

УДК 574:502.31

## БИОТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

© 1999 г. В. В. Горшков\*, В. Г. Горшков\*\*, В. И. Данилов-Данильян\*\*,  
К. С. Лосев\*\*, А. М. Макарьева\*\*

\* Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
197376 Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2

\*\* Петербургский институт ядерной физики им. Б.П. Константинова РАН  
188350 г. Гатчина, Ленинградская обл.

Поступила в редакцию 12.10.98 г.

Невозмущенные человеком естественные сообщества видов глобальной биоты представляют собой уникальный механизм поддержания пригодных для жизни условий окружающей среды в локальных и глобальных масштабах. Устойчивость современного земного климата может быть объяснена функционированием естественной биоты. Информация о необходимых и достаточных для стабилизации окружающей среды действиях биоты заключена в геномах видов естественных сообществ. Освоение и преобразование человеком естественной биоты приводит к искажению и потере этой информации. После прекращения возмущения и освоения естественных сообществ биота восстанавливает свою способность к формированию и поддержанию оптимальной для жизни окружающей среды в пределах нескольких десятков лет.

Два существующих сейчас противоположных воззрения на виды естественной биоты Земли формируют две противоположные теоретические концепции и практические стратегии взаимодействия человека с девственной природой в локальных и глобальных масштабах.

I. Согласно первой концепции – традиционной – окружающая среда оказывается пригодной для жизни в силу уникальных физических условий на земной поверхности, определяемых исключительно удачным расположением Земли на около-солнечной орбите. Биота – естественная фауна и флора биосферы – приспосабливается к любой окружающей ее среде. Существенные изменения окружающей среды могут происходить и за счет воздействия самой биоты. К этим изменениям биота также приспосабливается за счет эволюционного видообразования. Так, например, биота в прошлом вызвала переход от восстановительной (бескислородной) к окислительной (содержащей кислород) атмосфере. Это привело к появлению дышащих кислородом организмов и вымиранию многих видов, для которых кислород является ядом, или переходу некоторых из них в бескислородную локальную окружающую среду.

Главным свойством жизни считается способность к эволюции и непрерывной адаптации к меняющимся внешним условиям. Выделенных оптимальных для жизни внешних условий не существует. Генетическая адаптация обеспечивается внутривидовой изменчивостью геномов. Любые генотипы, обладатели которых производят наибольшее количество выживающих в окружающей их среде потомков, закрепляются в популя-

ции. Любые виды организмов, способные адаптироваться к окружающей среде и производить наибольшее количество потомков, могут составлять земную биоту. Все наблюдаемые по палеоданным эволюционные изменения объясняются непрерывной адаптацией видов и индивидуальным отбором (Ayala, Fitch, 1997).

Кардинальное изменение окружающей среды связанное в освоением природы и преобразованием сообществ естественной биоты в агро-, сільва- и марикультуры, приспособленных для удовлетворения потребностей растущей популяции человека, рассматривается как определенный этап естественного эволюционного процесса. Единственная экологическая проблема, которую предстоит решить человеку, – это ликвидация загрязнений, изменяющих окружающую человека среду в неблагоприятном для него направлении. Естественным процессом считается также и освоение всей глобальной биоты человеком и превращение биосферы в новую глобальную биосистему, обслуживающую исключительно нужды человека – ноосферу.

Природное биоразнообразие рассматривается как генетический ресурс человека, который может быть использован при дальнейшем развитии биотехнологии и геновой инженерии. Предполагается, что биоразнообразие включает как генетическую информацию разных естественных видов, так и внутривидовую генетическую изменчивость. Это биоразнообразие предполагается сохранить в зоопарках и геновых банках, а также в заповедниках, занимающих не более процента

территории Земли и не сковывающих свободное развитие цивилизации.

Безостановочный экономический рост, базирующийся на непрерывном расширении использования ресурсов биосферы, рассматривается как единственная возможность обеспечить удовлетворение растущих потребностей увеличивающейся глобальной человеческой популяции.

В традиционной концепции фактически игнорируются экологические ограничения на численность популяции биологических видов, причины образования естественных сообществ видов и устойчивость сообществ и их среды обитания – экосистем.

Два важнейших эмпирических факта не находят объяснения в традиционной концепции: 1) почему, несмотря на быстрые изменения окружающей среды, особенно происходящие под воздействием самой биоты, условия окружающей среды не выходят за пределы возможности существования любой жизни; 2) почему, несмотря на непрерывную адаптацию, все виды сохраняют строгую дискретность и не наблюдается переходных форм ни между современными, одновременно существующими в биосфере, видами, ни видами, наблюдаемыми по палеоданным (Jackson, 1994).

II. Во второй, противоположной, концепции принимается во внимание физическая неустойчивость земной окружающей среды и возможность ее быстрого перехода в устойчивые состояния типа Марса или Венеры, в которых никакая жизнь невозможна. Биота Земли рассматривается как единственный механизм поддержания пригодных для жизни условий окружающей среды в локальных и глобальных масштабах (Горшков, 1995).

