образом, можно подобрать оптимальное пространство затененных участков над монокультурой, не мешающих ей развиваться, а на затененных участках размещать другие или те же виды, что увеличит общую площадь, заселенную продуцентами. Это также оптимизирует обработку культур и снимет межвидовую конкуренцию в случае поликультуры, а кроме того, увеличит разнообразие гетеротрофных сообществ, поселяющихся на растениях. Увеличение поверхностей, занятых первичными продуцентами с континуальной структурой покрова, важно не только для увеличения продукции, но и для стабилизации биотической части ландшафта, регулирующей биосферные функции (Горшков, 1995; Данилов-Данильян, Лосев, 2000).

Поверхности для гетеротрофов. Таким образом, сапротрофные, хемолитотрофные и гетеротрофные организмы при имеющихся площадях неосвоенных биотопов имеют потенциально наибольшие резервы для увеличения продукции по сравнению

с фотосинтетиками, ограниченными солнечной радиацией. Для гетеротрофных обрастаний при достаточном количестве органических и питательных веществ число удельных поверхностей, сложенных в ярусы, может быть неограниченным, а основным ограничителем послужат хемокоммуникации, плотностно-зависимые эффекты и неприемлемые для жизни абиотические фоны окружающей среды. Данные биотехнологии увеличения биомассы гетеротрофов могут быть реализованы при решении двух проблем. Первая — появление и введение в эксплуатацию высокоэффективных энергогенераторов. Вторая — массовое производство высокопрочных супергидрофильных и супергидрофобных материалов, гелей и пористых материалов. Наработки ведутся и в первом, и во втором направлении. Создание аэрогелей, пен и других подобных материалов открывает перспективы для биотехнологий продуктивного обилия при изменении пространственного каркаса биотопов. Так как основным элементом в построении данных материалов служит углерод, который также является основным в построении живых объектов, с точки зрения экономии целесообразен переход на кремнийсодержащие аналоги. Данные сверхлегкие и пластичные материалы могут в разы увеличить размеры прикрепленных организмов, которые при ветре могут подниматься в воздушное пространство. То есть в воздухе небольшие растения на потоках аэродинамики могут передвигаться на соответствующих субстратах. Данный подход можно назвать технологией «наземного фитопланктона», где сухопутные растения при полной смене своего положения получают солнечную радиацию на разных участках. А общая площадь растений будет на порядки превышать площадь освещаемых участков. Что касается водных организмов, размеры и разнообразие культивируемого перифитона могут быть увеличены в разы, так как плотность воды обеспечивает плавучесть большинству гидробионтов. То есть на сегодняшний день уже имеется материальная основа для создания твердых минеральных субстратов с фотосинтетическими обрастаниями, которые при этом смогут вращаться от сил поверхностных микротечений газов и жидкости путем подбора оптимальных размеров и углов. Форма твердых частиц, вращающихся в водной или газовой среде, имеет большое значение для поверхностных течений. Данная технология представляет собой воздушный аналог аэротенков, где вместо активного ила могут быть использованы иные минеральные

или синтетические материалы, фильтрующие как газовые и минеральные компоненты, так и биотические.

Однако более эффективными субстратами для биоты являются фибриллярные минеральные и органические материалы и конструкции. Наиболее приоритетны силикатные волокна: базальтовые, стекловата, асбестовое волокно. Фибриллярные субстраты в сравнении с дискретными, гранулированными горными породами и минералами имеют ряд преимуществ:

1. За счет упругости и жесткости могут легко регулироваться по расположению в трехмерном пространстве в задаваемой форме.
2. Характеризуются высокими удельными поверхностями благодаря тонкому диаметру и отличаются высокой эластичностью по сравнению с гранулами различных размерных фракций.
3. Отличаются малым удельным объемом, то есть большим объемом трехмерного пространства, расположенного между нитями.

Однако фибриллярные субстраты, являющиеся каркасом для биоты и характеризующиеся малым удельным объемом, позволяющим биоте осваивать это пространство, небезграничны в заполнении этого пространства живыми организмами. Первой причиной служат уже описанные выше плотностно-зависимые эффекты. А вторым ограничителем являются абиотические фоны, снижающие вертикальное заполнение пространства, такие как влажность, температура, гидро- и аэродинамика. Однако при изменении ландшафта и биотопов в целом с дисперсных, плотно укомплектованных агрегатов на менее плотные фибриллярные структуры абиотические фоны и микроклимат на этих биотопах также будут меняться.

Наши эксперименты по заселению органических (вата, тополиный пух, семянки одуванчика, паутина, перья, волосы) и минеральных (базальтовое микроволокно, стекловата, асбест) фибриллярных волокон биотой в водных и сухопутных условиях среды показали следующие результаты (рис. 103). Установлено, что вата может быть полностью покрыта бактериальными клетками (Малева, Корляков, 2015; Корляков, Малева, Липская, 2016). Вместе с тем частота плодовых тел, колоний и других дискретных структур может характеризоваться заданной для вида периодичностью. Поры губок из полистирола и полипропилена также полностью покрываются

колониями бактерий диаметром чуть более десятка микрометров. Гифы и колонии грибов растут на губках хаотично (см. рис. 98). Актиномицеты активно переплетают вату (рис. 103). Набольшей плотностью живых организмов характеризуются целлюлозные волокна наименьшего диаметра. То есть волокна, состоящие из полисахаридов и хитина: вата, паутина, тополиный пух, аэрополлютанты травянистых растений (одуванчик и т. д.). Волокна, состоящие из белков и пептидов (перья, шерсть и волосы), осваиваются и в водной, и в сухопутной среде первичными продуцентами соответственно, в меньшем количестве на них развиваются грибы. Фибриллярные волокна из базальта и стекла длиной менее 1 мм формируются в агрегаты сферического типа. Металлические фибриллярные субстраты также активно адсорбируют на себе биоту, однако они менее устойчивы в продолжительной временной экспозиции.

Таким образом, наиболее целесообразными фибриллярными материалами являются органические полимеры (пластики из углеводородов) и силикатные волокна. Как отмечено ранее, с позиций коллоидной химии для повышения эффективности управленческих характеристик механики биотопа и увеличения устойчивости искусственных ландшафтов наиболее целесообразно использование фибриллярных субстратов из силикатных пород и композитов — базальтового волокна, стекловолокна, асбеста. Однако следует отметить, что, согласно нашим расчетам, при толщине базальтовых волокон (15 мкм), волокон ваты (10 мкм), сопоставимой с диаметром трихом и толщиной цианобактериальных матов, чтобы соответствовать удельной поверхности осадочных пород Земли ($6{,}5^{18}$ км^2), высота слоя этих искусственных волокон должна составлять 4773 км, если при плотности, соответствующей плотности трихом матов, этот слой искусственных волокон распределить по поверхности суши Земли. Высота слоя искусственных фибриллярных волокон, сопоставимая по диаметру (100 мкм) и плотности с трихомами эукариотических водорослей, должна составлять 29 279 км, чтобы соответствовать удельной поверхности осадочных пород Земли. Данные величины настолько высоки по причине континуальности фибриллярных волокон, что уменьшают их удельную поверхность по сравнению с дискретными глобулярными осадками. Однако эти слои могут быть на порядки уменьшены по высоте благодаря увеличению плотности распределения их фибрилл

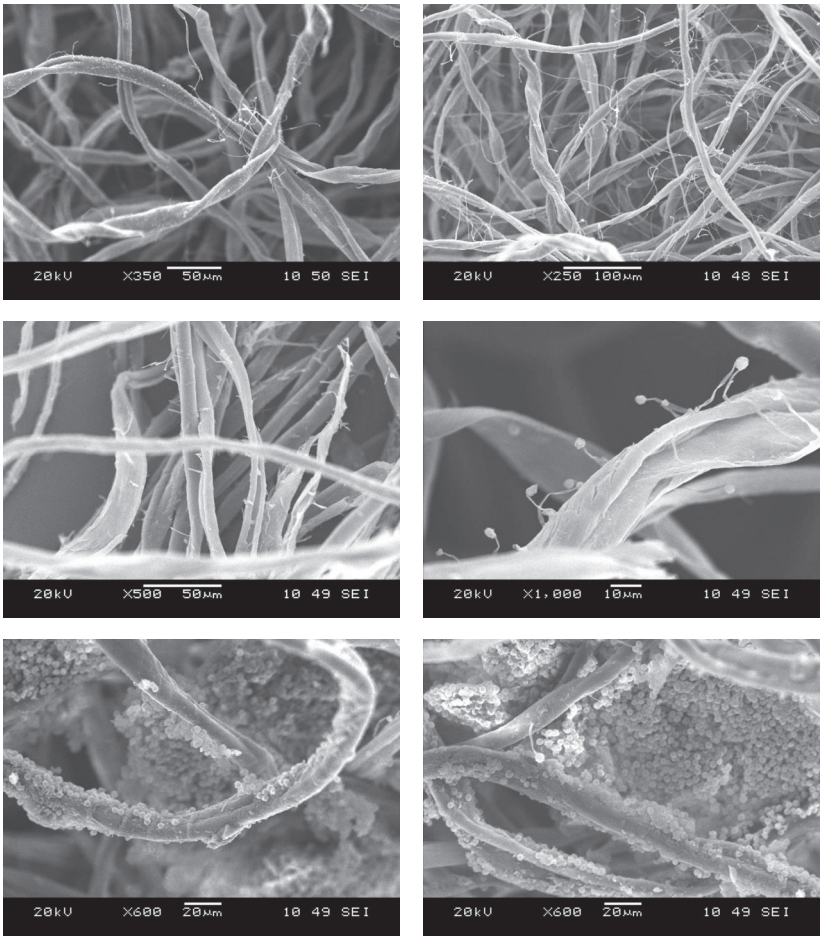


Рис. 103. Заселение ваты микроорганизмами:
1-й ряд — актиномицеты, 2-й ряд — грибы, 3-й ряд — бактерии

и дискретности самих фибрилл. Следует отметить, что расчеты делались для непрерывающихся фибрилл. Тем не менее данные расчеты демонстрируют фактическую невозможность создания подобных величин поверхностей из соответствующих по форме и размерам субстратов и в очередной раз иллюстрируют колоссальные величины удельных поверхностей осадочных толщ Земли.

Таким образом, увеличение удельных поверхностей осадочных пород и искусственных субстратов, а также биотических субстратов повышающих емкость среды, может быть реализовано следующими способами:

1. Измельчение всех крупных фракций осадочных пород и минералов до размеров, оптимальных для освоения их биотой в виде агрегатов или с другим типом организации.
2. Создание сложных искусственных трехмерных субстратов, увеличивающих удельные поверхности, и пространственных ячеек, оптимальных для заселения конкретными видами и группами живых организмов.
3. Переход к стратегии преобразования всех осадков литосферы из глобулярного в фибриллярный тип.
4. Подбор оптимальных углов для более эффективного усвоения первичными продуцентами солнечной радиации, внедрение передвигающихся субстратов и мозаичных поликультур.
5. Увеличение общей континуальности биотического ландшафта и степени ярусности.

Рассмотренные фактические пространства биотопов, а также биологические и биохимические индикаторы плотности живых организмов, выработанные биотой в процессе развития, не могут исключать энергетические и качественные аспекты среды обитания. Качественный состав среды обитания, окружающей биоту, определяет энергетику этой среды и в конечном счете лимитирует емкость среды. Таким образом, пространство среды обитания также определяется ее качеством. Открытым остается вопрос об энергетике соотношений и балансов минерального, органического вещества и биоты в органоминеральных комплексах. Мы рассмотрели организацию структуры органоминеральных комплексов, в то же время качественный состав органоминеральных комплексов, также имеет свои закономерные и количественные связи с биотой.

8.4. Пределы ресурсные, основанные на балансовых соотношениях органоминеральных комплексов

С экологических позиций биота не может рассматриваться без биотопа. Причем для биоценоза биотопом является тот или иной ландшафт, находящийся в той или иной среде. С позиций геохимии и биогеохимии, существование живых организмов невозможно как без органического вещества, так и без минерального. Таким образом, каждый биоценоз в той или иной среде обитания функционирует в пределах конкретного органоминерального комплекса. В различных органоминеральных комплексах реализуются геохимические потоки, трансформация органического вещества, связанные с развитием живых организмов и биоценозов.

Рассмотрим долевое содержание минеральной, органической и биотической компонент в органоминеральных агрегатах донных отложений, почвы и воздуха (табл. 49). Каждый из рассмотренных органоминеральных комплексов функционирует независимо друг от друга и характеризуется четко выраженной структурой. Параметры, приведенные в табл. 49, служат обоснованием границ не плотности организмов, рассмотренной в предыдущих главах, а процентного содержания биоты по массе в соотношении с минеральным и органическим веществом.

Таблица 49

Соотношения минеральной, органической и биотической компонент в органоминеральных комплексах различных сред, % по массе

Органоминеральный комплекс	Минеральное вещество	Органическое вещество	Биота	Биота по отношению к органическому веществу
Воздушный				
Бытовая домашняя пыль (комок: перья, пыль, шерсть) (3, 6)	–	–	–	15
Бытовая домашняя пыль (комок) (2, 17)	–	–	–	3—7

Окончание табл. 49

Органоминеральный комплекс	**Минеральное вещество**	**Органическое вещество**	**Биота**	**Биота по отношению к органическому веществу**
Органические агрегаты: вата (9)	–	–	–	20
Органические агрегаты: паутина (18)	–	–	–	3
Аэрополлютанты: тополиный пух (18)	–	–	–	12
Почвенный				
Черные слитые почвы (1, 4, 10)	90	2,2	0,6	27
Серые лесные почвы (1, 4, 10)	92	2,4	0,57	23,7
Черноземы (1, 10, 13)	93	2,4	0,07	2,9
Тундровые почвы (1, 10, 13)	93	2,5	0,04	1,6
Пустыни (1, 4, 10, 13)	98	1	0,06	6
Торфяник (8, 12)	50	50	0,5	1
Водный				
Ил (11)	98	1,5	0,3	20
Заиленные пески (11)	99	0,6	0,15	25
Песчаные илы (11)	99	0,9	0,06	6,6
Детрит (5, 7, 14, 15, 16)	–	–	–	20

Примечание. Источники литературы: 1 — Вальков, Казеев, Колесников (2014); 2 — Дубинина, Плетнев (1977); 3 — Железнова (2007); 4 — Калинин (1991); 5 — Константинов (1986); 6 — Кропотова (2002); 7 — Планктон и экологическое состояние водотоков… (2010); 8 — Физика и химия торфа… (1989); 9 — Малева, Корляков, (2015); 10 — Одум (1986); 11 — Олейник, Белоконь, Кабакова (1996); 12 — Панкратов (2007); 13 — Савельева (1969); 14 — Садчиков (1997); 15 — Спиглазов, Куснер, Сафарова (1992); 16 — Стройнов (2014); 17 — Control of house-dust mites… (1987); 18 — наши неопубликованные данные.

Воздушные органоминеральные комплексы — так называемые хлопья и комки пыли — наименее исследованы по сравнению с почвой и донными отложениями, тем не менее отличаются стабильными структурно-функциональными характеристиками. В комке бытовой пыли содержатся волосы, ткань, кожа, паутина, минеральные частицы и специфичные флора и фауна (Дубинина, Плетнев,

1977; Control of house-dust mites…, 1987; Суровенко, Железнова, 2003). Как правило, именно в комках и хлопьях пыли доля минеральных твердых частиц незначительна (от 2 до 30 %, иногда менее 1 %), а структуру этим агрегатам придают именно органические фибриллярные волокна. При попадании воздушных органоминеральных комплексов и относительно чистых субстратов органического происхождения (вата, тополиный пух, одуванчик, волосы, перья, паутина) в воду доля биоты на данных субстратах возрастает до 50 % по массе от органического вещества. Если в воздушных условиях органические субстраты осваивают бактерии и грибы, то в воде доминируют водоросли (Корляков, Малева, Липская, 2016). При этом в наших экспериментах наибольшая доля биоты наблюдалась на вате и тополином пухе, как субстратах с наименьшими по диаметру волокнами, а наименьшее количество биоты — на волосах, характеризующихся наибольшим диаметром. Количество биоты на органических фибриллярных субстратах (вата, тополиный пух, перья) также в два-три раза превышало количество биоты на аналогичных фибриллярных субстратах минерального происхождения (базальтовая нить, асбест). Полисахаридные органические субстраты (вата, тополиный пух, одуванчик) также характеризуются относительно большим разнообразием и биомассой микроорганизмов по сравнению белковыми субстратами (перья, волосы). В свою очередь на пептидно-белковых комплексах локальная большая биомасса создается членистоногими (Кропотова, 2002; Суровенко, Железнова, 2003; Железнова, 2007). Доля биоты по отношению к органическому веществу различных воздушных органоминеральных комплексов колеблется в пределах 3—20 % по массе, в среднем составляя 11 %. Доля минерального кристаллического вещества в воздушных органоминеральных комплексах, как правило, очень низкая и требует специальных методов оценки, поэтому в табл. 49 не отражена.

Сухопутные органоминеральные комплексы — почвы — отличаются следующими особенностями (см. табл. 49). Как правило, минеральные компоненты занимают 90—98 % массы почвы. На органическое вещество приходится до 10 %. Из органического вещества на долю биоты приходится 5—15 % (Почвоведение…, 1988; Степановских, 2001; Вальков, Казеев, Колесников, 2014). Оценка массы биоты по отношению к минеральной компоненте в различных

биомах производилась по максимальным величинам биомассы различных биомов по Ю. Одуму (1986), которые фигурируют в верхних горизонтах соответствующих почв. Наша сводка показала, что в различных почвах доля органического вещества по отношению к минеральному не превышает 2,5 % по массе. Это объясняется тем, что по объему на долю минеральной компоненты приходится 50—60 % общего объема, 15—25 % — на воздух, 25—35 % — на воду, а органическое вещество составляет оставшуюся долю. Наибольшей долей биоты по отношению к органическому веществу отличались самые большие по биомассе почвы лесных массивов (23—27 %), доля биоты в общем органоминеральном комплексе данных почв также на порядок превышала величины остальных почв.

Также следует отметить, что в схожих по биомассе биоценозах наибольшая доля биоты по отношению к органическому веществу наблюдалась в более теплых и более продуктивных экосистемах. Так, например, доля биоты пустынь превышала долю биоты тундр, а доля биоты тропических лесов превалировала над долей биоты умеренных лесов. Отдельного рассмотрения заслуживает особый переходный почвенно-водный органоминеральный комплекс — торф. Этот комплекс формируется из органики, поэтому отличается наибольшей долей органического вещества по отношению к минеральному, причем с некоторых позиций он может рассматриваться как почти полностью состоящий из органического вещества. По сравнению с почвами относительно более бедная по разнообразию доля биоты в торфе также укладывалась в величины соотношений к органическому веществу и общему органоминеральному комплексу. Доля биоты по отношению к органическому веществу различных наземных (почвенных) органоминеральных комплексов колеблется в пределах 1—27 % по массе, в среднем составляя 10,4 %.

