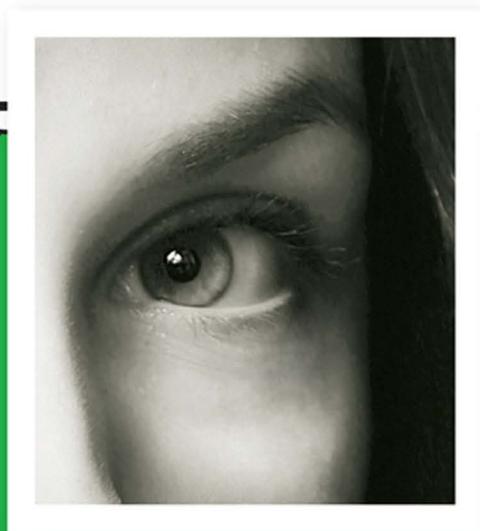


БИОЛОГИЯ

Н. М. Лабутова, Т. А. Банкина

ОСНОВЫ БИОГЕОХИМИИ



УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Н. М. ЛАБУТОВА, Т. А. БАНКИНА

ОСНОВЫ БИОГЕОХИМИИ

Учебное пособие



ББК 28.080.3

Л12

Рецензенты: д-р геол.-минерал. наук *О. В. Франк-Каменецкая* (СПбГУ);
канд. биол. наук *Г. А. Ахтемова* (ГНУ ВНИИСХМ)

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета биолого-почвенного факультета
С.-Петербургского государственного университета*

Лабутова Н. М., Банкина Т. А.

Л12 Основы биогеохимии: учеб. пособие. — СПб.: Изд-во
С.-Петерб. ун-та, 2013. — 240 с.
ISBN 978-5-288-05457-0

В учебном пособии излагается современное представление о биогеохимической организации биосферы и разнообразии организмов, которые ее населяют. Рассматриваются жизненные типы, характеризующиеся различными способами трансформации энергии, а также потоки и круговорот веществ и энергии. Приводятся подробные сведения о глобальных биогеохимических циклах элементов, которые лежат в основе функционирования биосферы.

Пособие предназначено студентам биолого-почвенного факультета С.-Петербургского государственного университета, изучающим биогеохимию, биохимию почвенных процессов и экологические функции биоты различных экосистем.

ББК 28.080.3

Учебное издание

Наталья Марковна Лабутова, Татьяна Александровна Банкина

Основы биогеохимии

Учебное пособие

Редактор *И. В. Пылило*

Компьютерная верстка *А. М. Вейшторт*

Подписано в печать 26.09.2013. Формат 60 × 84¹/₁₆. Печать офсетная.

Бумага офсетная. Усл. печ. л. 13,95. Тираж 130 экз. Заказ № 183

Издательство Санкт-Петербургского университета.

199004, С.-Петербург, В.О., 6-я линия, 11/21.

Тел./факс (812)328-44-22 E-mail: editor@unipress.ru www.unipress.ru

Типография Издательства СПбГУ. 199061, С.-Петербург, Средний пр., 41.

© Н. М. Лабутова, Т. А. Банкина, 2013

© С.-Петербургский государственный университет, 2013

ISBN 978-5-288-05457-0

ВВЕДЕНИЕ

Жизнь на планете Земля сосредоточена в особой оболочке — биосфере. В. И. Вернадский дал следующее определение биосферы: «...Биосферу определяют как область жизни, однако более точно ее можно определить как оболочку, в которой могут происходить изменения, вызванные приходящим солнечным излучением. Вещество, составляющее биосферу, неоднородно, и мы различаем косное и живое вещество». В современной формулировке, биосфера — это часть земной оболочки, переработанная космическими излучениями, природой, человеком и приспособленная к жизни.

Специфика биосферы состоит в том, что в ней постоянно происходит обусловленный деятельностью организмов круговорот элементов. Многие десятки и сотни тысяч химических реакций совершаются живыми организмами в земной оболочке биосферы. При этом все реакции представляют собой единую систему биохимического взаимодействия, благодаря которой жизнь самосохраняется и самовоспроизводится в условиях внешней среды. В результате, организм и среда — настолько взаимозависимые явления в биосфере, что невозможно рассматривать отдельно эволюцию жизни и эволюцию среды. Это единая система, в которой организмы изменяются под действием факторов среды, а среда трансформируется под воздействием живых существ.