В этой концепции главным свойством жизни является способность видов к выполнению определенной работы по поддержанию выделенных пригодных для жизни условий окружающей среды. Сложное взаимодействие с окружающей средой приводит к необходимости образования сообществ видов и экологических систем определенного набора видов, скоррелированно взаимодействующих между собой и окружающей их средой. Такая скоррелированность подобна скоррелированности клеток и органов внутри одного многоклеточного организма. Только те виды, которые обеспечивают необходимую работу по поддержанию окружающей среды, могут образовывать сообщества и составлять земную биоту. Эти виды поддерживают оптимальную численность и производят оптимальное, а не максимальное, количество потомков. Спонтанный переход любого вида к производству максимального количества потомков свидетельствует об искажении их генетической программы. Подобный переход, аналогично возникновению раковой опухоли в теле, нарушает функционирование сообщества и ухудшает ло-

кальную окружающую среду. Это приводит к потере сообществом конкурентоспособности, его гибели и вытеснению другим сообществом, в котором тот же вид сохраняет нормальную генетическую программу и производит оптимальное количество потомков.

Виды, поддерживающие выделенные условия окружающей среды, очевидно, должны сохранять неизменной свою генетическую программу и не могут непрерывно адаптироваться к любым происходящим флуктуациям внешних условий. Они должны обладать механизмами стабилизации генетической программы, предотвращая накопление стирающих генетическую информацию мутационных замен.

В этой концепции все виды биоты должны сохранять генетическое постоянство и устойчивость в течение геологических периодов времени. Все виды биоты должны быть не только жизнеспособны, но и скоррелированно взаимодействовать с другими видами сообщества, обеспечивая управление окружающей средой. Эти ограничения объясняют наблюдаемую дискретность и морфологическое постоянство современных естественных видов и видов, исследуемых по палеоданным (Jackson, 1994).

Наблюдаемая генетическая изменчивость особей естественных видов соответствует случайным отклонениям от нормальной генетической программы, не регистрируемым стабилизирующим отбором. С ослаблением стабилизирующего отбора при выходе из условий естественной экологической ниши происходит рост генетической изменчивости и накопление в популяции особей с различного рода уродствами – генетическими отклонениями от нормы. При восстановлении естественных условий и нормальной силы стабилизирующего отбора все особи с генетическими отклонениями от нормы немедленно вытесняются из популяции.

Человек использует существующие генетические отклонения от нормы у естественных видов для культивации культурных пород животных и сортов растений для удовлетворения собственных нужд. Далеко не все естественные виды могут производить жизнеспособных особей с генетическими отклонениями от нормы, пригодными для использования человеком.

Эволюционные переходы к новым видам ограничены и происходят только при сохранении способности к стабилизации окружающей среды в составе экологического сообщества. Эволюция на больших периодах времени порядка миллиардов лет может, однако, происходить с переходом окружающей среды в различные, пригодные для жизни, состояния, например, с изменением восстановительной атмосферы на окислительную, сопровождающуюся существенной перестройкой

Термические характеристики планет (по Mitchell, 1989)

Планета	Солнечная постоянная	$A = \alpha = 0$ (орбитальная температура)	$A > 0, \alpha = 0$ (тепловое излучение в космос)		$A > 0, \alpha > 0$ (средние значения на поверхности планет)	
	$I, \text{Вт/м}^2$	$t, ^\circ\text{C}$	$A, \%$	$t, ^\circ\text{C}$	$\alpha, \%$	$t, ^\circ\text{C}$
Марс	589	-48	15	-56	7	-53
Венера	2613	+58	75	-41	99	+460
Земля	1367	+5	30	-18	40	+15
Земля при полном оледенении			80		7	-90
Земля при полном испарении океанов			75		99	+400

Примечание:  $I$  – солнечная постоянная – мощность потока солнечного излучения на единицу перпендикулярной поверхности на орбите планеты;  $A$  – альbedo – отношение отраженного потока к полному потоку солнечного излучения;  $\alpha$  – коэффициент парникового эффекта – отношение потока теплового излучения, отраженного атмосферой обратно к поверхности Земли, к полному тепловому излучению поверхности планеты. При полном оледенении Земли ее альbedo принято равным альbedo ледникового и снежного покровов, а коэффициент парникового эффекта принят равным коэффициенту парникового эффекта Марса. При полном испарении океанов парниковый эффект и альbedo приняты равными соответствующим величинам на Венере.

биоты без потери ее способности к предотвращению перехода среды в непригодное для любой биоты состояние. Это связано с существованием “вырожденных уровней” условий окружающей среды, пригодных для жизни. Эволюционные изменения биоты могут приводить к перебору всех приемлемых для жизни вырожденных уровней.

Рассмотрим основные предпосылки, лежащие в основе второй концепции.

### 1. УСТОЙЧИВОСТЬ КЛИМАТА ЗЕМЛИ

Приземная температура Земли является важнейшей характеристикой климата. Существование биоты может поддерживаться в достаточно узком температурном интервале, при котором вода находится в жидкой фазе. При температурах ниже точки замерзания воды может поддерживаться жизнь только теплокровных – млекопитающих и птиц. При температурах, близких к точке кипения, могут выживать только некоторые бактерии горячих источников. Оптимальный для биоты температурный интервал окружающей среды заключается между 10 и 20°C. Именно в этом интервале поддерживалась среднеглобальная приземная температура Земли на протяжении последних сотен миллионов лет, опускаясь до 10°C в ледниковые периоды и поднимаясь до 20°C в наиболее теплые периоды. Современная среднеглобальная приземная температура равна 15°C. Отклонения от этой температуры на протяжении последних столетий не превосходили нескольких десятых градуса (Горшков, 1995).