В водных органоминеральных комплексах, представленных донными отложениями, как отмечено в предыдущих разделах, с уменьшением доли мелкодисперсных фракций растет численность и биомасса гидробионтов (см. табл. 49). Это определяется типом донных осадков, то есть доминирующей долей по массе галечника, гравия, песка и ила. Но донные отложения, формируемые в ходе седиментации и называемые илом или сапропелем, также бывают весьма различны в части соотношений минеральных и

органических фракций. В сапропеле содержание органики может колебаться от 15 до 95 %. Существуют также различные классификации сапропелей; например, если содержание минералов более 50 % — богатые минеральные, 15—50 % — обедненные. По другим классификациям, органические сапропели — 30 % минеральных веществ, органоминеральные — 30—50 %, минерально-органические — 50—70 %, минерализованные — 70—85 % (Кудашев, 2004; Органические вещества в водах…, 2011; Бенсман, 2010). По данным океанологов, седиментологов (Лисицын, 1974; Осипов, Соколов, Румянцева, 1989; Свальнов, 2001; Страхов, 2008), в донных отложениях Мирового океана доля и соотношения минеральных, органических и живых компонент также значительно варьируется и одни виды органических веществ заменяются другими. Доминирующая доля минеральных веществ может наблюдаться в донных отложениях, состоящих из минералов биологического происхождения: ракушечнике, радиоляриевых, фораминиферовых, диатомовых осадках. Как правило, вода в сапропеле составляет 60—97 %, остальное приходится на минералы и органическое вещество (Свальнов, 2001). С увеличением глубины донных отложений их плотность растет и, соответственно, доля воды уменьшается. Отметим, что объем свободного пространства, занятого водой, между различными по дисперсности грунтами колеблется, по нашим данным, от 30 до 70 %. Однако в мелкодисперсных фракциях ила, как отмечено выше, пористость может колебаться от 2 до 90 %. Наибольший процент пористости и соответствует заполнению этого пространства водой и органическим веществом. Если в массе ила учитывать воду, которая, как правило, не берется в расчет при методах обработки ила, то доля биоты по отношению к органоминеральному комплексу донных отложений снизится. То же самое может касаться органического вещества. Доля органического вещества по отношению к органоминеральному комплексу, по данным Г. Н. Олейника с соавт. (1996), составляет 0,6—1,5 %. Схожие данные по содержанию органических веществ в донных отложениях приводит В. И. Романенко (1985) — 0,5—2 % органики от минерального вещества и воды. Это относится к наиболее обогащенным органикой донным отложениям — илам, так как в галечнике, гравии и песке органического вещества содержится на порядки меньше. Биомасса бактериобентоса, по данным различных

исследователей, колеблется в пределах 0,5—6 мг/г сухого веса ила (Олейник, 1996, 1997; Дзюбан, 2003, 2004). Наибольшая биомасса зообентоса внутренних водоемов составляет 10—20 г/м^2 (Методика изучения биогеоценозов…, 1975; Методические рекомендации…, 1984а, 1984б; Оценка состояния водных объектов…, 1994; Системы ведения товарного рыбоводства…, 2005; Шарапова, 2007). Так как эта биота представлена преимущественно фауной хирономид и олигохет, занимающей слой ила высотой 1 см, можно произвести следующие расчеты. Если брать зообентос при слое 1 см глубиной на площади 1 м^2 и биомассе 10—20 г, то общая масса ила, занятого этим пространством, будет составлять 10 000 г. То есть масса биоты зообентоса по отношению к илу — органоминеральному комплексу — составит 0,1—0,2 %. Эти величины также укладываются в долю биоты бактериобентоса по отношению к органоминеральному комплексу донных отложений — 0,06—0,3 % (см. табл. 49). Доля массы биоты, представленной макрофитами водоемов, по отношению к илам, в которых они растут, также составляет 0,1—0,3 % (Распопов, 1985; Бабушкин, 1996). Аналогичные величины можно отметить для бентоса Мирового океана (Зенкевич, 1970), однако исключение составляют обрастания, использующие минеральную среду как субстрат и функционально зачастую не связанные с органоминеральным комплексом донных отложений (Протасов, 1994б; Раилкин, 2008). Говоря о детрите как о водном аналоге воздушных комков пыли, можно остановиться на следующем моменте. Детрит, как и торф, состоит преимущественно из органического вещества и доля биоты на нем, по многочисленным данным, составляет 20 % массы органики (см. табл. 49). Таким образом, доля биоты по отношению к органическому веществу различных водных органоминеральных комплексов колеблется в пределах 6—25 % по массе, в среднем составляя 18 %. Отметим, что учитывалась доля биоты в детрите водных экосистем, без учета активного ила аэротенков, так как в искусственных экосистемах соотношения «минеральное вещество — органическое вещество — биота» могут отличаться существенно иными пропорциями. Кроме того, точных данных о количественном соотношении органики, служащей каркасом для биоты, и массе самих микроорганизмов, поселяющихся на органике активного ила, практически нет. Тем не менее ряд исследователей указывают на наличие органического матрикса, служащего карка-

сом различных хлопков активного ила (Кутикова, 1984; Никитина, 2010). С других позиций, флоккула активного ила является аналогом колоний и биопленок бактерий, то есть уже не является органоминеральным комплексом (Москопа, 1966; Стабникова, Гордиенко, Ксенофонтов, 1991; Никитина, 2010).

Говоря об органоминеральных комплексах донных отложений и активно передвигающихся хлопках ила и детрита, следует также остановиться на воде. Средняя концентрация органического вещества в морской воде составляет 2 мг/л. В водах Мирового океана растворенное органическое вещество колеблется в пределах 0,5—6 мг/л (Константинов, 1986). Наибольшие величины органического вещества фиксируются на рифах и в зарослях макрофитов, зачастую возрастая и флуктуируя в пределах 1-2 порядков, однако десяткам и сотням миллиграммов на 1 л способствуют частицы детрита, которые уже не относятся к растворенному органическому веществу и представляют собой функционально отдельный органоминеральный комплекс (Сорокин, 1990). В пресных водоемах концентрация растворенного органического вещества колеблется еще в больших величинах. Так, в озере Байкал составляет 0,5—2 мг/л, в Каспийском море — 3—5 мг/л, в Рыбинском водохранилище — 7—15 мг/л. В эвтрофных водоемах органическое вещество в среднем составляет 25—31 мг/л, в дистрофных — 270 мг/л. Если в воде в среднем содержится 5—20 мг/л органического вещества, то в донных отложениях — 5000—20 000 мг/л, то есть на 3 порядка выше (Романенко, 1985). Схожие концентрации органического вещества содержатся в искусственных питательных средах. В жидких средах, как правило, 4000—9000 мг/л, в гелеобразных — 12 000—80 000 мг/л. Если в пресноводных и морских экосистемах биомасса бактериопланктона составляет 0,5—5 мг/л, а зоопланктона — 1—5 мг/л, то биомасса фитопланктона может достигать более значительных величин. При умеренном цветении — 1—10 мг/л, при интенсивном — 10—90 мг/л, при гиперцветении — 100—500 мг/л. В последнем случае, при гиперцветении, доля биоты по отношению к органическому веществу может достигать 50 % и выше. Однако гиперцветение, вероятно, наблюдается в тех случаях, когда концентрация органического вещества в воде приближается к величинам, соответствующим жидким питательным средам, характерным для культивирования водорослей и бактерий, так как концентрация

только одного азота может составлять десятки миллиграммов на 1 л, а углекислый газ, как правило, потребляется из атмосферы. Если принять концентрацию органического вещества при гиперцветении равной концентрации питательных сред, то биота по отношению к органическому веществу будет составлять 2—15 %. Доля биоты, состоящей из бактерий, по отношению к органическому веществу воды, в которой эти бактерии развиваются, составляет от 3 до 25 % (Головко, 1995; Олейник, Кабакова, 1995; Олейник, Белоконь, Кабакова, 1996; Олейник, 1997). Для питательных сред и развивающихся в них культур бактерий этот показатель составляет 20—25 % соответственно (Бородулина, Кронгауз, Голод, 1974). Более высокая доля биоты по отношению к органическому веществу питательных сред обусловлена тем, что численность клеток в них может составлять несколько миллиардов клеток на 1 мл, в то время как в воде колеблется от нескольких сотен тысяч до нескольких миллионов. Кроме того, размеры клеток бактерий в питательных средах, как правило, больше. Следует отметить, что доля биоты фитопланктона, занимающая до 50 % доли органического вещества, может быть обусловлена особым экотонным типом функционирования, когда активное развитие живых организмов сосредоточено на потоке органического вещества при благоприятных условиях для метаболизма. Подобные явления в природе наблюдаются на гидрофронтах и эстуариях. Здесь важно указать, что за отмеченными величинами биомассы вслед за интенсивной продуктивностью идут соизмеримые величины деструкционных процессов (Перфильев, 1972; Романенко, 1985) Однако величины подобных соотношений для бактериопланктона, зоопланктона и аналогичные показатели для других органоминеральных комплексов могут косвенно свидетельствовать об увеличении доли органического вещества в воде при гиперцветении, которое не всегда учитывается, что значительно снижает величины данного соотношения. В целом величины массы биоты по отношении к органическому веществу толщи различных водных экосистем также колеблется в пределах 3—25 %.

При рассмотрении органоминеральных комплексов в глобальном масштабе основной акцент следует сделать на соотношения углерода в земной коре по отношению к другим элементам, а также биосферы по отношению к литосфере, атмосфере, гидросфере. Если рассмотреть долю органического вещества в виде углерода в

соотношении от общей массы земной коры, то получатся соотношения, схожие с остальными органоминеральными комплексами. То есть от 0,3 и до 0,15 % массы углерода от общей массы земной коры, вполне сопоставимо в долевом соотношении с величинами доли биоты по отношению к органоминеральным комплексам различных сред, которые составляют от 0,6 до 0,04 % по массе (см. табл. 49). Однако биосфера от массы земной коры в долевом соотношении составляет величины, еще на 3 порядка меньшие, и в целом разница получается 7 порядков. Углерод вместе с фосфором составляют 0,4 % массы земной коры. Живое вещество, или биосфера, составляет от углерода 0,012 %. То есть резерв составляет один порядок, если сравнивать со средним отношением биоты к органоминеральному комплексу. Если сравнивать отношение биоты к органической компоненте органоминеральных комплексов (1—27 %), то резерв составляет 2-3 порядка. Или до 2-3 порядков в зависимости от стадии развития биоты. Если массу биосферы увеличить до данных соотношений, то получатся величины, равные 10^{15} т, что совпадает с величинами, рассчитанными при освоении биотой минеральных осадков, представленными в табл. 47. Иными словами, биотой освоены величины запасов углерода земной коры на 2-3 порядка ниже возможного функционального освоения. Если в среднем доля биоты по отношению к органическому веществу различных органоминеральных комплексов составляет 13 %, а биосфера по отношению к органическому веществу литосферы и гидросферы только 0,012 %, то биосфера использует органическое вещество литосферы и гидросферы только на 0,1 %. Биосфера от атмосферы занимает 0,046 %, от гидросферы 0,00016 %, от литосферы 0,00008 % (табл. 50). Однако основная масса биосферы Земли представлена биотой, развивающейся на пресной воде суши. Здесь важно подчеркнуть, что и концентрация растворенного органического вещества в пресной воде достигает на 2 порядка больших величин по сравнению с морской водой. Доля массы биосферы от мировых запасов пресной воды составляет 0,0053 %. При этом доля массы биоты по отношению к массе воды даже при максимальном гиперцветении составляет 0,0001 %. В этом соотношении при учете того, что даже не вся пресная вода (за исключением ледников, составляющих до 50 %) используется биосферой, плотность биосферы в целом выше, чем плотность биоты любой из ее отдельных

экосистем. Это в очередной раз демонстрирует тот факт, что основная масса биоты распределена при наибольших величинах плотности на границах разделов фаз.

Таблица 50

Соотношения масс геосфер и доли углерода

Геосфера	Масса, т	Доля биосферы от соответствующей геосферы по массе, %	Доля углерода по массе от геосферы, %
Биосфера	$2{,}4 \cdot 10^{12}$	–	–
Атмосфера	$5{,}15 \cdot 10^{15}$	0,046	0,013
Гидросфера	$1{,}5 \cdot 10^{18}$	0,00016	0,0027
Земная кора	$2{,}8 \cdot 10^{19}$	0,00008	0,3

Наиболее интенсивно углерод используется биотой воды, в меньшей степени — атмосферы и минимально — литосферы (см. табл. 50). То есть при наиболее низкой доли углерода в воде биота в органоминеральных комплексах данной экосистемы или среды достигает соотношений по величинам, сопоставимым с органоминеральными комплексами других сред. С других фактических позиций, значительно меньшая доля углерода в гидросфере относительно долей в других геосферах объясняет на порядки меньшую массу биосферы воды ($0{,}0032 \cdot 10^{12}$ т) по сравнению с биосферой суши ($2{,}4 \cdot 10^{12}$ т). Иными словами, биота интенсивнее накапливает массу на суше за счет освоения более плотных концентраций углерода атмосферы и верхних слоев литосферы. По части метаболизма соотношения углерода также расположены в закономерном ряду вода — газ — кристаллическое вещество. То есть для осуществления основных биохимических реакций в первую очередь необходима вода, основным материалом во всех типах метаболизма (фотосинтез, дыхание, хемосинтез) является газ (O_2, CO_2, H_2, CH_2, H_2S). А твердое минеральное вещество используется биотой только в ограниченном числе биохимических реакций (хемосинтез).

Таким образом, органоминеральные комплексы, образующиеся в природе в сухопутных, водных, переходных условиях (почва, донные отложения) среды, характеризуются закономерными и сопоставимыми лимитами соотношений органического, минерального

веществ и биоты. В наиболее продуктивных экосистемах и благоприятных для развития жизни биота по отношению к органическому веществу составляет относительно большую долю. Так как биота стремится увеличить массу по отношению к органическому веществу, которое биота использует, то биомасса по отношению к продукции в долевом участии должна увеличиваться. Что и наблюдается в отношении увеличения доли *K*-стратегов в ведущих биоценозах. Вторым аспектом является вектор развития биоты направленный на избавление от геохимических «ловушек». То есть постоянное увеличение доли используемого биотой органического вещества и минимизация потерь органики в недоступных биотопах. Пределы увеличения удельных жизненных поверхностей и сама форма их увеличения будут зависеть от того, каким путем пойдет биота в своей организации, какие механизмы будут использованы. По некоторым законам развития они могут быть безграничными, по некоторым могут иметь вполне определенные физические и физико-химические лимиты, которые биота не сможет преодолеть. Так, данные по соотношениям биоты в органоминеральных комплексах и величинам, рассчитанным на основании средних удельных плотностей организмов при освоении всего биотопического пространства геосфер, показывают одинаковую величину, равную 10^{15} т. Так или иначе биота и ее наиболее активный сегодняшний носитель — человек перед освоением других планет должны выработать весь комплекс оптимизированных механизмов, увеличивающих емкость среды не только для существования, но и для развития биоты, то есть направленной экологической эволюции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрение емкости среды с традиционными показателями численности и биомассы, но с учетом параметров самой среды в виде двухмерного и трехмерного пространства биотопов выявило ряд новых закономерностей. В ходе работы получено множество статистических связей численности и биомассы биоты с удельными поверхностями минеральных осадков и растительных субстратов, которые могут быть использованы в различных моделях. Статистические связи, полученные на различных таксонах и в двух средах — сухопутной и водной, во-первых, подтверждают объективность данного подхода в исследованиях пространства среды, во-вторых, демонстрируют, что биотопы представлены удельными поверхностями, значительно превышающими стандартно учитываемые площади сред. Этот подход опирается на данные об удельном жизненном пространстве, полученные А. П. Мусатовым (1994; 2001) и А. Ф. Алимовым (2003; 2006; 2008). Предложенный принципиально новый подход к оценке емкости среды, базирующийся на удельных поверхностях, связанных с плотностью биоты, и химических фонах, которые также ограничивают развитие биоты, находит отражение в лимитирующих величинах удельного объема для биоты, заселяющей сложные субстраты: осадки и трехмерное пространство зарослей растений. Данные, получаемые по двухмерным и трехмерным пространствам биотопов, позволяют оценивать параметры емкости среды как для отельных популяций, так и для биоценозов, а также биосферы в целом. Анализ различных подходов к оценке емкости среды выявил три основных предмета и методологических аспекта: аккумулятивно-фильтрационный, балансово-энергетический и пространственно-численный. Пространственно-биотопическая емкость среды, рассмотренная в работе, объединяет последние два из трех аспектов и позволяет получать точные данные о потенциальной и реализованной емкости среды по А. А. Протасову (1994). Балансы компонент органоминеральных комплексов и соотношения про-

странств минеральных и органических биотопов вносят ряд дополнительных фундаментальных величин в несущую — хозяйственную емкость (Holdgate, 1994), а данные о структуре органоминеральных комплексов позволяют делать более точные прогнозы, моделировать ландшафтные процессы, связанные с метаболизмом биоты, и находить оптимальные прикладные решения. В меньшей степени пространственно-биотопическая емкость среды связана с аккумулятивно-фильтрационным подходом, так как в этом аспекте определяющими являются метаболические свойства биоты, но данное направление может быть доработано углубленными исследованиями органоминеральных комплексов.

Проблема емкости среды на микроуровне, в частности взаимодействие биоты с минералами и органоминеральными комплексами, связана с такими общебиологическими научными проблемами, как возникновение минеральных скелетов внутри живых организмов, биовыветривание, а также проблемой организации абиотического пространства при возникновении жизни. Анализ свойств среды объясняет возникновение принципиальных ароморфозов у биоты, позволяющих осваивать более значительные объемы и площади пространства. Информационный аспект емкости среды основан на хемокоммуникациях живых организмов, которые ограничивают плотность как отдельных популяций, так и биоценозов. На основе величин средних плотностей различных организмов определены максимально возможные пределы массы биосферы при существующих типах метаболизма в случае освоения всех удельных поверхностей верхней части литосферы, которая может рассматриваться как биотоп. Данный порог равен 10^{15} т. Эта величина вписывается в лимиты массы углерода литосферы и является оптимальной в соотношениях биоты к органическому и минеральному веществам для большинства органоминеральных комплексов. Наибольшие величины пространств неосвоенных биотопов являются наиболее благоприятными для таких групп, как хемосинтетики, сапрофиты и редуценты.