Процессы взаимодействия живых организмов и окружающей среды изучает биогеохимия — интегрированная наука об элементном составе живого вещества и роли живых организмов в миграции, трансформации и концентрировании химических элементов и их соединений в биосфере.

Биогеохимия представляет собой междисциплинарную науку, возникшую в XX в. в пограничной между биологией, геологией и хи-

мией области. Биогеохимия зародилась и развивалась под влиянием основополагающих трудов В. И. Вернадского, который ввел в науку представление о живом веществе и показал его роль в планетарных геохимических процессах.

Основная проблема современной биогеохимии — изучение геохимических циклов биогенных элементов и построение их количественных моделей. Помимо этого, в задачи науки входит биогеохимическое районирование поверхности Земли, а также выяснение роли живых организмов в образовании, эволюции и разрушении месторождений полезных ископаемых. Важный аспект биогеохимии — изучение влияния деятельности человека на биогеохимические циклы, прогноз развития биосферы. Увеличивающееся антропогенное влияние на окружающую среду на локальном, региональном и глобальном уровнях требует понимания механизмов, определяющих устойчивость биосферы и ее основных процессов — универсальных биогеохимических циклов.

Возникновением биогеохимии можно считать работы французского химика Антуана Лавуазье (1743–1794), впервые доказавшего, что растения поглощают из воздуха углекислый газ, который в процессе минерализации растительных остатков выделяется обратно в атмосферу. В своем трактате «Круговорот элементов на поверхности земного шара» А. Лавуазье обосновал циклический обмен элементов между тремя царствами природы: минеральным, растительным и животным. Это был первый научный труд по биогеохимии.

Ж. Дюма (1800–1884) и Ж. Буссенго (1802–1887) в своих работах окончательно сформулировали идею циклического круговорота газов в системе живые организмы–почва–атмосфера.

Следующим этапом в развитии представлений о биогеохимических циклах элементов на суше были исследования немецкого химика Ю. Либиха (1802–1887). Он показал, что растения поглощают одни элементы из воздуха, а другие из почвы. Либих разработал методики определения химического состава почв и растений и заложил основы теории минерального питания растительных организмов. Он также показал, что растения избирательно поглощают элементы из почвы. Это было началом изучения циклической миграции элементов в системе почва–растения–почва, получившей в дальнейшем название биологического круговорота — ключевого звена всех биогеохимических циклов. Работы Либиха дали человечеству

инструмент (методики) для экспериментального изучения биогеохимических циклов большинства химических элементов.

В конце XIX в. профессор Петербургского университета В. В. Докучаев создал новую науку — почвоведение. Формирование почвы рассматривалось как интеграл многих факторов: геологических пород, растений, животных, климата, рельефа, грунтовых вод, физического и химического выветривания. В. В. Докучаев показал неразрывное единство живых организмов с другими компонентами природной среды, невозможность существования природных систем без биоты. Почва в работах ученого рассматривается как биокосное тело — природное единство живого и косного (неживого).

В 1924 г. в США Ф. Кларк выпустил книгу «The Date of Geochemistry», в которой обосновал закономерность распределения химических элементов в земной коре и их среднее содержание.

В 1926 г. вышла книга русского ученого В. И. Вернадского (1863–1945) «Биосфера», где четко сформулирована идея направленного воздействия организмов на неживую природу, утверждается ключевая роль биоты Земли в создании биогеохимических круговоротов и биосферы.

В 1928 г. В. И. Вернадский создал биогеохимическую лабораторию при Московском университете, где была осуществлена количественная оценка живого вещества планеты и результатов его деятельности. Полученные в лаборатории данные о динамике массы живого вещества, содержании химических элементов стали фундаментом для создания науки биогеохимии. Изучая миграцию химических элементов, формы минералов, историю их происхождения, присутствие минералов в различных породах, ученый сформулировал идею о взаимосвязях и взаимовлиянии всех природных процессов и о ключевой роли биоты Земли в формировании биогеохимических циклов. Эти положения В. И. Вернадский изложил в книге «Биогеохимические очерки», которая вышла в 1939 году.