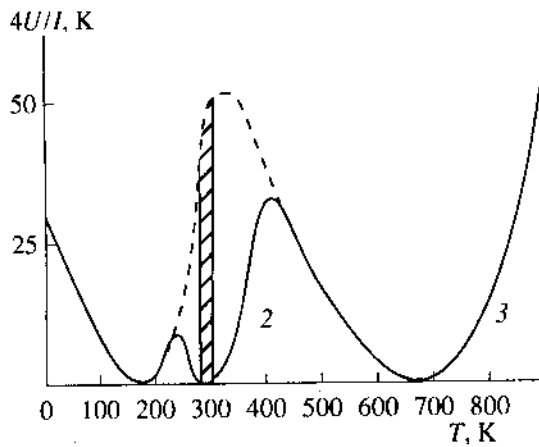
Постоянная температура земной поверхности поддерживается солнечным излучением. Величина потока солнечного излучения определяется

расположением планеты на околосолнечной орбите. Солнечное излучение, падающее на планету, частично отражается. Это делает планеты и их спутники видимыми на небосводе подобно звездам. Отраженная планетой часть солнечного излучения носит название альbedo.

Поглощенная планетой часть солнечного излучения нагревает поверхность планеты, что приводит к тепловому излучению планеты обратно в космос. Тепловое излучение поглощается так называемыми парниковыми газами атмосферы и частично возвращается обратно на поверхность планеты, что приводит к дальнейшему разогреву поверхности и повышению ее температуры. Это явление носит название парникового эффекта. Парниковые газы составляют ничтожно малую часть газовой концентрации атмосферного воздуха. Основные газы атмосферы – азот ( $\text{N}_2$ ) и кислород ( $\text{O}_2$ ) – не обладают парниковым эффектом.

Главным парниковым газом является водяной пар, относительное содержание которого в атмосфере составляет менее 0.3%. Следующим по значению является двуокись углерода ( $\text{CO}_2$ ) с относительным содержанием порядка 0.03%. Относительное содержание остальных парниковых газов не превосходит  $3 \times 10^{-4}\%$ .

Существует два физически выделенных устойчивых состояния климата – это состояние полного оледенения поверхности с температурой, близкой к -100°C, или состояние полного испарения океанов с температурой, близкой к +400°C. Эти состояния земного климата близки к устойчивым климатам Марса или Венеры (см. таблицу). В обоих состояниях никакая жизнь невозможна. В настоящее время не обнаружены физические барьеры, которые препятствовали бы переходу современ-



Потенциальная функция земных климатов.

По оси ординат отложены значения потенциальной функции  $4U/I$  (см. Приложение) в зависимости от абсолютной температуры  $T$ . Штриховая линия описывает физические состояния полного оледенения (1) и полного испарения океанов (3), которые отделены друг от друга физическим барьером с максимумом в области  $T \approx 300$  К ( $27^\circ\text{C}$ ). Сплошная линия включает современное состояние климата 2, которое определяется устойчивым минимумом, отделенным от состояний 1 и 3 потенциальными барьерами, поддерживаемыми биотой. Эти барьеры имеют максимум вблизи точек пересечения потенциальной кривой 2 (см. таблицу) с потенциальными кривыми 1 и 3. Заштрихована область наблюдаемых температур земного климата.

ного земного климата в эти два устойчивых состояния (см. рисунок). Такие переходы могли бы произойти за времена, меньшие десяти тысяч лет.

Жизнь существует на Земле на протяжении 3,85 млрд. лет (Hayes, 1996). Все это время средняя приземная температура заведомо не выходила за пределы  $5\text{--}50^\circ\text{C}$  и последние шестьсот миллионов лет колебалась в пределах  $10\text{--}20^\circ\text{C}$  (Горшков, 1995). Это состояние климата ничем физически не выделено. Единственным объяснением существовавшей устойчивости пригодного для жизни климата Земли является предположение о действии биотической регуляции окружающей среды. Биотическая регуляция окружающей среды означает, что поведение альbedo, парникового эффекта и всех других важных для жизни характеристик климата Земли, на которые жизнь может воздействовать, находятся под контролем глобальной биоты (см. рисунок и Приложение).

Разберем теперь конкретные механизмы биотической регуляции окружающей среды.

## 2. МЕХАНИЗМЫ БИОТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Перечислим несколько важнейших факторов, доказывающих существование биотической регуляции окружающей среды.

1. а). По данным ледовых кернов Антарктиды концентрация неорганического ( $\text{CO}_2$ ) и органического (биота) углерода в биосфере изменялась менее чем на порядок величины:  $m \approx 10^3$  Гт С на протяжении  $\tau \approx 10^4$  лет (Lorius, Oeschger, 1994). Синтез  $P^+$  и разложение  $P^-$  органического углерода имеют порядок  $100$  Гт С/год (Degens et al., 1984). Эти цифры означают, что глобальные потоки синтеза и разложения совпадают с точностью до четырех значащих цифр:  $(P^+ - P^-) \tau \leq m$ .