В горизонтальном направлении при освоении двухмерных поверхностей развитие биоты ничем не ограничено, а вертикальное расселение ограничивается слоями и толщами, обусловленными сменой концентраций веществ, различными фазовыми разделами — твердым, жидким, газообразным. Поэтому основным барьером, или

препятствием, является вертикальное расселение, охватывающее трехмерное пространство. Двухмерные поверхности могут увеличиваться на порядки величин, а трехмерный объем ограничен физическими и химическими фонами, обусловленными силами гравитации. Поэтому для увеличения емкости необходимо такое увеличение удельных поверхностей, чтобы для жизнедеятельности организмов главную роль выполняли силы адсорбции. В этом отношении пространственно-биотопическая емкость среды разделяется на два уровня: для организмов, функционирующих в пределах гравитационной силы, и организмов, функционирующих в пределах комплекса сил адсорбции и адгезии.

В данной работе при рассмотрении различных аспектов емкости среды не уделено внимание биоразнообразию, так как эта биологическая характеристика обусловлена качеством среды. Качественной эволюции способствует увеличение толщ, слоев, сред и разделов фаз, которые, с одной стороны, обеспечивают увеличение емкости среды, с другой — меняют ее качество. То есть слой смены концентраций и разделов фаз вещества, на которой развивается жизнь в виде продукции и разнообразия, должен быть как можно шире, что позволит биоте и биосфере развиваться далее в трехмерном пространстве. Чем больше слоев со сменой концентраций и слоев с разделом фаз, динамичных во времени, тем благоприятнее условия среды для возникновения новых форм и выработки новых ароморфозов. Таким образом, увеличение удельных поверхностей и подбор оптимального объема в рамках концепции пространственно-биотопической емкости среды при выработке градаций биохимических фонов может позволить получать новые адаптации и ароморфозы у различных форм биоты.

Установлено, что биота делает минеральную среду более дискретной в ходе биовыветривания и более континуальной в процессе формирования органоминеральных комплексов. Биота изменяет величину трехмерного пространства органоминеральных комплексов путем выделения экзометаболитов и механического воздействия. Изменение дискретности и континуальности биотопа с позиций емкости среды напрямую связано с дискретностью и континуальностью биоты. Континуальность определяет количество биоты, дискретность — качество. При этом биота, экономя энергию, становится более упорядоченной — континуальной в виде биопленок

и, растрачивая энергию, — дискретной в виде экотонов (Харченко, 1991; Залетаев, 1997). Последняя форма позволяет ей осваивать новую среду. Природа периодически производит формы живых организмов (инфауна, бобры, человек), нарушающие континуальность биотопов и ландшафтов. Формы биоты, увеличивающие дискретность среды, также обеспечивают увеличение вертикального освоение этой среды. Увеличение дискретности среды способствует росту энергии, обеспечивающей жизнедеятельность организмов. Соотношения дискретности и континуальности биотопов и дискретности и континуальности биоты требует специального исследования.

Таким образом, изучение характеристик удельных поверхностей и удельного объема различных сред, структуры и динамики органоминеральных комплексов и биохимических фонов в плотных агрегациях организмов позволяет сформулировать основные положения пространственно-биотопической емкости среды:

1. Биота в ходе развития на Земле стремится к увеличению емкости среды путем измельчения, перераспределения и дифференцировки горных пород и увеличения поверхностей самих биологических субстратов в коэволюционном развитии, а также внесения дискретной биогенной компоненты в толщи атмосферы, гидросферы, литосферы для дальнейшего их освоения. Увеличение дискретности разделов фаз минералов с водой и газами прокариотными микроорганизмами и впоследствии многоклеточными способствовало интенсификации и оптимизации распределения потоков энергии в виде газов, воды и более сложных молекул, что обеспечивало энергией организмы.

2. Динамика развития органоминеральных комплексов, формирование биохимических фонов в различных средах и особенности заполнения биотой пространства демонстрируют, что биота смешивает три геосферы (литосфера, атмосфера, гидросфера), то есть увеличивает дискретность каждой из геосфер. В пределах развития биоты идет снижение плотности литосферы и незначительное увеличение плотности и характеристик континуальности гидросферы и атмосферы. Это позволяет биоте эффективнее осваивать все три геосферы. При этом биота в процессе развития и освоения пространства также смешивается со всеми фазами абиотического вещества: твердым, жидким, газообразным. По всей видимости, в этих

наиболее дискретных условиях трех фаз минерального вещества и максимального смешения трех геосфер жизнь и возникла, и биота стремится к этому состоянию.

3. Емкость среды для биосферы увеличивалась в своем развитии в вертикальном направлении в виде дифференцированных по функциям толщ, слоев, ярусов, связанных информационными и энергетическими потоками, посредством самой биоты. Это привело к формированию двух функционально различных биотопических толщ — минеральной и биотической. Функциональные отличия данных толщ обусловлены их структурой, характеризующейся различными соотношениями величин удельных поверхностей и удельного объема.

4. Колебания пространства биотопов в виде удельных поверхностей разноразмерных толщ минералов и горных пород, превышающие площадь поверхности монолитной Земли, составляют 4 порядка, а для растений — 1 порядок. То есть толщи мелкодисперсных отложений и поверхности фитоценозов превышают площадь поверхности Земли, на которой они расположены, на 4 и на 1 порядок соответственно. Колебания удельного объема для минеральных толщ составляет десятки процентов, для растений — от одного десятка процентов до десятых и сотых долей процента. То есть развитие жизни в толщах отложений ограничено свободным объемом для заселения, но оптимизируется большими поверхностями, а на растительных субстратах животные более ограничены поверхностями, но обеспечены большим трехмерным пространством — объемом.

5. Качественные различия относительных поверхностей ограничивают возможности для освоения различными специализированными видами. В фитоценозах можно выделить четыре уровня удельных поверхностей:

а) поверхность Земли;
б) поверхность листьев односторонняя;
в) поверхность листьев двусторонняя и поверхность стволов, ветвей;
г) поверхность микроструктур сосудистой системы покрытосеменных растений и микровыростов на листьях (волосков, капсул и т. д.) и стволах.

Для осадочных пород это два уровня удельной поверхности: без

учета микропор и поверхность с учетом капиллярных пор, которые могут осваивать микроорганизмы. Данные особенности удельных поверхностей позволяют выделить еще два функциональных уровня пространственно-биотопической емкости среды — гравитационной и адсорбционной. В первой лимиты пространства ограничены горизонтальными поверхностями, во второй — включают вертикальные поверхности.

6. Площадь биотопа для различных размерных и специализированных групп живых организмов различна в пространственном отношении, что определяется относительными характеристиками поверхностей, населенных этими организмами. Животные, населяющие трехмерные поверхности растений и других сложных субстратов живой и неживой природы, выработали ряд специфичных приспособлений для передвижения по этим поверхностям, такие как различные выросты (от молекулярных до тканевых) у одноклеточных животных, различные по размеру, форме и конфигурации крючки у членистоногих, присоски у червей и моллюсков и, наконец, пятипалые конечности у высших позвоночных. Обзор экоморфов биоты показал, что более 95 % видов живых организмов на планете представлено формами, специализированными для освоения сложных поверхностей растений и осадочных толщ горных пород, которые во много раз превышают площадь поверхности монолитной Земли.

7. Флуктуации балансовых характеристик биоты (численности, биомассы, продукции) приобретают в среде со временем все меньшую амплитуду колебаний и все большую выверенность. Внешнее биотопическое воздействие ведет к увеличению флуктуаций и выработке ароморфозов в эволюции биоты, что способствует освоению нового пространства: физического, физико-химического, химического, биологического. Пространственная емкость среды для биоты в ходе освоения различных сред постоянно увеличивается. При этом динамика роста численности и биомассы в пространстве характеризуется ступенчатой формой.

8. Оптимумы концентраций химических фонов и газовых констант различны для двух экологических групп живых организмов. Первая группа приурочена к плотным средам с высокой дискретностью границ разделов фаз «жидкость — твердое тело», «жидкость — газ», «твердое тело — газ», где интенсивнее всего про-

являются силы адгезии с наибольшим количеством физических взаимодействий. В этих средах обитают виды, приспособленные к широкому диапазону химических фонов, высоким концентрациям метаболитов, а также часто с несколькими типами метаболизма. Такие организмы можно отнести к хемоэврибионтам. Ко второй группе относятся организмы, приспособленные к жизни в узком диапазоне химических концентраций, — хемостенобионты. Потенциальная емкость среды, например при искусственном увеличении удельных поверхностей и снижении удельного объема, для первой группы организмов может быть значительно выше.

9. Резервы емкости среды на Земле для биосферы — искусственное увеличение поверхностей различных биотопов в пределах оптимальных концентраций химических фонов, органических веществ и газовых констант. То есть более плотная комплектация по распределению разделов фаз «твердое тело — газ», «твердое тело — жидкость», «жидкость — газ» для увеличения количества единиц продукции живого вещества.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абделькадер, Г. Х. Е. Реакции окислительного стресса в процессе адаптации двустворчатых моллюсков Unio pictorum / Г. Х. Е. Абделькадер // Вестн. Моск. гос. обл. ун-та. Сер.: естеств. науки. — 2011. — № 4. — С. 44—48.

2. Айвазов, Б. В. Практическое руководство по хроматографии / Б. В. Айвазов. — М. : Высш. шк., 1968. — 279 с.

3. Акимова, Т. А. Экология : учеб. для вузов / Т. А. Акимова, В. В. Хаскин. — М. : ЮНИТИ, 1999. — 455 с.

4. Акимова, Т. А. Экология. Человек — Экономика — Биота — Среда : учеб. для студентов вузов / Т. А. Акимова, В. В. Хаскин. — 3-е изд., перераб. и доп. — М. : ЮНИТИ-ДАНА, 2007. — 495 с.

5. Акклиматизация и гибридизация диких видов животных. Интродукция, акклиматизация и экология растений. Полезащитное лесоразведение. Кормопроизводство. — М. : МСХ : Аксания-Нова, 1969. — 115 с.

6. Алеев, Ю. Г. Экоморфология / Ю. Г. Алеев. — Киев : Наукова думка, 1986. — 424 с.

7. Алеев, Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы / Ю. Г. Алеев. — М. : Изд-во АН СССР, 1963. — 247 с.

8. Алейникова, М. М. Обследование почв на заселенность их вредными и полезными беспозвоночными животными в Среднем Поволжье / М. М. Алейникова. — Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1962. — 255 с.

9. Алексеев, В. В. Динамика биомассы фито- и зоопланктона в пелагиали Белого моря / В. В. Алексеев // Человек и биосфера. — М., 1976. — С. 93—99.

10. Алексеев, Н. К. Увеличение кормовой базы рыб привлечением насекомых к прудам / Н. К. Алексеев. — М. : Рыб. хоз-во, 1962. — 24 с.

11. Алексеева, Т. Н. Гранулометрический состав основных типов осадков Мирового океана : автореф. дис. … канд. геол.-минералогич. наук / Т. Н. Алексеева. — М., 2003. — 27 с.

12. Алимов, А. Ф. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А. Ф. Алимов, Н. Г. Богуцкая. — М. ; СПб. : КМК, 2004. — 436 с.

13. Алимов, А. Ф. Морфометрия озер, количество видов и биомасса гидробионтов / А. Ф. Алимов // Биология внутр. вод. — 2006. — № 1. — С. 3—7.

14. Алимов, А. Ф. Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с их морфометрией и минерализацией вод / А. Ф. Алимов // Биология внутр. вод. — 2008. — № 1. — С. 3—8.

15. Алимов, А. Ф. Соотношения между числом видов и размерными характеристиками хищных и нехищных животных в пресноводных экосистемах / А. Ф. Алимов // Биология внутр. вод. — 2003а. — № 2. — С. 3—8.

16. Алимов, А. Ф. Территориальность у водных животных и их размеры / А. Ф. Алимов // Изв. РАН. Сер. Биол. — 2003б. — № 1. — С. 93—100.

17. Алимов, А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем / А. Ф. Алимов. — СПб. : Наука, 2000. — 147 с.

18. Анисимов, В. Н. Молекулярные и физиологические механизмы старения / В. Н. Анисимов. — СПб. : Наука, 2003. — 468 с.

19. Апухтина, Н. Г. Отечественные истоки глобального экологического мышления: историко-философский анализ : автореф. дис. … д-ра филос. Наук / Н. Г. Апухтина. — Екатеринбург, 2000. — 30 с.

20. Арсентьева, Н. Ю. Динамика заселения водными микроорганизмами горной породы различных размерных фракций / Н. Ю. Арсентьева, Ю. П. Скрябин, К. А. Корляков // Тезисы докладов XIV школы-конференции молодых ученых «Биология внутренних вод», Борок, 26—30 окт. 2010 г. — Борок, 2010. — С. 4—5.

21. Артемов, В. Р. Киембаевское месторождение хризотил-асбеста / В. Р. Артемов, В. Н. Кузнецова. — М. : Недра, 1979. — 223 с.

22. Арутюнян, А. В. Методы оценки свободнорадикального окисления и антиоксидантной системы организма : метод. рекомендации / А. В. Арутюнян, Е. Е. Дубинина, Н. Н. Зыбина. — СПб. : Фолиант, 2000. — 104 с.

23. Астраханский заповедник / Г. В. Русаков, А. Г. Конечный, А. А. Косова [и др.]. — М. : Агропомиздат, 1991. — 191 с.

24. Атлас пресноводных рыб России. Т. 1—2 / [под ред. Ю. С. Решетникова]. — М. : Наука, 2002. — 378 с.

25. Афанасьев, С. А. Бактериальные обрастания теплообменного оборудования / С. А. Афанасьев, Е. Г. Романова, А. Е. Слепнев // Гидробиол. журн. — 1991. — Т. 27, № 5. — С. 56—61.

26. Бабушкин, А. А. Продуктивность сообществ гидрофитов в озерах южной части Тюменской области / А. А. Бабушкин // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири : материалы конф. по изучению водоемов Сибири. — Томск, 1996. — С. 44—45.

27. Бабьева, И. П. Биология почв / И. П. Бабьева, Г. М. Зенова. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 248 с.

28. Базыкин, А. Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций / А. Д. Базыкин. — М. : Наука, 1985. — 175 с.

29. Бактерии в почве, опаде и филлоплане городской экосистемы / Н. Н. Куличева, И. В. Лысак, П. А. Кожевин, Д. Г. Звягинцев // Микробиология. — 1996. — Т. 65, № 3. — С. 416—420.

30. Бариева, Ф. Ф. Фитопланктон озера Лебяжье г. Казани в условиях различного рода антропогенного воздействия и восстановления / Ф. Ф. Бариева // Тезисы докладов VIII Съезда ГБО РАН. Т. III. — Калининград, 2001. — С. 14—15.

31. Бауэр, Э. С. Теоретическая биология / Э. С. Бауэр. — М. ; Л. : Изд-во ВИЭМ, 1935. — 206 с.

32. Безгубов, В. А. К вопросу об экологической емкости территории и способам ее оценки / В. А. Безгубов, С. Н. Часовников // Фундамент. исслед. — 2015. — № 12-4. — С. 751—754.

33. Безруков, П. Л. Донные отложения Охотского моря / П. Л. Безруков // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1960. — Т. 32. — С. 15—97.

34. Беклемишев, В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей / В. Н. Беклемишев // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1951. — Т. 56, № 5. — С. 3—30.

35. Белобров, В. П. География почв с основами почвоведения : учеб. для студентов учреждений высш. проф. образования / В. П. Белобров. — М. : Академия, 2012. — 384 с.

36. Бенсман, В. Р. Проблемы классификации торфяников и сапропелей / В. Р. Бенсман // Молодой ученый. — 2010. — № 1—2 (13), т. 1. — С. 146—147.

37. Бершова, О. И. Взаимоотношения сине-зеленых водорослей — возбудителей «цветения» воды с бактериями / О. И. Бершова, Ж. П. Коптева, Е. В. Танцюренко // Цветение воды. — Киев : Наукова думка, 1968. — С. 159—171.

38. Бецкий, О. В. Волны и клетки / О. В. Бецкий, В. В. Кислов. — М. : Знание, 1990. — 64 с.

39. Биоплато как способ доочистки дренажных вод города и сточных вод промышленных предприятий / М. Л. Калайда, Л. К. Говоркова, С. Д. Загустина, М. Ф. Хамиова // Изв. высш. учеб. заведений. Проблемы энергетики. — 2009. — № 7—8. — С. 123—129.

40. Бородулина, Ю. С. Способы производства нитрагина / Ю. С. Бородулина, Е. А. Кронгауз, Б. И. Голод // Успехи микробиологии. — 1974. — № 9. — С. 200—204.

41. Бузимов, А. Ю. Направленное изменение удельной поверхности цеолитов путем механической обработки и отжига / А. Ю. Бузимов, С. Н. Кульков, W. Eckl // Актуальные проблемы современной механики сплошных сред и небесной механики : междунар. молодеж. науч. конф., 17—19 нояб. 2012 г. — Томск, 2014. — С. 186—189.

42. Буферная емкость речных экосистем в условиях хозяйственного освоения бассейнов / И. В. Гриб, В. И. Лаврик, А. И. Мережко, К. Б. Якубовский // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, № 5. — С. 3—16.

43. Быков, Б. А. Геоботаника / Б. А. Быков. — Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1957. — 382 с.

44. Быков, Б. А. Экологический словарь / Б. А. Быков ; АН КазССР, Ин-т ботаники. — Алма-Ата : Наука, 1983. — 215 с.

45. Быстров, В. А. Экологическая емкость и подходы к оценке различных видов емкостей среды территории, экологические проблемы региона Мурманской области / В. А. Быстров // Материалы международной научно-практической конференции «Современные организационно-экономические тенденции и проблемы развития Европейского Севера». Мурманский государственный университет. Мурманск, 23—24 апр. 2015 г. — Мурманск, 2015. — С. 278—283.

46. Вальков, В. Ф. Почвоведение : учеб. для бакалавров / В. Ф. Вальков, К. Ш. Казеев, С. И. Колесников . — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Юрайт, 2014. — 527 с.

47. Веремеев, В. Н. Видовой состав и численность почвенной мезофауны сосновых молодняков Белорусского Полесья / В. Н. Веремеев. — М. : Наука, 1980. — 80 с.

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

49. Вернадский, В. И. О пределах биосферы / В. И. Вернадский // Изв. АН СССР. ОМЕН. Сер. геол. — 1937. — № 1. — С. 3—24.

50. Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. — М., 1986. — 261 с.

51. Вертикально-ярусная организация микробных сообществ лесных биогеоценозов / Д. Г. Звягинцев, И. П. Бабьева, Т. Г. Добровольская [и др.] // Микробиология. — 1993. — Т. 62, № 1. — С. 5—36.

52. Взаимодействие глинистых минералов с микроорганизмами: обзор экспериментальных данных / Е. Б. Наймарк, В. А. Ерощев-Шак, Н. П. Чижикова, Е. И. Компанцева // Журн. общ. биологии. — 2009. — Т. 70, № 2. — С. 155—167.

53. Винберг, Г. Г. Биотический баланс вещества и энергии озера : дис. … д-ра биол. наук : [рукопись] / Г. Г. Винберг. — М., 1946. — 630 с.

54. Винберг, Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб / Г. Г. Винберг. — Минск : Изд-во Белорус. ун-та, 1956. — 253 с.

55. Вишнякова, И. В. Определение численности бактерий на мацерированных вегетативных органах высших водных растений / И. В. Вишнякова // Биология внутр. вод. : информ. бюл. — 1988. — № 79. — С. 20—22.

56. Водная известково-магнезиальная суспензия и способ ее приготовления / Диаз Чавес Луис Альфредо (BE), Солтер Тимоти Л. (BE), Хабиб Зиад (BE), Лэнжелен Анри-Рене (BE) : патент. 2344099 МПК CO4B2/02 / патентообладатель С.А. ЛУАСТ РЕШЕРШ Э ДЕВЕЛОПМЕН (BE); № 2006106223/15; заявление 27.07.2004; опубл. 20.01.2009. — 9 с.

57. Возняковская, Ю. М. Взаимоотношения растений с микроорганизмами ризосферы и филлосферы / Ю. М. Возняковская // Агрономич. микробиология. — Л. : Колос, 1976. — С. 144—179.

58. Волженский, А. В. Минеральные вяжущие вещества / А. В. Волженский. — М. : Стройиздат, 1986. — 464 с.

59. Волькенштейн, М. В. Биофизика / М. В. Волькенштейн. — М. : Наука, 1988. — 591 с.

60. Воронцов, А. И. Лесная энтомология / А. И. Воронцов. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1982. — 384 с.

61. Выживаемость в природе и критерии приемной емкости экосистем для искусственно полученной молоди крабов (Decapoda, Lithodidae) / Н. П. Ковачева, Д. С. Печенкин, И. Н. Никонова, Р. Р. Борисов, Е. С. Чертопруд // Тр. ВНИРО. — 2016. — Т. 163. — С. 80—93.

62. Высоцкая, С. О. Методы сбора обитателей гнезд грызунов / С. О. Высоцкая. — М. ; Л. : АН СССР, 1953. — 47 с.

63. Высоцкая, С. О. Членистоногие гнезд мелких млекопитающих / С. О. Высоцкая, М. К. Даниел // Методы сбора, изучения микроклимата. — Л. : Наука, 1973. — 71 с.

64. Вышкварцев, Д. И. Биотехнология защиты прибрежных экосистем от антропогенного влияния с помощью искусственных рифовых сооружений / Д. И. Вышкварцев, Е. Б. Лебедев // Вестн. ДВГАЭУ. — 1999. — № 10. — С. 130—137.

65. Вышкварцев, Д. И. По подводным холмам — биогермам / Д. И. Вышкварцев, Е. Б. Лебедев // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Исследования. Т. 1, гл. 9. — Владивосток : Дальнаука, 2003. — С. 775—776.

66. Галиулин, Р. В. Рекультивация деградированных тундровых почв: биохимическое тестирование эффективности на гидрофизической основе / Р. В. Галиулин, Р. А. Галиулина, В. Н. Башкин // Вода: химия и экология. — 2013. — № 5. — С. 100—104.

67. Генинг, В. Ф. Синташта: археологические памятники арийских племен урало-казахстанских степей / В. Ф. Генинг, Г. Б. Зданович, В. В. Генинг. — Челябинск : Юж.-Урал. кн. изд-во, 1992. — 406 с.

68. Геодакян, В. А. Асинхронная асимметрия / В. А. Геодакян // Журн. высш. нерв. деятельности. — 1993. — № 43, вып. 3. — С. 543—561.

69. Гептнер, В. Г. Вредные и полезные звери районов полезащитных лесонасаждений / В. Г. Гептнер, Л. Г. Морозова-Турова, В. И. Цалкин. — М. : Изд-во Моск. ун-та : Известия, 1950. — 452 с.

70. Герасимов, В. В. Эколого-физиологические закономерности стайного поведения рыб / В. В. Герасимов. — М. : Наука, 1983. — 125 с.

71. Герасимов, И. П. Структура и динамика природы Земли / И. П. Герасимов. — М. : Наука, 1993. — 337 с.

72. Герасимов, И. П. Эволюция и дифференциация природы Земли / И. П. Герасимов. — М. : Наука, 1990. — 311 с.

73. Герасимов, Ю. В. Динамика распределения рыб Рыбинского водохранилища / Ю. В. Герасимов // Актуальные проблемы водохранилищ. Всероссийская конференция с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья, Борок, 29 окт. — 3 нояб., 2002 г. : тез. докл. — Ярославль, 2002. — С. 54—55.

74. Гильманов, Т. Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах / Т. Г. Гильманов. — М. : МГУ, 1978. — 168 с.

75. Гиляров, М. С. Зоологические методы диагностики почв / М. С. Гиляров. — М. : Наука, 1985. — 27 с.

76. Гиляров, М. С. Методы количественного учета почвенной фауны / М. С. Гиляров. — Почвоведение. — 1941. — № 4. — С. 48—77.

77. Гиляров, М. С. Соотношение размеров и численности почвенных животных / М. С. Гиляров // Докл. АН СССР. — 1944. — Т. 18, № 6. — С. 283—285.

78. Гистология, эмбриология, цитология : учебник / Ю. И. Афанасьев, Н. А. Юрина, Е. Ф. Котовский [и др.]. — 6-е изд., перераб. и доп. — М., 2012. — 800 с.

79. Гительзон, И. И. Анализ роста популяций биофизическими методами / И. И. Гительзон. — Новосибирск : Наука, 1984. — 69 с.

80. Глаголев, А. А. Геометрические методы количественного анализа агрегатов под микроскопом / А. А. Глаголев. — М. ; Л. : Госгелиоиздат, 1941. — 264 с.

81. Глушакова, А. М. Сезонная динамика дрожжевого населения листьев Ox-alis acetosella L. / А. М. Глушакова, И. Ю. Чернов // Микробиология. — 2004. — Т. 73, № 2. — С. 226—232.

82. Головко, Т. В. Бактериопланктон Днепровско-Бугского лимана в условиях зарегулированного стока / Т. В. Головко // Гидробиол. журн. — 1995. — Т. 31, № 3. — С. 59—65.

83. Горленко, В. М. Экология водных микроорганизмов / В. М. Горленко, Г. А. Дубинина, С. И. Кузнецов. — М. : Наука, 1977. — 287 с.

84. Горшков, В. Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. XXVIII / В. Г. Горшков. — М. : ВИНИТИ, 1995. — 472 с.

85. Грегори, Ф. Микробиология атмосферы / Ф. Грегори. — М. : Мир, 1964. — 372 с.

86. Грин, Н. Биология : в 3 т. Т. 1 / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор ; под ред. Р. Сопера. — М. : Мир, 1993. — 368 с.

87. Грин, Н. Биология : в 3 т. Т. 2 / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор ; под ред. Р. Сопера. — М. : Мир, 1993. — 325 с.

88. Гродницкая, И. Д. Роль эпифитной микрофлоры в патогенезе сеянцев хвойных в питомниках : дис. ... канд. биол. наук / И. Д. Гродницкая. — Оренбург, 2005. — 218 с.

89. Грюнталь, С. Ю. Организация сообществ жужелиц (Coleoptera, carabidae) лесов Восточно-Европейской (Русской) равнины : автореф. дис. … д-ра биол. наук / С. Ю. Грюнталь. — М., 2010. — 40 с.

90. Гузев, В. С. Микробное сообщество микрофлоры ели / В. С. Гузев, С. А. Зайцев, И. П. Бабьева // Науч. доклады высш. шк. биол. науки. — 1980. — № 2. — С. 93—95.

91. Гузев, В. С. Площадь поверхности стволов и скелета крон в 25-летнем березняке и его биологическая продуктивность / В. С. Гузев, С. А. Зайцев, И. П. Бабьева // Леса России в XXI веке. — СПб., 2009. — С. 27—30.

92. Гурвич, А. Г. Введение в учение о митогенезе / А. Г. Гурвич, Л. Д. Гурвич. — М. : Изд-во АМН СССР, 1948. — 115 с.

93. Гурвич, А. Г. Митогенетическое излучение / А. Г. Гурвич. — М. : Госмедиздат, 1932. — 271 с.

94. Гурвич, А. Г. Теория биологического поля / А. Г. Гурвич. — М. : Совет. наука, 1944. — 155 с.

95. Давидянц, А. А. Производство катализаторов крекинга и высокоактивных силикагелей / А. А. Давидянц, Н. И. Первушкин. — М. : Химия, 1972. — 168 с.

96. Данилов-Данильян, В. И. Перед главным вызовом цивилизации: взгляд из России / В. И. Данилов-Данильян. — М., 2005.— 224 с.

97. Данилов-Данильян, В. И. Экологический вызов и устойчивое развитие / В. И. Данилов-Данильян, К. С. Лосев. — М. : Прогресс-традиция, 2000. — 416 с.

98. Дахнов, В. Н. Геофизические методы определения коллекторских свойств нефте- и газонасыщения горных пород / В. Н. Дахнов. — М. : Недра, 1985. — 312 с.

99. Дегерменджи, А. Г. Аутостабилизация контролирующих рост факторов в биологических системах / А. Г. Дегерменджи, Н. С. Печуркин, А. Н. Шкидченко. — Новосибирск : Наука, 1979. — 135 с.

100. Делова, Г. В. Микробные ценозы на листьях растений / Г. В. Делова, Т. Т. Кузнецова // Микрофлора растений и почв. — Новосибирск : Наука, 1973. — С. 32—45.

101. Денисова, А. И. Донные отложения водохранилищ и их влияние на качество воды / А. И. Денисова, Е. П. Нахшина, А. К. Рябов. — Киев : Наукова думка, 1987. —164 с.

102. Дзюбан, А. Н. Бактериобентос водохранилищ Верхней Волги как показатель экологического состояния водоемов / А. Н. Дзюбан // Вод. ресурсы. — 2003. — Т. 30, № 6. — С. 741—749.

103. Дзюбан, А. Н. Оценка экологического состояния водохранилищ по критериям бактериобентоса / А. Н. Дзюбан // Гидробиол. журн. — 2004. — Т 40, № 4. — С. 73—79.

104. Дианова, Е. В. Поглощение бактерий почвой и влияние его на микробиологическую деятельность / Е. В. Дианова, А. А. Ворошилова // Науч.-агрономич. журн. — 1925. — № 9. — С. 520—542.

105. Добровольский, В. В. Географии почв с основами почвоведения : учеб. для вузов / В. В. Добровольский. — М. : ВЛАДОС, 1999. — 384 с.

106. Дубинина, Е. В. Методы обнаружения и определения аллергенных клещей домашней пыли / Е. В. Дубинина, Б. Д. Плетнев. — Л. : Наука, 1977. — 52 с.

107. Дылис, Н. В. Первичная продуктивность и вертикальная биогеоценотическая структура 83-летнего березняка волосистоосокового / Н. В. Дылис, А. И. Уткин, О. Н. Солнцева // Отдельный оттиск «Бюл. МОИП». Отд. биол. — 1980. — Т. 85, вып. 3. — С. 160—167.

108. Емельянов, И. Г. О понятии «емкость среды» / И. Г. Емельянов // Биогеоценологические исследования на Украине: Республиканское совещание. — Львов, 1984. — С. 9—11.

109. Емельянова, Т. Я. Обоснование методики изучения деформационных свойств торфа с учетом изменения степени его разложения / Т. Я. Емельянова, В. В. Крамаренко // Изв. Томс. политехн. ун-та. — 2004. — Т. 307, № 5. — С. 54—57.

110. Емкость среды обитания охотничьих зверей и птиц / под ред. В. И. Машкина. — Киров : Вятс. ГСХА, 2013. — 333 с.

111. Ермолова, Л. С. Удельная листовая поверхность основных лесообразующих пород России / Л. С. Ермолова, А. И. Уткин // Экология. — 1998. — № 3. — С. 178—183.

112. Жадин, В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин. — М. ; Л. : АН СССР, 1952. — 376 с.

113. Жадин, В. И. Пресноводные моллюски СССР / В. И. Жадин ; Всесоюз. науч.-исслед. ин-т озер. и реч. хоз-ва. — [Л.] : Ленснабтехиздат, 1933. — 260 с.

114. Железнова, Л. В. Клещи домашней пыли : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л. В. Железнова. — Владивосток, 2007. — 23 с.

115. Заварзин, Г. А. Лекции по природоведческой микробиологии / Г. В. Заварзин. — М. : Наука, 2003. — 348 с.

116. Заварзин, Г. В. Бактерии и состав атмосферы / Г. В. Заварзин. — М. : Наука, 1984. — 193 с.

117. Заварзин, Г. В. Литотрофные микроорганизмы / Г. В. Заварзин. — М. : Наука, 1972. — 323 с.

118. Заварзина, А. Г. Взаимодействие гуминовых кислот различного происхождения с ионами металлов и минеральными компонентами почв : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. Г. Заварзина. — М., 2000. — 25 с.

119. Заика, В. Е. Емкость среды — содержание понятия и его применение в экологии / В. Е. Заика // Экология моря. — 1981. — № 7. — С. 3—9.

120. Заикина, И. А. Экологическая роль бактериального сообщества эпифитов филлосферы в жизнедеятельности растений : дис. … канд. биол. наук / И. А. Заикина. — Ставрополь, 2008. — 150 с.

121. Закономерности распределения эпифитных сапротрофных бактерий по компонентам вертикальной структуры степных биогеоценозов / Т. Ф. Черняковская, Т. Г. Добровольская, И. В. Лысак, С. А. Ванина // Почвоведение. — 1990. — № 6. — С. 68—77.

122. Закономерности формирования фитообрастания от ориентации подводных поверхностей / Г. Г. Миничева, В. Н. Большаков,

Е. С. Хомова, А. В. Швец // Морской экол. журн. — 2011. — № 4, т. 10. — С. 56—66.

123. Залетаев, В. С. Мировая сеть водно-наземных экотонов, ее функции в биосфере и роль в глобальных изменениях // Экотоны в биосфере / В. С. Залетаев. — М. : РАСХН., 1997. — С. 77—90.

124. Замятнин, А. А. Протеомика / А. А. Замятнин // Биология. — 2005. — № 14. — С. 2—11.

125. Захаров, А. А. Муравьи: стратегия концентрации населения / А. А. Захаров // Журн. общ. биологии. — 2011. — Т. 72, № 4. — С. 269—283.

126. Захваткин, Ю. А. Курс общей энтомологии / Ю. А. Захваткин. — М. : Колос, 2001. — 376 с.

127. Защита и восстановление земель и ландшафтов Крайнего Севера при добыче газа / О. П. Андреев, Г. П. Ставкин, И. Л. Левинзон, И. Б. Перепелкин, С. А. Лобастова // Экология и промышленность России. — 2003. — № 6. — С. 4—.

128. Звягинцев, Д. Г. Взаимодействие микроорганизмов с твердыми поверхностями / Д. Г. Звягинцев. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1973. — 176 с.

129. Звягинцев, Д. Г. Почва и микроорганизмы / Д. Г. Звягинцев. — М. : МГУ, 1987. — 256 с.

130. Звягинцев, Д. Г. Экология актиномицетов / Д. Г. Звягинцев, Г. М. Зенова. — М. : ГЕОС, 2001. — 256 с.

131. Зевина, Г. В. Обрастания в морях СССР / Г. В. Зевина. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1972. — 214 с.

132. Зенкевич, Л. А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки / Л. А. Зенкевич // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биологии. — 1940. — Т. 49, вып. 1. — С. 19—32.

133. Зенкевич, Л. А. Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов / Л. А. Зенкевич. — М. : Наука, 1970. — 232 с.

134. Зенова, Г. М. Методы определения структуры комплексов почвенных актиномицетов и грибов / Г. М. Зенова, А. В. Кураков. — М. : Изд-во МГУ, 1988. — 54 с.

135. Зенова, Г. М. Почвенные водоросли : учеб. пособие / Г. М. Зенова, Э. А. Штина. — М. : Изд-во МГУ, 1990. — 80 с.

136. Зенова, Г. М. Разнообразие актиномицетов в наземных экосистемах / Г. М. Зенова, Д. Г. Звягинцев. — М. : Изд-во МГУ, 2002. — 132 с.

137. Зимон, А. Д. Занимательная коллоидная химия / А. Д. Зимон. — 4-е изд., доп. и перераб. — М. : Агар, 2002. — 168 с.

138. Зинкевич, Э. П. Химическая коммуникация млекопитающих: молекулярные подходы / Э. П. Зинкевич, В. С. Васильева // Зоол. журн. — 1998. — Т. 77, № 1.

139. Зубрилин, А. А. Силос / А. А. Зубрилин, Е. Н. Мишустин, В. А. Харченко. — М. : Сельхозгиз, 1950. — 279 с.

140. Зыкова, А. В. Структура симбиотических ассоциаций и выбор колонии-хозяина у рыб кораллобионтов *Dascyllus reticulates* (сем. *Pomacentridae*) / А. В. Зыкова, В. Н. Михеев // Поведение рыб : материалы докл. IV Всерос. конф. с междунар. участием, Борок, Россия, 19—21 окт. 2010 г. — М. : АКВАРОС, 2010. — С. 85—90.

141. Ивлев, В. С. Биологическая продуктивность водоемов / В. С. Ивлев // Успехи соврем. биологии. — 1945. — Т. 19, вып. 1. — С. 98—119.

142. Изменение активности каталазы Staphylococcus aureus ATCC 6538 P под влиянием метаболитов микроорганизмов, выделенных из разных экотопов / О. В. Бухарин, А. В. Сгибаев, С. В. Черкасов, Ю. Б. Иванов // Микробиология. — 2002. — Т. 71, № 2. — С. 183—186.

143. Изучение сорбентов, полученных из сапропелей озер Качкульня и Барчин (Новосибирская область) / И. П. Иванов, В. И. Шарылов, А. В. Рудковский [и др.] // Химия в интересах устойчивого развития. — 2014. — Т. 22, № 3. — С. 275—281.