Выдающиеся обобщения ученого долгое время не получали должного понимания и развития ни в геологии, ни в биологии и вызывали возражения и дискуссии вплоть до середины XX в. В настоящее время учение В. И. Вернадского о биосфере считается общепризнанным и широко обсуждается в трудах ученых-биологов. Однако биологи, в основном, рассматривают не эволюцию биосферы в целом, а лишь эволюцию органических форм жизни. Хотя концепция

Вернадского лежит в основе экологии, задача которой состоит в изучении взаимодействия организмов с окружающей средой, современная экология занимается в большей степени влиянием внешних условий на жизнедеятельность живых существ. Исследования влияния организмов на физико-химические свойства почвы, атмосферы и гидросферы, как правило, не являются предметом экологии. Видимо поэтому учению В. И. Вернадского о биосфере, созданной и организованной живым веществом, лучше соответствуют представления, сложившиеся в системе почвенно-агрохимических наук. Не случайно на развитие теории Вернадского большое влияние оказали работы В. В. Докучаева, рассматривавшего почву как естественно-историческое тело. На современном этапе почвоведение и агрохимия изучают механизмы взаимодействия организмов и окружающей среды: влияние растений, микроорганизмов, животных на свойства почвы, почвообразующие породы, химический состав гидросферы и атмосферы. В сферу задач этих наук входит исследование действия особых физико-химических и биохимических свойств почвы, состава почвенных растворов и воздуха на продуктивность растений. Почвоведение и агрохимия изучают интенсивность и направленность микробиологических процессов, а также деятельность обитающих в почве и на почве животных. Вот почему наиболее близкое идеям В. И. Вернадского понятие о биосфере как оболочке Земли, «состав, структура и энергетика которой в существенных чертах обусловлены прошлой или современной деятельностью организмов», предложено почвоведом В. А. Ковдой и А. Н. Тюрюкановым. Среди последователей Вернадского можно назвать целую плеяду выдающихся почвоведов и агрохимиков. Так, на основе учения о биосфере Б. Б. Полынов создал науку о ландшафтах. А. И. Перельман своими исследованиями внес большой вклад в расширение представлений о геохимии биосферы. В. А. Ковда особое внимание уделил миграции и трансформации элементов в почвах, а Б. Г. Розанов подробно изучил биогеохимию кремния. В. В. Добровольский показал, что наземные биогеохимические процессы играют важнейшую роль в динамической устойчивости биосферы. Основываясь на принципах биогеохимии Вернадского, М. А. Глазовская разработала биогеохимию техногенеза.

Глава 1. БИОСФЕРА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ ОРГАНИЗМОВ ЗЕМЛИ

1.1. ПОНЯТИЕ БИОСФЕРЫ, ЕЕ СТРОЕНИЕ

Биосфера — совокупность частей земной оболочки (лито-, гидро- и атмосферы), которая заселена живыми организмами, находится под их воздействием и занята продуктами их жизнедеятельности. Это активная оболочка Земли, в которой совокупная деятельность живых организмов проявляется как геохимическая сила планетарного масштаба.

Термин и понятие «биосфера» включает в себя как живые организмы (живое вещество), так и среду их обитания. При этом организмы, сложено взаимодействуя друг с другом, составляют органичную, единую, целостную и динамичную систему, также системно объединенную в единое целое с абиотическими сферами — атмосферой, литосферой и гидросферой, их веществом и пространством.

Биосфера представляет собой одну из геологических оболочек Земли, или геосфер. Помимо биосферы, среди геосфер выделяют литосферу — твердую наружную оболочку Земли, состоящую из осадочных пород и расположенных под ними гранитов и базальтов; гидросферу, включающую в себя все океаны, моря, озера и реки; атмосферу — газовую оболочку Земли (рис. 1.1). В отличие от вышперечисленных оболочек, биосфера не занимает обособленного положения, а располагается в пределах других геосфер. Эта оболочка охватывает часть атмосферы (тропосферу) до высоты озонового экрана (20–25 км), часть литосферы, особенно кору выветривания, и всю гидросферу. Нижняя граница биосферы опускается в среднем на 2–3 км под поверхность суши и на 1–2 км под дно океана, охва-

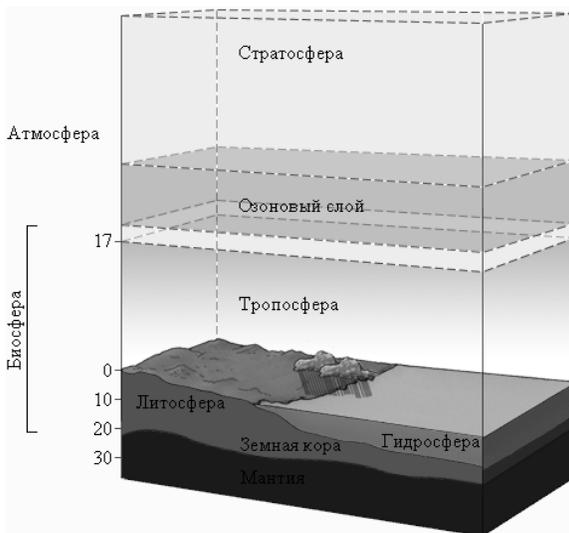


Рис. 1.1. Строение биосферы.
По вертикали — расстояние в км.