б). Поток неорганического углерода в биосферу из земных недр имеет порядок величины  $F^- \approx 10^{-2}$  Гт С/год (Degens et al., 1984). За  $T = 10^9$  лет в биосфере должно было бы накопиться  $M \approx 10^7$  Гт С, в  $10^4$  раз больше наблюдаемого количества  $m \approx 10^3$  Гт С. Этого не происходит, потому что биота депонирует в осадочных породах органический углерод с той же скоростью  $F^+ \approx 10^{-2}$  Гт С/год (Будыко и др., 1985). По аналогичным рассуждениям поток выбросов неорганического углерода и поток депонированного органического углерода совпадают с точностью до четырех значащих цифр:  $(F^+ - F^-) T \leq m$ .

Сохранение пригодного для жизни климата Земли однозначно указывает на то, что порядок величины концентрации такого парникового газа, как  $\text{CO}_2$ , не изменялся за последний миллиард лет. Это значит, что биота контролирует величину синтеза и разложения с точностью до 8 значащих цифр. В отсутствие биоты и захоронения органического углерода выбросы  $\text{CO}_2$  из недр Земли изменили бы массу  $\text{CO}_2$  в атмосфере в несколько раз за времена порядка сотен тысяч лет.

2. Отношения биогенов в океане  $\text{C/N/P/O}_2$  (отношения Редфилда) совпадают с отношениями при синтезе органического вещества. Это указывает на то, что концентрации этих биогенных элементов в океане сформированы и поддерживаются биотой (Горшков, 1995; Redfield, 1958; Chen et al., 1996).

3. Круговорот воды на суше также определяется биотой суши. Речной сток в океан равен осадкам, приносимым с океана. Речной сток в три раза меньше осадков на суше. Следовательно,  $2/3$  осадков определяется испарением воды на суше, которого бы не было в отсутствие биоты (Львович, 1974; Горшков, 1995).

4. Современные данные по распределению радиоуглерода в океане и изменению кислорода в атмосфере указывают на то, что невозмущенная биота океана поглощает избытки  $\text{CO}_2$ , выбрасываемые в атмосферу человеком, т.е. функционирует в соответствии с отрицательными обратными связями. В то время как сильно возмущенная человеком биота суши утратила эту способность (Горшков, 1995).

5. Концентрация  $\text{CO}_2$  в атмосфере совпадает с концентрацией растворенного  $\text{CO}_2$  в поверхност-

ном слое океана и в три раза меньше, чем в его глубинах. Это обеспечивается биотическим насосом: диффузионный поток неорганического углерода из глубин океана к поверхности компенсируется синтезом органического углерода у поверхности и его погружением в глубины океана, где он разлагается. В результате биотой океана поддерживается концентрация  $\text{CO}_2$  в атмосфере в три раза меньше, чем она была бы в отсутствие биоты (Горшков, 1995).

В отдельных природных сообществах, образующих локальные экосистемы, соотношения между физическими потоками выноса биогенных элементов  $F^-$  и биологической продуктивностью  $P^+$  могут быть различными. Для почвенных биогенов имеет место неравенство  $F^- \leq P^+$ . Концентрации этих биогенов (например, азота и фосфора) могут отличаться в несколько раз или даже по порядкам величины от их концентраций за пределами области активности живых организмов (Горшков, 1995). Изменение концентраций биогенов в локальных экосистемах происходит за счет превышения синтеза над разложением или наоборот.

Для всех атмосферных газов  $F^- \gg P^+$ . В этом случае концентрации биогенов в локальной экосистеме могут отличаться на малые величины порядка  $P^+/F^-$  от их концентраций во внешней окружающей среде. Однако, если величина  $P^+/F^-$  превосходит чувствительность биоты, то сообщества, изменяющие концентрации биогенов в благоприятном направлении, приобретают преимущество и увеличивают свою конкурентоспособность. Остальные сообщества подвергаются естественному отбору. Поэтому все однородные сообщества, занимающие большие территории земной поверхности, уменьшают или увеличивают концентрации биогенов по отношению к их концентрациям во внешней среде в одном и том же благоприятном для биоты направлении. В результате возникает поток неорганических биогенов из внешней окружающей среды в локальные экосистемы, где увеличивается или уменьшается масса органического вещества. Очевидно, что такие процессы будут продолжаться до тех пор, пока концентрация неорганического биогена во внешней среде не сравняется с благоприятной для биоты концентрацией. Так происходит биотическая регуляция глобальных запасов биогенов в биосфере.

Все встречающиеся в природе физико-химические системы устойчивы. Это означает, что после прекращения внешнего возмущения эти системы возвращаются в прежнее состояние. При постоянном возмущении положение физико-химического равновесия сдвигается. Буферные системы обладают малым сдвигом положения равновесия при больших величинах постоянного возмущения. Биотически регулируемые системы не сдвигают положения устойчивого равновесия при лю-

бых постоянных возмущениях ниже порога их разрушения. В этом смысле они эквивалентны физико-химическим системам с бесконечно большим буферным эффектом.