144. Ильина, Т. С. Биопленки как способ существования бактерий в окружающей среде и организме хозяина: феномен, генетический контроль и системы регуляции их развития / Т. С. Ильина, Ю. М. Романова, А. Л. Гинцбург // Генетика. — 2004. — Т. 40, № 11. — С. 1—12.

145. Индивидуализирующие вещества в запаховых следах человека / Э. П. Зинкевич, Т. Ф. Моисеева, В. И. Старовойтов [и др.] // Эксперт. практика и новые методы исслед. — 1993. — Вып. 11.

146. Исаков, Ю. А. Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет / Ю. А. Исаков, А. А. Насимович. — М. : АН СССР, 1963. — 210 с.

147. Искусственные рифы для рыбного хозяйства : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 1987. — С. 92—96.

148. Искусственные рифы для рыбного хозяйства : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 1990. — 237 с.

149. Калинин, М. И. Корневедение / М. И. Калинин. — М. : Экология, 1991. — 173 с.

150. Капшина, А. Г. Факторы, определяющие величину поддерживающей емкости среды обитания / А. Г. Капшина, А. Л. Никифоров-Никишин, В. Ф. Юдаев // Хранение и переработка сельхозсырья. — 2011. — № 9. — С. 45—48.

151. Каравайко, Г. И. Микробная деструкция силикатных минералов / Г. И. Каравайко // Тр. Ин-та микробиологии им. С. Н. Виноградского. — 2004. — Вып. XII: Юбилейный сб. к 70-летию ин-та. — С. 172—196.

152. Карпинская, Н. С. К вопросу о поглощении бактерий в почве / Н. С. Карпинская // Науч.-агроном. журн. — 1926. — № 9. — С. 587— 610.

153. Катанская, В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР: методы изучения / В. М. Катанская. — Л. : Наука, 1981. — 187 с.

154. Качественный состав каротиноидов, активность каталазы и супероксидцисмутазы в тканях двустворчатого моллюска Anadara inaequivalvis (Bruguiere, 1789) / А. А. Солдатов, О. Л. Гостюхина, А. В. Бородина, И. В. Головина // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. — 2013. — № 4. — С. 255—263.

155. Кашик, С. А. Физико-химические модели новейших процессов выветривания / С. А. Кашик, В. Н. Мазилов. — Новосибирск : Наука, 1987. — 91 с.

156. Кириллова, Н. П. Динамика численности микробных популяций в системе почва — растение в условиях модельных опытов : автореф. дис. … канд. биол. наук / Н. П. Кириллова. — М., 1983. — 22 с.

157. Кириллова, Н. П. Определение доступной микроорганизмам поверхности при расчете популяционной плотности / Н. П. Кириллова, П. А. Кожевин, Д. Г. Звягинцев // Вестн. Моск. ун-та. Сер.: Почвоведение. — 1983. — № 3. — С. 47—50.

158. Китаев, С. П. Ихтиомасса и рыбопродукция малых и средних озер и способы ее определения / С. П. Китаев. — СПб. : Наука, 1994. — 177 с.

159. Коблицкая, А. Ф. Изучение нереста пресноводных рыб : метод. пособие / А. Ф. Коблицкая. — М. : Пищевая пром-сть, 1966. — 110 с.

160. Коблицкая, А. Ф. Изучение нерестилищ пресноводных рыб : метод. пособие / А. Ф. Коблицкая. — Астрахань : Волга, 1963. — 64 с.

161. Кожевин, П. А. Проблема оценки численности почвенных микроорганизмов / П. А. Кожевин, Д. Г. Звягинцев // Докл. АН СССР. — 1980. — Т. 250, вып. 2. — С. 461—463.

162. Кожевников, Г. П. Методические указания к применению искусственных нерестилищ для фитофильных рыб на волжских водохранилищах / Г. П. Кожевников. — Л. : ГосНИОРХ, 1974. — 13 с.

163. Колтунов, Е. В. Спектральный анализ многолетней динамики вспышек массового размножения непарного шелкопряда (Lymantria dispar L.) на Урале / Е. В. Колтунов, Л. Н. Ердаков // Соврем. проблемы науки и образования. — 2013. — № 2.

164. Комар, А. Г. Технология производства строительных материалов / А. Г. Комар, Ю. М. Баженов, Л. М. Сулименко. — М. : Высш. шк., 1990. — 446 с.

165. Комаров, В. Л. Происхождение растений / В. Л. Комаров. — М. : Акад. наук СССР, 1961.

166. Комулайнен, С. Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках / С. Ф. Комулайнен. — Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2003. — 43 с.

167. Кононова, М. М. Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения / М. М. Кононова. — М., 1963. — 314 с.

168. Константинов, А. С. Общая гидробиология / А. С. Константинов. — М. : Высш. шк., 1986. — 472 с.

169. Копылов, А. И. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем / А. И. Копылов, Д. Б. Косолапов. — Ижевск : КнигоГрад, 2011. — 332 с.

170. Кораблева, А. И. Возможность оценки экологической емкости Запорожского водохранилища (по тяжелым металлам) / А. И. Кораблева // Гидробиол. журн. — 1993. — Т. 29, № 2. — С. 85—90.

171. Кораго, А. А. Введение в биоминералогию / А. А. Кораго. — СПб. : Недра, 1992. — 280 с.

172. Корж, А. П. Антропогенные факторы в формировании емкости среды медоносной пчелы / А. П. Корж, В. Е. Кирюшин // Пчеловодство. — 2013. — № 3. — С. 16—19.

173. Корж, А. П. Емкость среды как предпосылка для управления состоянием популяции / А. П. Корж, И. А. Акимов, Т. В. Заховалко // Біологічний вісник Мелітопол. держав. педагогічного університету ім. Богдана Хмельницкого. — 2016. — Т. 6, № 3. — С. 132—140.

174. Корж, А. П. Емкость среды обитания человека и последствия ее расширения / А. П. Корж // Человек. — 2013. — № 5. — С. 41—49.

175. Корляков, К. А. Биотопическая приуроченность таксонов зообентоса к грунтам с различной долей размерных фракций / К. А. Корляков, Д. Ю. Нохрин // Соврем. проблемы науки и образования. — 2014. — № 6. — С. 91—92.

176. Корляков, К. А. Влияние неровностей рельефа стекол на формирование сообществ и монокультур обрастаний / К. А. Корляков, Д. Ю. Нохрин, Н. Ю. Арсентьева // Биология внутр. вод. — 2015. — № 1. — С. 96—104.

177. Корляков, К. А. Влияние скорости течений на особенности развития трихомных цианобактерий / К. А. Корляков, А. А. Малева, А. Б. Кусяев // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2017. — № 2 (17), т. 3. — С. 4—7.

178. Корляков, К. А. Индекс листовой и полной поверхностей декоративных водных растений / К. А. Корляков, Е. М. Корлякова // Материалы III Международной научно-практической конференции «Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды», 22—23 нояб. 2010 г. — Челябинск : Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2010. — С. 76—77.

179. Корляков, К. А. Индекс листовой поверхности различных макрофитов водоемов Южного Зауралья / К. А. Корляков // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидроботаника 2010» (9—13 окт. 2010 г.). — Ярославль : Принтхаус, 2010. — С. 159—160.

180. Корляков, К. А. Каталаза в плотных агрегациях водных беспозвоночных / К. А. Корляков // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2017. — № 4 (19), т. 1. — С. 5—7.

181. Корляков, К. А. Метод «царапанных» стекол обрастания для интенсификации изучения структурно-динамических характеристик перифитона / К. А. Корляков // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2017. — № 3 (18), т. 1. — С. 5—14.

182. Корляков, К. А. Методы отбора проб при изучении удельных поверхностей и структуры зарослей нитчатых водорослей и цианобактериальных матов / К. А. Корляков // Биология внутренних вод : материалы XV Шк.-конф. молодых ученых, Борок, 19—24 окт. 2013 г. — Кострома : Костром. печат. дом, 2013а. — С. 204—205.

183. Корляков, К. А. Некоторые данные об изменении пористости минералов после культивирования водорослей и цианобактерий / К. А. Корляков, Е. А. Бондарь, Р. С. Морозов // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2016. — № 4 (15), т. 1. — С. 78—82.

184. Корляков, К. А. Новая методика изучения удельных жизненных поверхностей и емкости среды в водных экосистемах с использованием макрофитов с мутовчатой структурой / К. А. Корляков // Экология в высшей школе: синтез науки и образования : материалы Всерос. науч.-практ. конф., 30 марта — 1 апр. 2009 г. в 2 ч. Ч. 1. — Челябинск : Изд-во Челяб. гос. пед. ун-та, 2009. — С. 47—49.

185. Корляков, К. А. О роли органических и биоорганических веществ в кристаллогенезе / К. А. Корляков // Минералогия техногенеза-2017. — Миасс : ИМин УрО РАН, 2017. — С. 219—226.

186. Корляков, К. А. Определение численности и ихтиомассы макрофитных рыб на примере ротана-головешки // Рыб. хоз-во. — 2010. — № 1. — С. 82—84.

187. Корляков, К. А. Основные положения теории пространственно-биотопической емкости среды / К. А. Корляков // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2013б. — № 1. — С. 5—17.

188. Корляков, К. А. Особенности жизнедеятельности микрофлоры и микрофауны в губках с различным диаметром пор / К. А. Корляков // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2015. — № 2 (9). — С. 98—103.

189. Корляков, К. А. Особенности образования структур «корок» органо-минеральных агрегатов в зависимости от органических, биоорганических компонентов и видов-доминантов, входящих в состав глинистых минералов, полученных в экспериментальных

условиях / К. А. Корляков // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2015. — № 3 (10). — С. 63—103.

190. Корляков, К. А. Размер грунта и биомасса зообентоса на различных участках малой реки / К. А. Корляков // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем : тез. докл. Всерос. конф. с междунар. участием, Тольятти, 5—8 сент. 2011 г. — Тольятти : Кассандра, 2011. — С. 91.

191. Корляков, К. А. Роль площади поверхности макрофитов для зоофитоса и макрофитных рыб / К. А. Корляков // Тезисы докладов IV международной конференции посвященная памяти профессора Г. Г. Винберга «Современные проблемы гидроэкологии» (11—15 окт. 2010 г.). — СПб., 2010.

192. Корляков, К. А. Структурные и физико-химические особенности органоминеральных комплексов из гуминовой кислоты и каолинита при их искусственном формировании / К. А. Корляков, А. Л. Кузнецов, Ю. И. Сухарев // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2017. — № 4 (19), т. 4. — С. 17—21.

193. Корляков, К. А. Тенденции возникновения инвазионного коридора Волга — Обь / К. А. Корляков, Д. Ю. Нохрин // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2014. — № 2. — С. 19—38.

194. Корляков, К. А. Удельная поверхность макрофитов и биомасса зоофитоса различных водоемов Южного Зауралья / К. А. Корляков, Д. Ю. Нохрин // Биология внутр. вод. — 2011. — № 3. — С. 30—34.

195. Корляков, К. А. Удельные поверхности и объемное обилие макрофитов внутренних водоемов / К. А. Корляков // Ботан. журн. — 2010. — Т. 95, № 10. — С. 83—88.

196. Корляков, К. А. Удельный объем водных, прибрежно-водных и сухопутных растений / К. А. Корляков // Сборник статей и лекций IV Всероссийской школы конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (1—7 окт. 2012 г.). — Уфа : МедиаПринт, 2012. — С. 518—522.

197. Корляков, К. А. Численность, биомасса и биотопическое распределение зоофитоса водоемов Южного Зауралья / К. А. Корляков // Экология водных беспозвоночных : междунар.

конф., посвящ. 100-летию Ф. Д. Мордухай-Болтовского, 30 окт. — 2 нояб. 2010 г. — Борок, 2010. — С. 135—137.

198. Корляков, К. А. Чужеродные короткоцикловые рыбы в водоемах Южного Зауралья : автореф. дис. … канд. биол. наук / К. А. Корляков. — Пермь : ПГНИУ, 2011.

199. Корляков, К. А. Электронно-микроскопическое исследование органических волокон (вата, пыль, паутина), заселенных микроорганизмами / К. А. Корляков, А. В. Малева, А. Д. Липская // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2016. — № 3 (14), т. 1. — С. 23—27.

200. Королюк, М. А. Метод определения активности каталазы / М. А. Королюк, Л. И. Иванова, И. Г. Майорова // Лаб. дело. — 1988. — № 1. — С. 16—19.

201. Костецкий, Э. Я. Как возникла жизнь / Э. Я. Костецкий // Успехи наук о жизни. — 2010. — № 2. — С. 38—67.

202. Красуцкий, Б. В. Экологическая емкость природной среды территории / Б. В. Красуцкий // Сборник научных трудов «Голиковские чтения». — Челябинск, 2015. — С. 48—50.

203. Кривошапко, С. Н. Аналитические поверхности: материалы по геометрии 500 поверхностей и информация к расчету на прочность тонких оболочек / С. Н. Кривошапко, В. Н. Иванов, С. М. Халаби. — М. : Наука, 2006. — 536 с.

204. Крисс, А. Е. Микробиологическая океанография / А. Е. Крисс. — М. : Наука, 1976. — 270 с.

205. Кропотова, И. С. Научные обоснования выбора средств борьбы с клещами домашней пыли как этиопатогенетическим фактором бытовой аллергии : автореф. дис. … канд. мед. наук / И. С. Кропотова. — М. : Моск. мед. акад. им. Сеченова, 2002.

206. Кудашев, И. Г. Сапропели Томской области: геология, генезис, ресурсы и перспективы их использования : автореф. дис. … канд. геол.-минерал. наук / И. Г. Кудашев. — Томск, 2004. — 22 с.

207. Кузнецов, С. И. Методы изучения водных микроорганизмов / С. И. Кузнецов, Г. А. Дубинина. — М. : Наука, 1989. — 288 с.

208. Кузнецова, Т. Т. Микроскопические грибы филлосферы / Т. Т. Кузнецова // Микрофлора растений и почв. — Новосибирск : Наука, 1973. — С. 55—80.

209. Кузьмин, И. В. О консортивных связях древесных растений лиственных лесов / И. В. Кузьмин // VII Зыряновские чте-

ния : материалы Всерос. науч.-практ. конф., Курган, 10—11 дек. 2009 г. — Курган : Изд-во Курган. гос. ун-та, 2009. — С. 213—215.

210. Курдиш, И. К. Влияние глинистых минералов на рост фосфатмобилизирующих бактерий Bacillus subtilis / И. К. Курдиш, З. Т. Бега // Приклад. биохимия и микробиология. — 2006. — Т. 42, № 4. — С. 438—442.

211. Кутикова, Л. А. Фауна аэротенков (Атлас) / Л. А. Кутикова. — Л. : Наука, 1984. — 265 с.

212. Лапицкий, И. И. Воспроизводство и эксплуатация запасов рыб в Цимлянском водохранилище и эффективность размножения осетровых / И. И. Лапицкий. — Волгоград : Н. Волж. книж. изд-во, 1967. — 344 с.

213. Лапицкий, И. И. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище / И. И. Лапицкий. — Волгоград : Н. Волж. книж. изд-во, 1970. — 280 с.

214. Левашова, С. Г. Фитопланктон тропической части тихого океана западнее экономической зоны Перу : автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. Г. Левашова. — М., 1991. — 25 с.

215. Лен, Ж. М. Супрамолекулярная химия. Концепции и перспективы / Ж. М. Лен. — Новосибирск : Наука, 1998. — 333 с.

216. Ленькова, М. В. Эпифитная микрофлора растений и ее роль при силосовании кормов / М. В. Ленькова // Изв. АН Казах. ССР. — 1954. — № 1.— С. 41—44.

217. Летников, Ф. А. Роль процессов гранитизации в формировании кислородной атмосферы Земли / Ф. А. Летников, Н. В. Сизых // Докл. Акад. наук. — 2002. — Т. 386, № 4. — С. 538—540.

218. Лисицын, А. М. Процессы современного осадкообразования в Беринговом море / А. М. Лисицын. — М. : Наука, 1966. — 574 с.

219. Лисицын, А. М. Скорости современного осадкообразования в океанах / А. М. Лисицын // Океанология. — 1971. — Т. 10, вып. 6. — С. 957—969.

220. Лисицын, А. П. Осадкообразование в океанах / А. П. Лисицын. — М. : Наука, 1974. — 438 с.

221. Литвиненко, Л. И. Жаброногие рачки рода Artemia Leach, 1819 в гипергалинных водоемах Западной Сибири (география, биоразнообразие, экология, биология и практическое использование) : автореф. дис. … д-ра биол. наук / Л. И. Литвиненко. — Пермь, 2009. — 48 с.

222. Литвинова, А. Н. О фауне пауков Белоруссии / А. Н. Литвинова, В. И. Шляхтенок, В. И. Овчаренко. — Минск, 1980. — 126 с.

223. Лиштван, И. И. Коллоидная химия и физико-химическая механика торфа: история развития и современные направления исследований / И. И. Лиштван // Природопользование : сб. науч. тр. / Нац. акад. наук Беларуси, Гос. науч. учреждение «Ин-т природопользования». — 2012. — Вып. 22. — С. 47—56.

224. Логинов, Л. Ф. Гуминовые кислоты — природные окислительно-восстановительные системы : автореф. дис. … д-ра биол. наук / Л. Ф. Логинов. — Новосибирск, 1992. — 34 с.

225. Локшина, И. Е. О фауне многоножек Белорусской ССР / И. Е. Локшина // Тезисы докладов II Зоологической конференции БССР. — Минск, 1962. — С. 156—157.

226. Лыков, И. Н. Микрофлора воздуха убранизированных территорий / И. Н. Лыков, О. П. Павлова // Экология урбанизир. территорий. — 2014. — № 4. — С. 10—14.

227. Ляпунов, А. А. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики / А. А. Ляпунов. — М. : Наука, 1980. — 335 с.

228. Макарова, М. М. Силосование кормов / М. М. Макарова. — М. : Сельхозгиз, 1954. — 176 с.

229. Максимов, А. А. Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и млекопитающие) / А. А. Максимов. — Новосибирск : Наука, 1985. — 206 с.

230. Малева, А. В. Заселение микроорганизмами ваты в воздушных и водных условиях среды / А. В. Малева, К. А. Корляков // Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2015.— № 4 (11), т. 1. — С. 14—21.

231. Малярская, Л. В. Биоценозы птичьих гнезд / Л. В. Малярская. — Сталинград : АН СССР, 1953. — 85 с.

232. Матковский, А. К. Один из способов определения приемной емкости водных объектов Обь-Иртышского бассейна / А. К. Матковский // Вопр. рыболовства. — 2017. — Т. 18, № 3. — С. 383—395.