### 3. БИОТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СРЕДЫ ИЛИ АДАПТАЦИЯ К МЕНЯЮЩЕЙСЯ СРЕДЕ?

Возможны две противоположные реакции живых организмов на изменение окружающей среды.

В первом случае отклонение от оптимального для жизни состояния окружающей среды может вызывать реакцию всех видов, скоррелированных в естественные сообщества, направленную на возвращение среды к оптимальному состоянию. Другими словами, при всех случайных флуктуациях среды жизнь возвращает среду к оптимальному состоянию, не позволяя среде значительно отклоняться от оптимума. Эта реакция соответствует биотической регуляции окружающей среды.

Во втором случае особи каждого вида приспосабливаются к изменяющимся условиям окружающей среды, так что эти изменившиеся условия становятся оптимальными для приспособившихся к ним организмов. Особи одних видов приспосабливаются к присутствию особей других видов. Возникает согласованное существование разных видов, что и составляет сообщество. Подобная реакция соответствует адаптации к меняющейся среде.

Эти две реакции не могут быть совместимыми. Особи видов могут либо возвращать среду к выделенному оптимальному состоянию, либо приспосабливаться к изменившимся условиям. Если существует биотическая регуляция, то виды биоты, в основной своей массе, не могут адаптироваться к произвольно изменившимся условиям окружающей среды. Если биота в целом придерживается стратегии адаптации, то биотической регуляции быть не может. Какая из стратегий выполняется в действительности, может быть установлено только на основании однозначно интерпретируемого эмпирического материала. Выше было показано, что многие данные об устойчивости климата и глобальном круговороте веществ свидетельствуют в пользу существования биотической регуляции окружающей среды.

Биотическая регуляция – сложнейшая программа, информация о которой должна быть записана в геномах видов естественного сообщества. Эта программа направлена на поддержание сообществами конкретной, оптимальной окружающей среды. Информация о характеристиках этой среды так же должна быть записана в геномах видов. Если под воздействием случайных изменений внешних условий виды будут менять свою генетическую программу, то оптимальной для них может

стать другая, новая окружающая среда, что и составляет сущность адаптации. Однако случайные изменения генома, связанные с адаптацией, не могут привести к появлению новой осмысленной программы, которая бы поддерживала в устойчивом состоянии новую окружающую среду. Если же биота регулирует окружающую среду, то никаких неконтролируемых изменений среды произойти не может, и потребности в адаптации не возникает. Таким образом, адаптация исключает биотическую регуляцию, и наоборот.

Адаптация связывается со способностью выживания в определенных условиях. Степень адаптации связывается со способностью производства максимального количества потомков в заданных условиях. Существуют примеры того, что две популяции особей, принадлежащие к одному и тому же виду, оказываются приспособленными к двум различным условиям, так что особи первой популяции не выживают (или дают меньшее количество потомков, чем особи второй популяции) в условиях существования второй популяции, и наоборот. Это считается доказательством генетической адаптации.

Все подобные примеры имеют простое объяснение, не соответствующее генетической адаптации. Генетическая программа особей неустойчива и подвергается стиранию и распаду в результате происходящих мутаций. Предотвращает такой распад конкурентное взаимодействие особей в популяции. Особи с сильно стертой генетической программой приобретают явные уродливые отклонения и вытесняются из популяции в результате стабилизирующего отбора. Однако процесс конкурентного взаимодействия есть процесс измерения качества особей и, как любой процесс измерения, характеризуется разрешающей способностью. Особи, накопившие распадные изменения генома в количестве, меньшем определенного порога, не проявляют явных уродливых отклонений и не подвергаются отбору. Все накопленные до порога отклонения от нормальной генетической программы сохраняются в популяции и составляют генетическое разнообразие ее особей. Это разнообразие является случайным и не адаптивным. Подтверждением существования порога накопления генетических отклонений является наблюдаемое у всех видов жесткое ограничение генетического разнообразия (Горшков, Макарьева, 1997).

Стабилизирующий отбор строго действует только в условиях естественной экологической ниши вида. Здесь особи с нормальными генотипами, содержащие генетические изменения, не превышающие порога, обладают наибольшей конкурентоспособностью. При сильном отклонении от нормальных условий жизни конкурентоспособность нормальных особей падает. Стабилизирующий отбор эффективно выключается, и в популяции на-

чинается накопление способных к воспроизводству особей с явными уродливыми отклонениями. Их искаженные генотипы утрачивают информацию о том, что такое нормальные условия и какие действия необходимо выполнять для возврата к этим условиям. Среди таких генотипов, очевидно, некоторые имеют наибольшую плодовитость, что интерпретируется как их адаптация к новым условиям. Подобные явления могут происходить только в очень малой части биоты. Если существенные отклонения от нормальных генотипов произошли бы во всех видах глобальной биоты, то биотическая регуляция была бы полностью утрачена, и начался бы процесс неконтролируемого биотой изменения внешних условий с переходом климата в непригодные для жизни состояния (см. рисунок и таблицу).

Очевидно, что измененные распадными процессами генотипы, обладатели которых выживают и дают наибольшее количество потомков в одних искаженных условиях, не будут выживать или давать наибольшее количество потомков в других искаженных условиях. Наиболее ярким примером подобной ситуации являются домашние животные и культурные сорта растений. Действительно, домашние животные, выпущенные в дикую природу, погибают, а близкородственные дикие животные не могут жить в домашних условиях, потому что не удовлетворяют потребности человека. Культурные сорта растений не приживаются в дикой природе, а родственные сорняки уничтожаются человеком на своих полях.

Таким образом, различия в выживаемости и плодовитости разных генотипов в разных, отклоняющихся от нормы внешних условиях, которые подвергаются стабилизирующему отбору в нормальных условиях, свидетельствуют не об адаптации, а о существовании процессов распада генома, стирающих информацию программы биотической регуляции окружающей среды.

Отметим еще одно необходимое условие существования биотической регуляции окружающей среды. Биота не может быть глобально скоррелированной системой – Геей в терминологии, предложенной Ловелоком (Lovelock, 1982). В любой единичной упорядоченной внутренне скоррелированной системе любые процессы должны приводить к распаду ее упорядоченности. Этот процесс эквивалентен накоплению неупорядоченности (энтропии) в замкнутых физически организованных системах. Единственным механизмом сохранения упорядоченности является стабилизирующий отбор, который может действовать только посредством конкурентного взаимодействия одинаково организованных особей в достаточно большой популяции. Основной организованной единицей, осуществляющей биотическую регуляцию, является сообщество организмов. По-

этому биота должна состоять из совокупности конкурентно взаимодействующих между собой однородных сообществ. При этом нормальным сообществом является то, которое регулирует среду наилучшим способом в локальных масштабах, обеспечивая наилучший режим жизни всех видов, образующих сообщество (см. раздел 3).

В отсутствие адаптации биоты к искаженным условиям среды разрушение биотической регуляции на освоенных человеком территориях обратимо. После прекращения антропогенного возмущения происходит восстановление аборигенных естественных сообществ, содержащих правильную информацию о нормальных условиях среды и способах их регуляции.

#### 4. ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ СООБЩЕСТВ ПОСЛЕ ИХ НАРУШЕНИЯ

После любых нарушений или после полного локального уничтожения биоты происходит процесс восстановления растительного покрова и естественного сообщества видов организмов. Этот процесс восстановления носит название сукцессии и характеризуется рядом важнейших свойств. Он подобен эмбриональному развитию организма и восстановлению поврежденного органа.

В процессе сукцессии наблюдаются характерные последовательные стадии смены доминантных видов до тех пор, пока не установится определенное сообщество, сохраняющее постоянство распределения видов в течение неограниченно долгого времени в отсутствие внешних возмущений. Это установившееся распределение видов называется климаксовым сообществом. Так, например, в бореальных лесах Европейского Севера климаксовыми сообществами являются ельники на суглинистых почвах и сосняки на песчаных почвах. И ельники, и сосняки определяют характерные для них сообщества остальных видов с фиксированными плотностями численностей каждого вида. В климаксовом сообществе присутствуют все виды, определяющие процесс сукцессии – восстановления сообщества после любых нарушений. Однако в процессе сукцессии меняются плотности численностей видов и их возрастное распределение кардинальным образом. Подобно процессу эмбрионального развития, процесс сукцессии характеризуется строго определенным временем полного восстановления климаксового сообщества. В бореальных лесах это время составляет около 150 лет (Горшков, 1993). Как и процесс эмбрионального развития разных особей конкретных видов, характеристики процесса восстановления конкретных типов климаксовых сообществ в различных географически регионах совпадают.

При восстановлении климаксового растительного покрова после его нарушения происходит

существенное изменение локального химического состава окружающей среды, при котором концентрации многих биогенных элементов изменяются в десятки и сотни раз (Bergeron, Frisque, 1996). При этом виды, определяющие сукцессионные изменения в окружающей их среде, меняют эту среду в благоприятном для климаксовых видов и неблагоприятном для самих себя направлениях. Такие виды могут быть названы ремонтными видами. К ремонтным видам хвойных климаксовых лесов относятся береза, осина, ольха, ягодные растения (малина, брусника), съедобные грибы и большинство передвигающихся животных, которые питаются растительными ремонтными видами. Человек – типичный в прошлом ремонтный вид, чувствует себя наиболее комфортно именно в окружении ремонтных видов в состоянии нарушенного и восстанавливающегося климаксового сообщества. Само климаксовое сообщество кажется человеку диким и неудобным.

Климаксовые сообщества могут поддерживать наиболее благоприятные для себя локальные условия окружающей среды в устойчивом состоянии, компенсируя любые возникающие случайные возмущения. Такое поведение естественной биоты и составляет биотическую регуляцию окружающей среды.