233. Мельниченко, А. Н. Полезащитные лесные полосы степного Заволжья и воздействие их на размножение животных, полезных и вредных для сельского хозяйства / А. Н. Мельниченко. — М. : МОИП, 1949. — 360 с.

234. Меншуткин, В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных / В. В. Меншуткин. — Л. : Наука, 1971. — 196 с.

235. Меркурьев, Н. Д. Сравнительная геолого-экономическая характеристика промышленных типов месторождений полезных ископаемых: Хризотил-асбест / Н. Д. Меркурьев. — М., 1970. — 40 с.

236. Метанотрофы и метилобактерии, обнаруженные в тканях древесных растений в зимний период / Н. В. Доронина, Е. Г. Иванова, Н. Е. Сузина, Ю. А. Троценко // Микробиология. — 2004. — Т. 73, № 6. — С. 817—824.

237. Методика выполнения измерения массовой концентрации катионов цезия, калия, натрия, лития, магния, кальция, стронция и бария в пробах природных, питьевых и сточных вод и катионов аммония в пробах сточных вод с использованием системы капиллярного электрофореза «Капель» М 01-31-99. — СПб. : Люмэкс, 1999. — 34 с.

238. Методика выполнения измерения массовых концентраций хлорид-ионов, нитрит-ионов, сульфат-ионов, нитрат-ионов, фторид-ионов и фосфат-ионов в пробах природной, питьевой и сточной вод с применением системы капиллярного электрофореза «Капель» ПНД Ф 14.1:2:4.157-99. — М. : Гос. ком. по охране окружающей среды, 1999. — 34 с.

239. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. — М. : Наука, 1975. — 240 с.

240. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: [зообентос и его продукция]. — Л. : ГосНИОРХ, 1984а. — 51 с.

241. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: [зоопланктон и его продукция]. — Л. : ГосНИОРХ, 1984б. — 33 с.

242. Миллер, Т. Жизнь в окружающей среде. Т. 1—3. Программа всеобщего экологического образования : пер. с англ. / Т. Миллер. — М. : Пангея, 1993. — 308 с.

243. Миненков, А. Р. Адсорбция бактерий различными типами почв / А. Р. Миненков // Дневник Всесоюз. съезда ботаников. — Л., 1928. — С. 206—207.

244. Миничева, Г. Г. Методические рекомендации по определению комплекса морфофункциональных показателей одноклеточных и многоклеточных форм водной растительности. ГЭФ ПРООН. Проект по восстановлению экосистем Черного моря / Г. Г. Миничева, А. Б. Зотов, М. Н. Косенко. — Одесса, 2003. — 32 с.

245. Миничева, Г. Г. Морфофункциональная экология водной растительности: особенности методологического подхода, достижения и перспективы / Г. Г. Миничева // Материалы XII съезда Украинского ботанического общества (Одесса, 15—18 мая 2006 г.). — Одесса, 2006. — С. 466—467.

246. Мирчинк, Т. Г. Почвенная микология / Т. Г. Мирчинк. — М. : Изд-во МГУ, 1976. — 205 с.

247. Мишенин, И. В. Способ получения развернутого графита и сорбент из развернутого графита, полученного этим способом : патент. 2186728 Рос. Федерация. МПК C01B31/04 / И. В. Мишенин ; патентообладатель ООО «Науч.-производств. компания “Карбон”». № 2000125878/12; заявл. 05.10.2000; опубл. 10.08.2002. — 8 с.

248. Мишустин, Е. Н. Микробиология / Е. Н. Мишустин, В. Т. Емцев. — М. : Колос, 1978. — 351 с.

249. Молодова, Л. П. Почвенная фауна осушенных торфяников совхоза «Комсомольский» (Речицкий район) / Л. П. Молодова // Тезисы докладов III Областной итоговой научной конференции «Животный мир Белорусского Полесья, охрана и рациональное использование». — Гомель, 1982. — С. 39—45.

250. Монаков, А. В. Структура и функционирование пресноводных экосистем / А. В. Монаков. — Л. : Наука, 1988. — 280 с.

251. Москопа, А. Как клетки объединяются друг с другом / А. Москопа // Живая клетка. — М. : Мир, 1966. — С. 111—129.

252. Моторина, Л. В. Программа и методика изучения техногенных биогеоценозов / Л. В. Моторина, Б. П. Колесников. — М. : Наука, 1978. — 223 с.

253. Мусатов, А. П. Оценка параметров экосистем внутренних водоемов / А. П. Мусатов. — М. : Науч. мир, 2001. — 192 с.

254. Мусатов, А. П. Пространственно-временная структура водных экосистем / А. П. Мусатов. — М. : Наука, 1994. — 118 с.

255. Мусатов, В. А. Аркаим — опыт экологических реконструкций // Географическое пространство: сбалансированное развитие природы и общества : материалы III Заоч. Всерос. науч.-практ.

конф. / В. А. Мусатов ; редкол.: С. Г. Захаров [и др.]. — Челябинск : Край Ра, 2013. — С. 132—147.

256. Мусихина, Е. А. Методологический аспект технологии комплексной оценки экологической емкости территорий / Е. А. Мусихина. — М. : Акад. естествознания, 2009. — 114 с.

257. Натурализация Elodea canadensis Mich. в озере Байкал / Л. С. Кравцова, Л. А. Ижболдина, И. В. Механикова, Г. В. Помазкина, О. И. Белых // Рос. журн. биол. инвазий. — 2010. — № 2. — С. 2—17.

258. Неврова, Е. Л. Донные диатомовые водоросли соленых озер Крыма / Е. Л. Неврова, Н. В. Шадрин // Мор. экол. журн. — 2005. — № 4, т. IV. — С. 61—71.

259. Нестеренко, Г. В. Сравнительная характеристика цилиоценозов на искусственных и естественных субстратах / Г. В. Нестеренко // Жизнь континентальных вод. Ч. 4. — Борок, 1989. — С. 58—59.

260. Никаноров, А. М. Оценка буферной емкости пресноводных экосистем к антропогенному воздействию / А. М. Никаноров, И. Л. Лапин // Докл. АН УССР. — 1990. — Т. 314, № 6. — С. 1507—1510.

261. Никитина, О. Г. Биоэстимация: контроль процесса биологической очистки и самоочищения воды / О. Г. Никитина. — М. : МАКС Пресс, 2010. — 288 с.

262. Николайчук, А. М. Буферная емкость и pH внутренней среды как индикатор устойчивости городских насаждений / А. М. Николайчук // Вестн. Мозыр. гос. пед. ун-та им. И. П. Шамякина. — 2012. — № 2 (35). — С. 29—33.

263. Новикова, Н. С. Бактериальная флора надземных органов растений / Н. С. Новикова. — Киев, 1963. — 86 с.

264. Новогрудский, Д. М. Исследования по способности почв поглощать бактерии. I. Распределение микроорганизмов между твердой и жидкой фазами почвы / Д. М. Новогрудский / Микробиология. — 1936. — Т. 5, вып. 3. — С. 364—384.

265. Новогрудский, Д. М. Почвенная микробиология / Д. М. Новогрудский. — Алма-Ата : АНКазССР, 1956. — 402 с.

266. О значении структурного упорядочения каолинита при бактериальном выщелачивании / Л. К. Яхонтова, А. Д. Ракчеев, П. К. Андреев, Г. А. Любарская, М. Ю. Иванова // Минералог. журн. — 1985. — Т. 5, № 6. — С. 62—64.

267. Одум, Ю. Экология. Т. 1 / Ю. Одум. — М. : Мир, 1986. — 328 с.

268. Оксиюк, О. П. Возможность применения биоплато для улучшения качества воды при разложении сине-зеленых водорослей / О. П. Оксиюк, Г. Н. Олейник, В. М. Якушин // Гидробиол. журн. — 1979. — Т. 15, № 5. — С. 49—53.

269. Олейник, Г. Н. Бактериобентос и содержание тяжелых металлов в донных отложениях Сасыкского водохранилища / Г. Н. Олейник, В. Н. Белоконь, Т. Н. Кабакова // Гидробиол. журн. — 1996. — Т. 32, № 6. — С. 21—31.

270. Олейник, Г. Н. Бактериопланктон и бактериобентос в экотонных экосистемах / Г. Н. Олейник // Гидробиол. журн. — 1997. — Т. 33, № 1. — С. 51—62.

271. Олейник, Г. Н. Бактериопланктон Сысыкского водохранилища / Г. Н. Олейник, Т. Н. Кабакова // Гидробиол. журн. — 1995. — Т. 31, № 3. — С. 47—59.

272. Олескин, А. В. Колониальная организация и межклеточная коммуникация у микроорганизмов / А. В. Олескин, И. В. Ботвинко, Е. А. Цавкелова // Микробиология. — 2000. — Т. 69, № 3. — С. 309—327.

273. Ольшванг, В. Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала / В. Н. Ольшванг. — Екатеринбург : Наука, 1992. — 105 с.

274. Опарин, А. И. Возникновение жизни на Земле / А. И. Опарин. — М. ; Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1941. — 267 с.

275. Органические вещества в водах сапропелевых озер Томской области / П. В. Бернатонис, Ю. Г. Копылова, В. К. Бернатонис, Э. Д. Рябчикова, В. С. Архипов // Вестн. Томс. гос. ун-та. — 2011. — № 348. — С. 161—164.

276. Орлов, Д. С. Гуминовые вещества в биосфере Федерации / Д. С. Орлов. — М. : Наука, 1993. — 238 с.

277. Орлов, Д. С. Органическое вещество почв Российской Федерации / Д. С. Орлов, О. Н. Бирюкова, Н. И. Суханова. — М. : Наука, 1996. — 256 с.

278. Осипов, В. И. Микроструктура глинистых пород / В. И. Осипов, В. Н. Соколов, Н. А. Румянцева. — М. : Недра, 1989. — 210 с.

279. Охрана полезащитных птиц и зверей : материалы докл. науч.-практ. совещ. — Саратов, 1963. — 25 с.

280. Оценка состояния водных объектов Украины по гидробиологическим показателям. Бентос, перифитон и зоофитос / О. П. Оксиюк, Л. Н. Зимбалевская, А. А. Протасов, Ю. В. Плигин, А. В. Ляшенко // Гидробиол. журн. — 1994. — Т. 30, № 4. — С. 31—35.

281. Павлович, С. А. Магниточувствительность и магнитовосприимчивость микроорганизмов / С. А. Павлович. — Минск : Беларусь, 1981. — 172 с.

282. Павловский, Е. С. Экологическая и экономическая роль защитных лесных насаждений в лесоаграрном степном ландшафте / Е. С. Павловский. — Волгоград : ВАСХНИЛ, 1985. — 166 с.

283. Памирский, И. Э. Молекулярные основы биоминералогии / И. Э. Памирский, К. С. Голохваст // Успехи соврем. наук. — 2011. — № 3. — С. 78—93.

284. Панкратов, Т. А. Бактериальные сообщества сфагновых болот и их участие в деструкции природных полимеров : дис. … канд. биол. наук / Т. А. Панкратов. — М., 2007. — 137 с.

285. Панкратова, Е. М. О роли азотфиксирующих сине-зеленых водорослей и сопутствующих им олигонитрофильных бактерий в фиксации свободного азота / Е. М. Панкратова // Ботан. журн. — 1970. — Т. 55, № 11. — С. 1611—1618.

286. Парин, Н. В. Рыбы открытого океана / Н. В. Парин. — М. : Наука, 1988. — 272 с.

287. Патент на изобретение № 2491137. Российская Федерация. Способ контроля эффективности рекультивации нарушенных тундровых почв различного гранулометрического состава посредством анализа активности дегидрогеназы, Изобретения (патенты) О. Б. Арно, А. К. Арабский, В. Н. Башкин [и др.]. — М. : ФГБУ ФИПС, 2013. — № 24 (ч. 1). С. 141

288. Пащенко, А. А. Вяжущие материалы / А. А. Пащенко, В. П. Сербин, Е. А. Старчевская. — 2-е изд. — Киев : Вища шк., 1985. — 440 с.

289. Пермитин, И. Е. Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб / И. Е. Пермитин, В. В. Половков // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ — Л. : Изд-во АН СССР, 1979. — С. 78—105.

290. Перфильев, А. В. Получение и свойства органоминеральных гидрофобных адсорбентов на основе природных алюмосиликатов :

автореф. дис. … канд. хим. наук / А. В. Перфильев. — Владивосток, 2012. — 35 с.

291. Перфильев, Б. В. Капиллярные методы изучения микроорганизмов / Б. В. Перфильев, Д. Р. Габе. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1961. — 534 с.

292. Перфильев, Б. В. Микрозональное строение иловых озерных отложений и методы его исследования / Б. В. Перфильев. — Л. : Наука, 1972. — 271 с.

293. Петерсон, Н. В. Определение активности каталазы почв / Н. В. Петерсон, Е. К. Курыляк, Е. К. Франчук // Микробиол. журн. — 1984. — Т. 46, № 2. — С. 85—87.

294. Планктон и экологическое состояние водотоков на разных типах территорий (на примере Воронежской области) / А. В. Крылов, А. В. Романенко, Д. В. Транквилевский, М. И. Чубирко, Ю. И. Степкин // Поволж. экол. журн. — 2010. — № 1. — С. 52—61.

295. Положенцев, П. А. Вредные и полезные животные полезащитных полос / П. А. Положенцев, Д. П. Довнар-Запольский. — М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1953. — 109 с.

296. Полынов, Б. Б. О геологической роли организмов / Б. Б. Полынов // Вопр. географии. — 1953. — Сб. 33. — С. 45—64.

297. Поляризационые эффекты при дистантном взаимодействии биологических объектов / А. Б. Бурлаков, О. В. Бурлакова, Ю. Н. Королев, В. А. Голиченков // Вестн. МГУ. Сер.: Биология. — 2002. — № 2. — С. 3—8.

298. Попов, А. И. Гуминовые вещества: свойство, строение, образование / А. И. Попов. — СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. — 248 с.

299. Попова, Н. В. Биоэкологические основы и практические результаты разработки системы защиты биологического разнообразия Каспийского моря от нефтяного загрязнения : дис. … канд. биол. наук / Н. В. Попова. — Астрахань, 2004. — 147 с.

300. Почвоведение : учеб. для ун-тов : 2 ч. Ч. 1. Почва и почвообразование / Г. Д. Белицина, В. Д. Васильевская, Л. А. Гришина [и др.] ; под ред. В. А. Ковды, Б. Г. Розанова. — М. : Высш. шк., 1988. — 400 с.

301. Пояркова, Т. С. Состав, структура и устойчивость обрастаний синтетических пластиков / Т. С. Пояркова, К. А. Корляков //

Вестн. Совета молодых ученых и специалистов Челяб. обл. — 2016. — № 1 (12), т. 1. — С. 39—42.

302. Практикум по почвоведению / И. С. Кауричев, Н. П. Панов, М. В. Стратонович [и др.]. — М. : Колос, 1980. — 272 с.

303. Пресман, А. С. Электромагнитные поля и живая природа / А. С. Пресман. — Минск : Наука, 1968. — 289 с.

304. Пригожин, И. От существующего к возникающему / И. Пригожин. — М. : УРСС, 2002. — 287 с.

305. Протасов, А. А. О концепции емкости среды и экологической емкости / А. А. Протасов // Гидробиол. журн. — 1994. — Т. 30, № 4. — С. 3—13.

306. Протасов, А. А. Пресноводный перифитон / А. А. Протасов. — Киев : Наукова думка, 1994. — 307 с.

307. Протасов, А. А. Речной и озерный континуумы: попытка анализа и синтеза / А. А. Протасов // Биология внутр. вод. — 2008. — № 2. — С. 3—11.

308. Прудникова, Л. Ю. Мхи в городской среде: экологические стратегии / Л. Ю. Прудникова // Биота горных территорий: история и современное состояние : материалы конф. молодых ученых, 15—19 апр. 2002 г. — Екатеринбург : Академкнига, 2002. — С. 160—167.

309. Птицы искусственных лесонасаждений. — Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 1965. — 324 с.

310. Пушкарь, В. Я. Структура фитопланктонных сообществ высокопродуктивных рыбоводных прудов с поликультурой рыб / В. Я. Пушкарь // Экологические исследования структуры природных сообществ. — Саранск : Мордов. ун-т, 1987. — С. 4—16.

311. Пушкин, Ю. А. Материалы по морфологии и биологии щиповок из водоемов Урала / Ю. А. Пушкин, А. Н. Мурыгин // Экология гидробионтов водоемов Западного Урала : межвуз. сб. науч. тр. Перм. гос. ун-та. — Пермь. 1988. — С. 71—81.

312. Пых, Ю. А. Равновесие и устойчивость в моделях популяционной динамики / Ю. А. Пых. — М. : Наука, 1983. — 184 с.

313. Радаков, Д. В. Стайность рыб как экологическое явление / Д. В. Радаков. — М. : Наука, 1972. — 174 с.

314. Радкевич, А. И. Особенности стациального распределения щелкунов северо-восточной части Белоруссии / А. И. Радкевич //

Животный мир Белорусского Поозерья. — [Минск : Изд-во БГУ им. В. И. Ленина]. — 1970. — Вып. 1. — С. 114—123.

315. Разумов, А. С. Биологические обрастания в системе питьевого и технического водоснабжения и меры борьбы с ними / А. С. Разумов. — М. : Наука, 1965. — 363 с.

316. Раилкин, А. И. Колонизация твердых тел бентосными организмами / А. И. Раилкин. — СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008. — 427 с.

317. Распознавание собаками по запаху видовой принадлежности особей / В. Е. Соколов, В. И. Крутова, К. Т. Сулимов, Э. П. Зинкевич // Докл. РАН. — 1997. — Т. 356, № 5. — С. 716—718.

318. Распопов, И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР / И. М. Распопов. — Л. : Наука, 1985. — 200 с.

319. Репечка, М. А. Пирокластический материал в донных отложениях Японского моря и северо-западной части Тихого океана / М. А. Репечка // Проблемы изучения четвертичного периода. — М. : Наука, 1972. — С. 487—506.

320. Речкалов, В. В. Состав и особенности функционирования зимних сообществ зоопланктона озер различной минерализации : автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. В. Речкалов. — Тюмень, 2000. — 24 с.

321. Ризниченко, Г. Ю. Биофизическая динамика продукционных процессов / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. — М. ; Ижевск : Ин-т компьютер. технологий, 2004. — 464 с.

322. Ризниченко, Г. Ю. Математические модели биологических продукционных процессов / Г. Ю. Ризниченко, А. Б. Рубин. — М. : Изд-во МГУ, 1993. — 301 с.