Ремонтные виды сукцессии генетически запрограммированы на то, чтобы изменять локальную окружающую среду в неблагоприятном для себя направлении. Поэтому они принципиально не могут поддерживать окружающую среду в наиболее благоприятном для себя состоянии. Этот факт может ошибочно интерпретироваться как отсутствие биотической регуляции. В процессе сукцессии локальная окружающая среда проходит ряд стадий, в которых концентрации конкретных питательных веществ в органических и неорганических формах, распределение потоков энергии по различным видам биоты и характер биохимических реакций изменяются в определенных границах. Эти концентрации оказываются благоприятными для конкретных ремонтных видов, в которых эти виды оказываются наиболее конкурентоспособными, т.е. вытесняют все ремонтные виды других стадий сукцессии, включая климаксовые виды. Деятельность ремонтных видов соответствующей стадии приводит к тому, что концентрация питательных веществ направленно меняется и переходит границу благоприятной области ремонтного вида этой стадии, за которой он теряет конкурентоспособность и вытесняется другим ремонтным видом следующей стадии. Этот процесс и составляет сукцессию. Она происходит до тех пор, пока все концентрации окружающей среды не достигнут значений, благоприятных для климаксовых видов, в которых эти виды приобретают наибольшую конкурентоспособность и способность поддерживать



окружающую среду в этом состоянии до следующего нарушения.

Сукцессию невозможно остановить в стационарном устойчивом состоянии какой-либо ее стадии, подобно тому как невозможно остановить развитие эмбриона. С помощью внешних возмущений возможно лишь торможение сукцессионного процесса. Существует пороговая величина возмущения, выше которой торможение сукцессионного процесса сменяется его разрушением. После прекращения такого возмущения сукцессия начинается с начальной стадии.

Климаксовые виды могут поддерживать генетическую устойчивость ремонтных видов, удаляя из популяции распадных особей видов с искаженной генетической программой, утративших необходимый уровень конкурентоспособности. Это эквивалентно существованию своего рода "искусственного" отбора ремонтных видов, проводимых видами климаксового сообщества. Такой отбор позволяет практически выключить внутривидовое конкурентное взаимодействие между особями ремонтного вида и поддерживать существование этого вида в форме изолированных особей, контактирующих только с климаксовыми видами и не образующих собственную популяцию в климаксовом состоянии. Ремонтный вид, однако, обязательно образует популяцию в соответствующей стадии сукцессионного процесса. В этом случае прямое внутривидовое конкурентное взаимодействие особей ремонтного вида дополнительно поддерживает его генетическую устойчивость за счет стабилизирующего отбора особей в популяции.

В отсутствие периодических возвращений к климаксовому состоянию теряется информация о выделенной, оптимальной для климаксовых видов окружающей среде, поддерживаемой климаксовыми видами, и о последовательных стадиях сукцессионного приближения к этой среде. После потери такой информации и сохранении только необходимых для жизни человека ремонтных видов определенной стадии или их искусственных генетических модификаций необратимо разрушается способность жизни к биотической регуляции окружающей среды. Окружающая среда теряет при этом устойчивость в глобальных масштабах.

## 5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при действии биотической регуляции окружающей среды жизнь – это не совокупность произвольных видов, приспособляющихся к произвольным условиям окружающей среды, а механизм управления окружающей средой, основанный на отобранных в процессе эволюции видах, содержащих необходимую для управления средой генетическую информацию.

Общее количество организмов биосферы, в основном одноклеточных, имеет порядок  $10^{28}$ . Биотическая регуляция окружающей среды основана на функционировании десятков живых организмов на каждом квадратном микрометре земной поверхности. Каждая клетка этих организмов перерабатывает потоки информации об окружающей среде в количестве, сравнимом с потоками информации в современных персональных компьютерах (Горшков, 1995). Невозможно заменить работу  $10^{28}$  организмов биоты или улучшить биотическую регуляцию никакими техническими средствами.

Величина биотической регуляции достаточна для компенсации современных антропогенных возмущений при условии восстановления естественной биоты на больших территориях. Возможность выживания человечества состоит в восстановлении естественной биоты на большей части территории планеты в масштабах, достаточных для сохранения ее способности к регуляции окружающей среды в глобальных масштабах. Главной экологической задачей человечества должно считаться не сокращение антропогенных загрязняющих выбросов, а сохранение естественной биоты Земли. Это сохранение должно сопровождаться полным прекращением дальнейшего освоения естественной биоты, в частности биоты открытого океана, и восстановлением естественной биоты на значительной освоенной части суши.

## Приложение

### ФИЗИЧЕСКИ И БИОТИЧЕСКИ УСТОЙЧИВЫЕ КЛИМАТЫ ЗЕМЛИ

Тепловой баланс земной поверхности определяется уравнением

$$c \frac{\partial T}{\partial t} = \frac{I}{4}(1-A) - \sigma T^4(1-\alpha) = \frac{I}{4}a - \sigma T^4 b \equiv -\frac{\partial U}{\partial T}, \quad a = 1-A, \quad b = 1-\alpha, \quad (1)$$

где  $T = \tau + 273^\circ\text{C}$  – абсолютная температура в градусах Кельвина,  $\tau$  – температура в градусах Цельсия,  $I$  – солнечная постоянная,  $A$  – альbedo,  $\alpha$  – коэффициент парникового эффекта,  $\sigma$  – постоянная Стефана-Больцмана,  $c$  – средняя глобальная плотность теплоемкости на единицу площади земной поверхности,  $cT$  – тепловая энергия единицы площади земной поверхности,  $t$  – время; принято, что  $dc/dt \approx 0$ ; коэффициенты  $a$  и  $b$  в общем случае зависят от температуры  $T$  (см. таблицу). Правая часть (1) может рассматриваться как сила, равная по определению отрицательному градиенту потенциальной функции  $U$  (функции Ляпунова) по температуре  $T$ .