323. Риск нарушенных почв Тазовского полуострова (ямало-ненецкий автономный воздух) / А. К. Арабский, В. Н. Башкин, Р. В. Галиулин, Р. А. Галиулина // Проблемы анализа риска. — 2017 — Т. 14, № 2. — С. 30—35.

324. Роль микроорганизмов некоторых физико-химических факторов среды в разрушении кварца / Г. И. Каравайко, Н. П. Белканова, В. А. Ерощев-Шак, З. А. Авакян // Микробиология. — 1984. — Т. 53, № 6. — С. 976—981.

325. Романенко, В. Д. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах / В. Д. Романенко. — Л. : Наука, 1985. — 294 с.

326. Романенко, В. Д. Экология микроорганизмов пресных вод / В. Д. Романенко, С. И. Кузнецов. — М. ; Л. : Наука, 1979. — 194 с.

327. Романовский, Ю. М. Математическая биофизика / Ю. М. Романовский, Н. В. Степанова, Д. С. Чернавский. — М. : Наука, 1984. — 304 с.

328. Ромм, Е. С. Структурные модели порового пространства горных пород / Е. С. Ромм. — Л. : Недра, 1985. — 240 с.

329. Ромм, Е. С. Фильтрационные свойства трещиноватых горных пород / Е. С. Ромм. — М. : Недра, 1966. — 283 с.

330. Росс, Г. Энтомология / Г. Росс, Ч. Росс, Д. Росс. — М. : Мир, 1985. — 572 с.

331. Рост и газообмен CO2 у лесных деревьев / Ю. Л. Цельникер, И. С. Малкина, А. Г. Ковалев [и др.]. — М. : Наука, 1993. — 256 с.

332. Руденко, А. П. Саморазвивающиеся каталитические системы / А. П. Руденко // Докл. АН СССР. — 1964. — Т. 159. — С. 1374—1377.

333. Руденко, Г. П. Продукционные особенности ихтиоценозов малых и средних озер Северо-Запада и их классификация / Г. П. Руденко. — СПб. : ГосНИОРХ, 2000. — 223 с.

334. Рудоискатель, П. В. Использование приманочных гнезд для изучения биологии гнездования одиночных складчатокрылых, роющих и дорожных ос (HYMENOPTERA: VESPIDAE, CRABRONIDAE, POMPILIDAE) в окрестностях г. Екатеринбурга / П. В. Рудоискатель, А. В. Николаенкова, К. И. Фадеев // Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее) : материалы конф. молодых ученых, 30 марта — 3 апр. 2009 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург : Гощицкий, 2009. — С. 193—197.

335. Рыбакова, И. В. Бактериальное сообщество перифитона макрофитов Рыбинского водохранилища / И. В. Рыбакова // Биология внутр. вод. — 2002. — № 4. — С. 99—101.

336. Рыбакова, И. В. Бактериальные обрастания водных растений в прибрежье Рыбинского водохранилища / И. В. Рыбакова // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидроботаника 2000», Борок, 10—13 окт., 2000 г. : тез. докл. — Борок, 2000. — С. 210—211.

337. Саватеева, Е. Б. Макрофауна зарослей разнотипных озер Валдайской возвышенности / Е. Б. Саватеева // Изв. ГосНИОРХ. — 1978. — Т. 135, № 5. — С. 142—159.

338. Савельева, Л. С. Очистка сточных вод на биоплато / Л. С. Савельева, А. Н. Эпов // Экология и пром-сть России. — 2000. — № 8. — С. 26—28.

339. Савельева, Л. С. Срастание корневых систем древесных пород : учеб. пособие / Л. С. Савельева. — М. : Лес. пром-сть, 1969. — 72 с.

340. Садчиков, А. П. Продуцирование и трансформация органического вещества размерными группами фито- и бактериопланктона : автореф. дис. … д-ра биол. наук / А. П. Садчиков. — М., 1997. — 53 с.

341. Садыков, Б. Ф. Азотфиксация в филлосфере растений : автореф. дис. … канд. биол. наук / Б. Ф. Садыков. — М. : МГУ, 1980. — 23 с.

342. Сапегин, Л. М. Пойменные луга Юго-Востока БССР / Л. М. Сапегин. — Минск : Изд-во «Университетское», 1985. — 100 с.

343. Свальнов, В. Н. Гранулометрический состав осадков Мирового океана / В. Н. Свальнов, Т. Н. Алексеева. — М. : Наука, 2005. — 297 с.

344. Свальнов, В. Н. Микроструктуры и текстуры глубоководных осадков / В. Н. Свальнов. — М. : ГЕОС, 2001. — 192 с.

345. Северцов, А. С. Причины и условия формирования ароморфной организации / А. С. Северцов // Журн. общ. биологии. — 2008. — Т. 69, № 2. — С. 94—101.

346. Серебров, Л. И. Зависимость плотности стай от размеров рыб / Л. И. Серебров // Вопр. ихтиологии. — 1976. — Т. 16, вып. 1 (96). — С. 83—92.

347. Системы ведения товарного рыбоводства в агропромышленном комплексе Тюменской области / И. С. Мухачев [и др.]. — Тюмень : Тюмен. Дом печати, 2005. — 240 с.

348. Скулачёв, В. П. Феноптоз: запрограммированная смерть организма / В. П. Скулачёв // Биохимия. — 1999. — № 64 (12). — С. 1418—1426.

349. Слесарев, В. И. Мицеллы / В. И. Слесарев // Основы химии живого. — СПб. : Химиздат, 2005. — С. 730—733.

350. Смольская, С. В. Механизмы межклеточных взаимодействий у прокариот / С. В. Смольская, А. Г. Песнякевич // Тр. Белорус. гос. ун-та. Физиол., биохим. и молекуляр. основы функционирования биосистем. — 2006. Вып. 1. — С. 42—55.

351. Снытников, В. Н. Абиогенный допланетный синтез пребиотического вещества / В. Н. Снытников // Вестн. Рос. акад. наук. — 2007. — Т. 77, № 3. — С. 218—226.

352. Сойфер, В. Н. Международный проект «Геном человека» / В. Н. Сойфер // Соросов. образоват. журн. — 1998. — № 12. — С. 4—11.

353. Соков, Л. А. Происхождение жизни. Мультиматрица (from stardust to men) : монография / Л. А. Соков. — Челябинск : Изд-во Челяб. гос. мед. акад., 2012. — 412 с.

354. Соколов, Б. С. Рифы и рифообразующие кораллы / Б. С. Соколов, А. Б. Ивановский. — М. : Наука, 1987. — 293 с.

355. Соколова, Е. А. Бактерии — спутники некоторых азотфиксирующих сине-зеленых водорослей Туркмении / Е. А. Соколова // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол. наук. — 1971. — № 1.

356. Сообщества гидробионтов, развивающиеся на поверхности раздела фаз вода — горные породы в оз. Байкал / В. В. Парфенова, В. В. Мальник, С. И. Бойко [и др.] // Экология. — 2008. — № 3. — С. 211—216.

357. Сорокин, Ю. И. Экосистемы коралловых рифов / Ю. И. Сорокин. — М. : Наука, 1990. — 502 с.

358. Спиглазов, Л. П. Размерная структура планктонного микробиоценоза в пелагиали Байкала / Л. П. Спиглазов, Ю. С. Куснер, В. А. Сафарова // Докл. РАН. — 1992. — Т. 323, № 2. — С. 358—361.

359. Спиридонов, М. Цеолит в аквариуме. Польза или вред? / М. Спиридонов // Аквариум. — 2008. — № 6. — С. 28—33.

360. Стабникова, Е. В. Взаимодействие клеток с поверхностью раздела жидкость — газ / Е. В. Стабникова, А. С. Гордиенко, В. С. Ксенофонтов. — Киев : Наукова думка, 1991. — 195 с.

361. Старобогатов, Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара / Я. И. Старобогатов. — Л. : Наука, 1970. — 372 с.

362. Степановских, А. С. Экология / А. С. Степановских. — М. : ЮНИТИ-ДАНА, 2001. — 703 с.

363. Стид, Д. В. Супрамолекулярная химия : в 2 т. Т. 1 / Д. В. Стид, Д. Л. Этвуд. — М. : Академкнига, 2007. — 480 с.

364. Стид, Д. В. Супрамолекулярная химия : в 2 т. Т. 2 / Д. В. Стид, Д. Л. Этвуд. — М. : Академкнига, 2007. — 416 с.

365. Страхов, Н. М. Методы изучения осадочных пород / Н. М. Страхов, Г. И. Бушинский. — М. : Госгеолтехиздат, 1957. — 610 с.

366. Страхов, Н. М. Проблемы современного и древнего осадочного процесса. Т. 1. Современные осадки морей и океанов / Н. М. Страхов. — М. : Наука, 2008. — 495 с.

367. Страхов, Н. М. Проблемы современного и древнего осадочного процесса. Т. 2. Закономерности древнего литогенеза и рудообразования / Н. М. Страхов. — М. : Наука, 2008. — 499 с.

368. Стриганова, Б. Р. Проблемы почвенной зоологии (материалы XVI Всерос. совещ. по почв. зоологии) / Б. Р. Стриганова. — М. : КМК, 2011. — 153 с.

369. Стройнов, Я. В. Вириопланктон в разных пресноводных экосистемах: роль вирусов в смертности гетеротрофных бактерий : автореф. дис. … канд. биол. наук / Я. В. Стройнов. — Борок, 2014. — 104 с.

370. Строков, В. В. Преобразование фауны районов полезащитного лесоразведения. Т. 1 / В. В. Строков. — М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1950. — 40 с.

371. Строков, В. В. Преобразование фауны районов полезащитного лесоразведения. Т. 2 / В. В. Строков. — М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1950. — 35 с.

372. Субетто, Д. А. Донные отложения озер: палеолимнические реконструкции / Д. А. Субетто. — М. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2009. — 349 с.

373. Суздалев, И. П. Нанотехнология: физикохимия нанокластеров, наноструктур и наноматериалов / И. П. Суздалев. — М. : ЛИБРОКОМ, 2009. — 592 с.

374. Сукачев, В. Н. Программа и методика биогеоценотических исследований / В. Н. Сукачев, Н. В. Дылис. — М. : Наука, 1974. — 403 с.

375. Сумина, Е. Л. Поведение нитчатых цианобактерий в лабораторной культуре / Е. Л. Сумина // Микробиология. — 2006. — Т. 75, № 4. — С. 532—537.

376. Суровенко, Т. Н. Клещи домашней пыли в жилых помещениях г. Владивостока как фактор экологии / Т. Н. Суровенко, Л. В. Железнова // Здоровье населения и среда обитания : информ. бюл. — 2003. — № 1. — С. 43—46.

377. Тамарина, Н. А. Основы технической энтомологии / Н. А. Тамарина. — М. : Изд-во МГУ, 1990. — 202 с.

378. Тарасович, Ю. П. Адсорбция на глинистых минералах / Ю. П. Тарасович, Ф. Д. Овчаренко. — Киев : Наукова думка, 1975. — 350 с.

379. Терехова, В. А. Биоиндикационное значение микромицетов в экологической оценке водных и наземных экосистем : дис. ... д-ра биол. наук / В. А. Терехова. — М., 2004. — 335 с.

380. Технология катализаторов / под ред. проф. И. П. Мухленова. — 3-е изд., перераб. — Л. : Химия, 1989. — 272 с.

381. Тец, В. В. Бактериальные сообщества / В. В. Тец // Клеточные сообщества / под ред. В. Теца. — СПб. : Изд-во СПбГМУ, 1998. — С. 15—73.

382. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии : докл. по опубл. работам, представл. для защиты … д-ра биол. наук / Н. В. Тимофеев-Ресовский. — Свердловск, 1962. — 53 с.

383. Титов, В. Ю. Взаимодействие нитрита с каталазой как важный элемент его токсичности / В. Ю. Титов, М. Ю. Петренко // Биохимия. — 2003. — Т. 68, вып. 6. — С. 769—776.

384. Трусканов, М. Д. Определение численности рыбных скоплений гидроакустическими приборами / М. Д. Трусканов, М. Н. Щербино // Рыб. хоз-во. — 1966. — № 6. — С 52—58.

385. Турова, Е. С. Микробная трансформация каолинитов и каолинсодеражащего сырья : автореф. дис. … канд. биол. наук / Е. С. Турова. — М. : Ин-т микробиологии, 1997. — 24 с.

386. Углеродные сорбенты на основе ископаемых углей : монография / С. Б. Леонов, В. В. Ёлшин, В. И. Дударев [и др.]. — Иркутск : Изд-во ИрГТУ, 2000. — 268 с.

387. Усольцев, В. А. Рост и структура фитомассы древостоев / В. А. Усольцев. — Новосибирск, 1988. — С. 182—207.

388. Уткин, А. И. Анализ продукционной структуры древостоев / А. И. Уткин, Я. И. Гульбе, С. Г. Рождественский. — М., 1988. — 239 с.

389. Уткин, А. И. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование / А. И. Уткин, Л. С. Ермолова, И. А. Уткина. — М. : Наука, 2008. — 292 с.

390. Федоров, В. Д. О корреляции между биомассой особи и предельной численностью популяции в фитопланктонном

сообществе / В. Д. Федоров // Докл. АН СССР. — 1969. — Т. 188, № 3. — С. 694—696.

391. Федоровский, Е. П. Секрет рыбьих стай / Е. П. Федоровский. — М. : Знание, 1960. — 79 с.

392. Физика и химия торфа / И. И. Лиштван, Е. Т. Базин, Н. И. Гамаюнов, А. А. Терентьев. — М. : Недра, 1989. — 304 с.

393. Флоренский, П. В. Основы литологии : учеб. пособие / П. В. Флоренский, Л. В. Милосердова, В. П. Балицкий. — М. : РГУ Нефти и газа им. И. М. Губкина, 2003. — 105 с.

394. Формозов, А. Н. Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных / А. Н. Формозов. — М. : АН СССР, 1952. — 343 с.

395. Фройде, М. Животные строят / М. Фройде. — М. : Мир, 1986. — 215 с.

396. Площадь поверхности стволов и скелета крон в 25-летнем березняке и его биологическая продуктивность / Я. И. Гульбе, Т. А. Гульбе, А. Я. Гульбе, Л. С. Ермолова // Леса России в XXI веке. — СПб, 2009. — С 27—30.

397. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей / К. М. Хайлов, А. В. Празукин, С. А. Ковардаков, В. Е. Рыгалов. — Киев : Наукова думка, 1992. — 280 с.

398. Хазиев, Ф. Х. Ферментативная активность почв : метод. пособие / Ф. Х. Хазиев. — М. : Наука, 1976. — 180 с.

399. Хайлов, К. М. О геометрических, биологических и трофодинамических водных биокосных фитосистемах / К. М. Хайлов, Ю. Ю. Юрченко, Е. Е. Шошина // Океанология. — 2001. — Т. 41, № 3. — С. 400—407.

400. Хайретдинов, А. Ф. Повышение продуктивности рекреационных лесов Южного Урала / А. Ф. Хайретдинов. — Уфа : Башк. книж. изд-во, 1990. — 275 с.

401. Харченко, Т. А. Концепция экотонов в гидробиологии / Т. А. Харченко // Гидробиол. журн. — 1991. — Т. 27, № 4. — С. 3—10.

402. Хатчинсон, Д. Э. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озер / Д. Э. Хатчинсон ; сокращ. пер. с англ. Г. В. Цыцарина, Г. Г. Шинкар ; ред. и авт. предисл. Л. Л. Россолимо. — М. : Прогресс, 1969. — 592 с.

403. Хинт, Й. А. Основы производства силикатных изделий / Й. А. Хинт. — М. ; Л. : Гос. изд-во лит. по строительству, архитектуре и строит. материалам, 1962. — 642 с.

404. Хмель, И. А. Quorum Sensing регуляция экспрессии генов — перспективная мишень для создания лекарств против патогенности бактерий / И. А. Хмель, А. З. Метлицкая // Молекуляр. биология. — 2006. — Т. 40. — С. 195—210.

405. Хмель, И. А. Quorum-sensing регуляция экспрессии генов: фундаментальные и прикладные аспекты, роль в коммуникации бактерий / И. А. Хмель // Микробиология. — 2006. — Т. 75, № 4. — С. 45—464.

406. Холодный, Н. Г. Летучие выделения цветов и листьев как источники питания микроорганизмов / Н. Г. Холодный. — Докл. АН СССР. — 1944. — Т. 43, № 2. — С. 44—48.

407. Хотько, Э. И. Антропогенное влияние на почвенную мезофауну осушенных торфяников / Э. И. Хотько, А. Н. Литвинова // Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии. — Минск, 1982. — С. 199—202.

408. Хрусталев, Е. И. Оценка приемной емкости экосистем Куршского и Вислинского заливов в зарыбляемой молоди угря (*Anguilla Anguilla L.*) / Е. И. Хрусталев // Рыб. хоз-во. — 2009. — № 1. — С. 67—69.

409. Худяков, Н. Н. Адсорбция бактерий почвой и влияние ее на микробиологические процессы в почве / Н. Н. Худяков // Почвоведение. — 1926. — № 2. — С. 46—63.

410. Цейтлин, В. Б. Энергетика глубоководных пелагических сообществ / В. Б. Цейтлин. — М. : Наука, 1986. — 113 с.

411. Цурюпа, И. Г. Роль микроорганизмов в выветривании алюмосиликатов и образовании подвижных, легкомигрирующих соединений / И. Г. Цурюпа // Кора выветривания. — 1973. — Вып. 13. — С. 3—38.

412. Часовников, С. Н. Концептуальные основы учета экологической емкости территории при осуществлении регионального эколого-экономического регулирования / С. Н. Часовников // Фундамент. исслед. — 2016. — № 12-4. — С. 918—923.

413. Чернавский, Д. С. Синергетика и информация / Д. С. Чернавский. — М. : Знание, 1990. — 117 с.

414. Чеснова, Л. В. Почвенная зоология — наука XXI века / Л. В. Чеснова, Б. Р. Стриганова. — М. : Янус-К, 1999. — 152 с.

415. Чиглинцев, А. Ю. Структура, минеральный и химический состав мочевых камней / А. Ю. Чиглинцев, Э. В. Сокол, Д. Ю. Нохрин. — Челябинск, 2010. — 160 с.

416. Численко, Л. Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов /, Л. Л. Численко. — М. : Изд-во МГУ, 1981. — 208 с.

417. Чухров, Ф. В. Коллоиды в земной коре / Ф. В. Чухров. — М. : Изд-во АН СССР, 1955. — 670 с.