Функцию  $U$  получаем интегрированием уравнения (1). Постоянную интегрирования фиксируем условием обращения минимального значения  $U$  в ноль. В области, где коэффициенты  $a$  и  $b$  являются постоянными, имеем

$$U = \frac{I}{4} a T \left[ x \left( \frac{x^4}{5} - 1 \right) + \frac{4}{5} \right], \quad x \equiv \frac{T}{T_0}; \quad (2)$$

$$T_0 = \left( \frac{aI}{4\sigma b} \right)^{1/4}, \quad \sigma = 5.75 \times 10^{-8} \text{ Вт}/(\text{м}^2 \text{ К}^4),$$

где  $T_0$  – равновесная стационарная температура, возникающая при  $\partial T/\partial t = \partial U/\partial T = 0$ . Устойчивым стационарным состоянием соответствует неравенство  $\partial^2 U/\partial T^2 > 0$ . Все состояния в области постоянных, не зависящих от температуры коэффициентов  $a$  и  $b$ , являются устойчивыми.

Состояния полного оледенения (1) и полного испарения океанов (3) (см. рисунок) соответствуют твердому и газообразному состояниям воды (см. таблицу), в которых альbedo и парниковый эффект мало меняются с изменением температуры, и коэффициенты  $a$  и  $b$  в (1) и (2) можно считать постоянными. Современное состояние климата, расположенное в области температур жидкой фазы воды, соответствует физически изменяющимся с температурой коэффициентам  $a$  и  $b$  в пределах точности современных данных (North et al., 1981; Горшков, 1995) не является физически устойчивым по отношению к переходу в состояния 1 или 3 (см. рисунок, *штриховая линия*). Устойчивость современного климата может обеспечиваться биотической регуляцией окружающей среды, в результате которой, несмотря на наблюдаемые широтные изменения коэффициентов  $a$  и  $b$  с температурой (North et al., 1981), их среднглобальные значения, по-видимому, поддерживаются практически постоянными, и возникает соответствующая устойчивая потенциальная яма, отделенная от состояний 1 и 3 потенциальными барьерами (см. рисунок, *сплошная линия*). Переходы между состояниями возможны вблизи точек пересечения соответствующих потенциальных кривых,

которые приближенно определяют максимумы барьеров.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Будыко М.И., Ронов А.Б., Яншин А.Л. История атмосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 207 с.
- Горшков В.В. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров // Докл. РАН. 1993. Т. 333. С. 811–813.
- Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. 470 с.
- Горшков В.Г., Макарьева А.М. Зависимость гетерогенности от массы тела у млекопитающих // Докл. РАН. 1997. Т. 355. С. 418–421.
- Львович М.И. Мировые водные ресурсы и их будущее. М.: Мысль, 1974. 375 с.
- Ayala F.J., Fitch W.M. Genetics and the origin of species: An introduction // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 7691–7697.
- Bergeron Y., Frisque J. (eds.). Workshop Abstracts of Second International workshop on disturbance dynamics in Boreal Forests. Rouyn-Noranda, Quebec, Canada. August 1996. Universite du Quebec, 1996.
- Chen C.-T.A., Gong G.-C., Wang S.-I., Bychkov A.S. Redfield ratios and regeneration rates of particulate matter in the Sea of Japan as a model of closed system // Geophys. Res. Lett. 1996. V. 23. P. 1785–1788.
- Degens E.T., Kempe S., Spitz A. Carbondioxide: a biogeochemical portrait // O. Hutziger (ed.). The Handbook of Environmental Chemistry. 1. Berlin: Springer-Verlag, 1984. P. 127–215.
- Hayes J.M. The earliest memories of life on Earth // Nature. 1996. V. 384. P. 21–22.
- Jackson J.B.C. Constancy and change of life in the sea // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1994. B. 344. P. 55–60.
- Lorius C., Oeschger H. Paleo-perspectives: Reducing uncertainties in global change? // Ambio. 1994. V. 23. P. 30–36.
- Lovelock J.E. Gaia. A new look at life on Earth. New York: Oxford Univ. Press, 1982. 157 p.
- Mitchell J. The “greenhouse” effect and climate change // Rev. Geophys. 1989. V. 27. P. 115–139.
- North G.H., Cahalan R.F., Cooklev J.A. Energy balance climate models // Rev. Geophys. and Space Physics. 1981. V. 19. P. 91–121.
- Redfield A. The biological control of chemical factors in the environment // Amer. Nat. 1958. V. 46. P. 205–221.

*Проблема, освещенная в статье В.Г. Горшкова и др., представляет интерес как для специалистов в области охраны среды и наук о Земле, так и для биологов. Редколлегия считает необходимым опубликовать в связи с важностью данной проблемы и мнение биолога – рецензента статьи.*

*Редколлегия*