418. Шапиро, Дж. А. Бактерии как многоклеточные организмы / Дж. А. Шапиро // В мире науки. — 1988. — № 8. — С. 46—54.

419. Шарапова, Т. А. Беспозвоночные озер Тарманского водно-болотного комплекса / Т. А. Шарапова // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. — 2007а. — № 7. — С. 138—148.

420. Шарапова, Т. А. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири / Т. А. Шарапова. — Новосибирск : Наука, 2007б. — 167 с.

421. Шварц, С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. — М. : Наука, 1980. — 278 с.

422. Шенников, А. П. Введение в геоботанику / А. П. Шенников. — Л., 1964. — С. 97—98.

423. Шестакова, В. А. Изучение некоторых сторон взаимоотношений микроорганизмов с древесными растениями : автореф. дис. … канд. биол. наук / В. А. Шестакова. — М., 1961. — 234 с.

424. Шишковидная железа как эндокринно-гравитационный луносенсор: обнаружение лунафазных морфологических изменений у мышей / А. В. Герасимов, В. П. Костюченко, А. С. Соловьева, А. М. Оловников // Биохимия. — 2014. — Т. 79, № 10. — С. 1316—1323.

425. Шляхтенок, А. С. Фауна пауков (Aranei) луговых биоценозов Березинского биосферного заповедника / А. С. Шляхтенок // Весці АН БССР. — 1986. — № 5. — С. 115.

426. Шмидт-Нельсон, К. Размеры животных: почему они так важны? / К. Шмидт-Нельсон. — М. : Мир, 1987. — 259 с.

427. Шноль, С. Э. Физико-химические факторы биологической эволюции / С. Э. Шноль. — М. : Наука, 1979. — 263 с.

428. Шрёдингер, Э. Что такое жизнь? Физический аспект живой клетки / Э. Шрёдингер. — М. ; Ижевск : Регуляр. и хаотич. динамика, 2002. — 92 с.

429. Штина, Э. А. Взаимодействия азотфиксирующих сине-зеленых водорослей с микроорганизмами-спутниками / Э. А. Штина, Е. М. Панкратова // Актуальные проблемы биологии сине-зеленых водорослей. — М. : Наука, 1974. — С. 61—78.

430. Штина, Э. А. Развитие водорослей на промышленных отвалах / Э. А. Штина // Охрана природы Урала: Растительность и промышленные загрязнения. — 1970. — Вып. 7. — С. 50—153.

431. Штина, Э. А. Экология почвенных водорослей / Э. А. Штина, М. М. Голлербах. — М. : Наука, 1976. — 143 с.

432. Экологическая емкость — ее количественная оценка / В. И. Лаврик, А. И. Мережко, Л. А. Сиренко, В. М. Тимченко // Гидробиол. журн. — 1991. — Т. 27, № 3. — С. 13—23.

433. Экологические аспекты управления развитием крупного города. — М., 1987. — 425 с.

434. Экологические основы повышения продуктивности и защитной роли лесных насаждений. — Харьков : ХСХИ, 1982. — 100 с.

435. Юдович, Я. Э. Основы литохимии / Я. Э. Юдович, М. П. Кетрис. — СПб. : Наука, 2000. — 479 с.

436. Юшкин, Н. П. Структура и проблемы биоминералогии / Н. П. Юшкин. — Сыктывкар : Геопринт, 2003. — 20 с.

437. Яхонтов, В. В. Экология насекомых / В. В. Яхонтов. — М : Высш. шк., 1969. — 488 с.

438. Яхонтова, Л. К. Основы минералогии гипергенеза : учеб. пособие / Л. К. Яхонтова, В. П. Зверева. — Владивосток : Дальнаука, 2000. — 331 с.

439. Air density 2.7 billion years ago limited to less than twice modern levels by fossil raindrop imprints / S. M. Som, D. C. Catling, J. P. Harnmeijer, P. M. Polivka, R. Buick // Nature. — 2012. — Vol. 484. — P. 359—362.

440. Amador, G. J. Cleanliness is next to godliness: mechanisms for staying clean / G. J. Amador, D. L. Hu // J. of Experimental Biology. — 2015. — Vol. 218. — P. 3164—3174.

441. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative / C. K. Boyce, T. J. Brodribb,

T. S. Feild, M. A. Zwieniecki // Proc. of the Royal Soc. B. — 2009. — Vol. 276. — P. 1771—1776.

442. Azam, F. Cycling of organic matter by bacterioplankton in pelagic marine ecosystems: microenvironmental considerations / F. Azam, J. W. Ammerman // Flows of energy and materials in marine ecosystems / M. J. R. Fasham (ed.). — New York : Plenum Publ., 1984. — P. 345—360.

443. Baas-Becking, L. G. M. Biogenic sulfides / L. G. M. Baas-Becking, D. Moore // Econ. Geol. — 1961. — Vol. 56. — P. 259—272.

444. Bacterial destruction of mica during bioleaching of kaolin and quartz sand by Bacillus cereus / I. Styriakova, I. Styriak, M.P. Nandakumar, B. Mattiasson // World J. of Microbiology and Biotechnology. — 2003. — Vol. 19, no. 6. — P. 583—590.

445. Brougham, R. W. Intercepcion of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants / R. W. Brougham // Australian J. Agr. Res. — 1958. — Vol. 9, no. 32. — P. 39—52.

446. Bucher, H. Nature Geoscience. — 2011. — Vol. 4, no. 10.

447. Capacity Reconsidered: Finding Consensus and Clarifying Differences / D. Whittaker, B. Shelby, R. Manning, D. Cole, G. Haas // Nat. Assoc. of Recreation Resource Planners. — Marienville, Pennsylvania, 2010. — 18 p.

448. Chetverina, H. V. Cloning of RNA molecules in vitro / H. V. Chetverina, A. B. Chetverin // Nucleic Acids Research. — 1993. — Vol. 21. — P. 2349—2353.

449. Control of house-dust mites (*Pyroglyphidae*) with home disinfectants / G. Shober, G. Wetter, E. Bischoff, J. E. M. H. Bronswijk, F. M. Kniest // Experimental and Applied Acarology. — 1987. — No. 3. — P. 179—189.

450. Costerton, J. W. Bacterial biofilms: a common cause of persistent infections / J. W. Costerton, P. S. Stewart, E. P. Greenberg // Science. — 1999. — Vol. 284. — P. 1318—1322.

451. Duff, R. B. The releas of metallic and silicate ions from minerals, rocks and soils by fungal activity / R. B. Duff, M. Henderson // J. Soil Science. — 1963. — Vol. 14, no. 2. — P. 236—246.

452. Elton, C. S. The Pattern of Animal Communities / C. S. Elton. — 2nd ed. — London : Chapman & Hall, 1979. — 432 p.

453. Elton, C. S. The Pattern of Animal Communities / C. S. Elton. — London : Methuen, 1966.

454. Eno, C. F. Potassium availability from biotite, muscovite, greensand and microcline as determined by growth of Aspergillus niger / C. F. Eno, H. W. Rauszer // Soil Science. — 1955. — Vol. 80, no. 3.— P. 27—36.

455. Evaluating method of the marine environmental capacity for coastal fisheries and its application to Osaka Bay / K. Horriya, T. Hiraano, M. Hosoda, T. Hirano // Marine Pollution Bul. — 1991. — Vol. 23. — P. 253—257.

456. Experimentally tracing the key steps in the origin of life: The aromatic world / P. Ehrenfreund, S. Rasmussen, J. Cleaves, L. Chen // Astrobiology. — 2006. — Vol. 6, no. 3. — P. 490—520.

457. Extending the Sub-Sea-Floor Biosphere / E. G. Roussel, M-A. C. Bonavita, J. Querellou [et al.] // Science. — 2008. — Vol. 320. — P. 1046.

458. Ferris, F. G. Bacteria as nucleation sites for authigenic minerals in a metal-contaminated lake sediment / F. G. Ferris, W. S. Fyfe, T. L. Beveridge // Chemical Geology. — 1987. — Vol. 63. — P. 225—232.

459. Garcia-Pichel, F. The evolution of a capacity to build supra-cellular ropes enabled filamentous cyanobacteria to colonize highly erodible substrates / F. Garcia-Pichel, M. F. Wojciechowski // Plos ONE. — 2009. — No. 4 (11). — P. 1—6.

460. Gold, T. Terrestrial sources of carbon and earthquake outgassing / T. Gold // J. of petroleum geology. — 1979. — Vol. l, no. 3. — P. 3—19.

461. Goldblatt, C. Bistability of atmospheric oxygen and the Great Oxidation / C. Goldblatt, T. M. Lenton, A. J. Watson // Nature. — 2006. — Vol. 443. — P. 683—686.

462. Guebert, K. W. Removal of microorganisms from fluids / K. W. Guebert, J. D. Laman. — US Pat., 1966. — No. 3242073, 22.03. — 6 p.

463. Gunnison, J. B. Adsorption of bacteria by inert particulate reagents / J. B. Gunnison, M. C. Marshall // J. of Bacteriology. — 1937. — Vol. 33. — P. 401—409.

464. Hammer, O. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis / O. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontologia Electronica. — 2001. — Vol. 4, no. 1. — P. 9.

465. Heukelekian, H. Relation between food concentration and surface for bacterial growth / H. Heukelekian, A. J. Heller // J. of Bacteriology. — 1940. — Vol. 40, no. 4.

466. Holdgate, U. W. Ecology, development and global policy / U. W. Holdgate // J. of Applied Ecology. — 1994. — Vol. 31, no. 1. — P. 201—211.

467. Horwood, J. W. Spatial distributions and ecology of pelagic fish / J. W. Horwood, D. H. Cushing // Spatial Patterns in Plankton Communities / J. H. Steele (ed.). — New York : Plenum Press, 1978. — P. 355—383.

468. Huber, J. A. Making methane down deep: Life at depth / J. A. Huber // Science. — 2015. — Vol. 349. — P. 476—477.

469. Inagaki, F. Exploring deep microbial life in coal-bearing sediment down to 2.5 km below the ocean floor / F. Inagaki, K.-U. Hinrichs // Science. — 2015. — Vol. 349. — P. 420—424.

470. Kawano, M. Microbiotic formation of silicate minerals in the weathering environment of a pyroclastic deposit / M. Kawano, K. Tomita // Clays and Clay Minerals. — 2002. — Vol. 50, no. 1. — P. 99—110.

471. Konhauser, K. O. Microbial mediation of authigenic clays during hydrothermal alteration of basaltic tephra, Kilauea Volcano / K. O. Konhauser, P. Schiffman, Q. J. Fisher // Geochemistry, Geophysics and Geosystems. — 2002. — Vol. 3. — P. 1075—1088.

472. Kraft, N. J. B. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest / N. J. B. Kraft, R. Valencia, D. D. Ackerly // Science. — 2008. — V. 322. — P. 580—582.

473. Kroulik, J. T. The microbial. populations of the green plant and of the cut foray eprior to ensiliny / J. T. Kroulik, L. A. Burkey, H. G. Wiseman // J. Dairy Sei. — 1955. — Vol. 38, no. 3. — P. 256—272.

474. Lindeman, R. L. Seasonal food-cycle dynamics in a Senescent Lake / R. L. Lindeman // American Midland Naturalist. — 1941. — Vol. 26. — P. 636—673.

475. Lindeman, R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology / R. L. Lindeman // Ecology. — 1942. — Vol. 23, no. 4. — P. 399—341.

476. Mann, K. H. Seaweeds: their productivity and strategy for growth / K. H. Mann // Science. — 1973. — Vol. 182. — P. 975—981.

477. Marshall, K. C. Orientation of clay particles sorbed on bacteria possessing different ionogenic surfaces / K. C. Marshall // Biochimica et Biophysica Acta. — 1969. — Vol. 193. — P. 472—474.

478. Mera, M. U. Mechanism of silicate binding to the bacterial cell wall in Bacillus subtilis / M. U. Mera, T. J. Beveridge // J. of Bacteriology. — 1993. — Vol. 175, no. 7. — P. 1936—1945.

479. Messing, R. A. High surface low volume biomass composite (Corning Glass Works) / R. A. Messing, R. A. Oppermann. — Pat. USA, 1979. — Cl. 195/59/ (C 12 B 1/00), no. 4153510.

480. Meyer-Berthaud, B. In the shade of the oldest forest / B. Meyer-Berthaud, A-L. Decombeix // Nature. — 2012. — Vol. 483. — P. 41—42.

481. Observation of Gravitational Waves from a Binary Black Hole Merger / B. P. Abbott [et. al.] // Phys. Rev. Lett. — 2016. — 11 February. — P. 1—13.

482. Pearl, R. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation / R. Pearl, L. J. Reed // Proc. of the Nat. Acad. of Science USA. — 1920. — No. 6. — P. 275—288.

483. Pearson, A. Biogeochemistry: Who lives in the sea floor? / A. Pearson // Nature. — 2008. — Vol. 454. — P. 952—953.

484. Pennisi, E. On rarity and richness. Two researchers have taken a stab at explaining why oceans have far fewer species than terrestrial habitats / E. Pennisi // Science. — 2010. — Vol. 327. — P. 1318—1319.

485. Peters, R. H. The ecological implications of body size / R. H. Peters. — New York : Cambridge Univ. Press, 1983. — 329 p.

486. Reid-Soukup, D. A. Smectites / D. A. Reid-Soukup, A. L. Ulery // Soil Mineralogy with Environmental Application / J. B. Dixon, D. G. Schulze (eds.). — Madison, Wicconsin, USA, 2002. — P. 467—499.

487. Rochus, W. Ultrafiltration as a new method for characterizing humic acids in peat / W. Rochus // Recent Technol. Use Peat. Reports Int. Symp. — Stuttgart, 1983. — Pp. 114—120.

488. Rosenberg, R. A. Spin-Polarized Electron Induced Asymmetric Reactions in Chiral Molecules / R. A. Rosenberg // Electronic and Magnetic Properties of Chiral Molecules and Supramolecular Architectures. — 2010. — Vol. 298. — Pp. 279—306.

489. Sanches-Navas, A. Bacterially mediated authigenesis of clays in phosphate stromatolites / A. Sanches-Navas, A. Martin-Algarra, F. Nieto // Sedimentology. — 1998. — Vol. 45. — P. 519—533.

490. Schultze-Lam, S. Participation of a cyanobacterial S-layer in fine-grain mineral formation / S. Schultze-Lam, G. Harauz, T. L. Beveridge // J. of Bacteriology. — 1992. — Vol. 174, no. 24. — P. 7971—7981.

491. Significant contribution of Archaea to extant biomass in marine subsurface sediments / J. S. Lipp, Y. Morono, F. Inagak, K-U. Hinrichs // Nature. — 2008. — Vol. 454. — P. 991—994.

492. Sokal, R. R. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research / R. R. Sokal, F. J. Rohlf. — New York : Freeman & Co, 1995. — 850 p.

493. Stevenson, R. A. Life history and behavior of Dascyllus albisella Gill, a Pomacentrid reef fish / R. A. Stevenson. — Univ. of Hawaii, 1963. — P. 53—58.

494. Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa / W. E. Stein, C. M. Berry, L. Hernick, F. Mannolini // Nature. — 2012. — Vol. 483. — P. 78—81.

495. Swift, R. S. Molecular weight, size, shape, and charge characteristics of humic substances: some basic considerations / R. S. Swift // Humic substances II. In search of structure / Ed. by M. H. B. Hayes [et al.]. — Chichester, England, 1989. — P. 450—466.

496. Synchronous changes in dark current fluctuations in two separate photomultipliers in relation to Earth rotation / M. V. Fedorov, L. V. Belousov, V. L. Voeikov [et al.] // Astrophysics and Space Science, Kluwer Acad. Publ. (Netherlands). — 2003 — Vol. 283, no. 1. — P. 3—10.

497. The earliest stages of ecosystem succession in high-elevation (5000 metres above sea level), recently deglaciated solis / S. K. Schmidt, S. C. Reed, D. R. Nemergut [et al.] // Proc. of the Royal Soc. B: Biological Sciences. — 2008. — P. 2793—2802.

498. The release of iron-bearing minerals and dissolution of fildspars by heterotrophic bacteria of Bacillus species / I. Styriakova, I. Styriak, I. Galko, D. Hradil, P. Bezdicka // Ceramics Silicaty. — 2003. — Vol. 47, no. 1. — P. 20—26.

499. Tschapek, M. W. The principles of adsorption of the Azotobacter / M. W. Tschapek, A. J. Garbosky // Fourth Intern. Congr. Soil. Sci. Vol. 3. — Amsterdam, 1950. — P. 102—104.

500. Verhulst, P. F. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement / P. F. Verhulst // Correspondance Mathématique et Physique publiée par A. Quetelet, 10. — 1838. — P. 113—121.

501. Vester, F. Optische Aktivität und die Paritätsverletzung im β-Zerfall / F. Vester, T. L. V. Ulbricht, H. Krauch // Naturwissenschaften. — 1959. — Vol. 46, iss. 2. — P. 68—69.

502. Wächtershäuser, G. Before enzymes and templates: theory of surface metabolism / G. Wächtershäuser // Microbiol. Mol. Biology. — 1988. — Vol. 52 (4). — P. 452—484.

503. Watnick, P. Biofilm, city of microbes / P. Watnick, R. Kolter // J. of Bacteriology. — 2000. — Vol. 182. — P. 2675—2679.

504. Whitman, W. B. Prokaryotes: The unseen majority / W. B. Whitman, D. C. Coleman, W. J. Wiebe // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1998. — Vol. 95, no. 12. — P. 6578—6583.

505. Whittaker, R. H. Surface area relations of woody plants and forest communities / R. H. Whittaker, G. M. Woodwell // Amer. J. Bot. — 1967. — Vol. 54, no. 8. — P. 931—939.

506. Yoshioka, K. KyPlot — a user-oriented tool for statistical data analysis and visualization / K. Yoshioka // Computational Statistics. — 2002. — Vol. 17, no. 3. — P. 425—437.

КЛАССИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

Научное издание

КОРЛЯКОВ Константин Александрович

ЕМКОСТЬ СРЕДЫ

Монография

Корректура *О. Е. Шишмаренковой*
Верстка *Е. С. Меньшениной*
Дизайн обложки *Т. В. Ростуновой*

Подписано в печать 21.11.18.
Формат 60×84 1/16.
Бумага офсетная. Гарнитура Palatino Linotype.
Усл. печ. л. 22,6. Уч.-изд. л. 17,6.
Тираж 500 экз. Заказ 504.
Цена договорная

Челябинский государственный университет
454001, Челябинск, ул. Братьев Кашириных, 129

Издательство Челябинского государственного университета
454021, Челябинск, ул. Молодогвардейцев, 57б