тывая гидросферу, тропосферу и верхнюю часть земной коры — ее поверхностный и почвенный слои. Нижний предел жизни на Земле (до глубины 3 км) ограничен высокой температурой земных недр, верхний предел (20 км) — жестким излучением ультрафиолетовых лучей (все, что находится на высоте ниже 20 км, защищено от губительного излучения двадцатикилометровым озоновым слоем). Наибольшая концентрация биомассы наблюдается у поверхности суши и океана, в местах соприкосновения оболочек; на границах биосферы можно найти, в основном, лишь микроорганизмы (обычно в виде спор).

Биосфера — самая крупная экосистема земного шара, которая делится на подсистемы более низкого иерархического уровня: экосистемы суши, океана, верхнего слоя литосферы и нижнего слоя атмосферы.

Элементарной единицей биосферы выступает биогеоценоз — однородный участок земной поверхности с определенным составом живых организмов (биоценоз) и абиотических компонентов (приземный слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.), объ-

единенных обменом веществ и энергией в единый природный комплекс. Совокупность биогеоценозов образует биогеоценотический покров Земли, т.е. всю биосферу. В зарубежной, особенно англоязычной, литературе в значении биогеоценоза чаще используется термин «экосистема», хотя последний более многозначен и употребляется также по отношению к искусственным комплексам организмов и абиотических компонентов.

Понятие о биосфере как особой, охваченной жизнью, оболочке Земли восходит к французскому биологу Ж. П. Ламарку (1744–1829). Сам термин «биосфера» впервые ввел в науку австрийский ученый Эдуард Зюсс в 1875 г. Заслуга создания целостного учения о биосфере принадлежит русскому ученому В. И. Вернадскому.

1.2. БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ИХ ЦИКЛИЧНОСТЬ

Изучая историю минералов земной коры, Вернадский установил, что биосфера не просто среда обитания живых организмов, а в значительной степени созданная и организованная жизнью оболочка Земли. Ученый в своих работах показал, что важнейшей особенностью биосферы является жизнь, представленная на континентах на 99% зелеными растениями — гигантским аккумулятором солнечной энергии. Земные растения создают органические вещества с большим запасом энергии. Эту энергию живые организмы удерживают в трофических цепях и сетях. В процессе размножения живые организмы распространяются на большие территории и переносят вместе с собой энергию, полученную от Солнца. Используя солнечную энергию, обитатели биосферы в течение своей жизнедеятельности осуществляют огромное количество биохимических процессов, чрезвычайно многообразных в формах проявления. Действие этих процессов прослеживается на протяжении всей геологической истории Земли. В ходе развития планеты под воздействием организмов необратимо менялись условия внешней среды в сторону уменьшения влажности воздуха, насыщения его углекислым газом и повышения содержания кислорода. В результате изменения внешней среды менялись формы организмов — вымирали одни и появлялись другие, более совершенные и приспособленные к новым условиям.

На основании сделанных заключений, Вернадский сформулировал центральную идею своего учения: биосфера представляет собой систему обмена веществом и энергией между живой и неживой материей. Для обозначения процессов обмена между абиотическими и биотическими компонентами биосферы ученый ввел термины «биогеохимические процессы» и «биогеохимические циклы».

Биогеохимические процессы — это процессы взаимодействия живых организмов и инертной материи Земли, осуществляемые не под влиянием геологических факторов, а в результате жизнедеятельности организмов.

Биогеохимические циклы — это биогеохимический круговорот веществ, обмен веществом и энергией между различными компонентами биосферы, обусловленный жизнедеятельностью организмов и носящий циклический характер.

В состав живых организмов входит не менее 60 химических элементов, главные из которых (биогенные элементы) — С, О, Н, N, S, P, K, Fe, Ca и некоторые другие. Жизнедеятельность организмов — питание, дыхание, размножение и связанные с ними процессы создания, накопления и распада веществ — обеспечивает постоянный круговорот веществ и энергии. В результате круговорота происходит миграция атомов химических элементов — их биогеохимические циклы, в ходе которых атомы большинства элементов проходят бесчисленное число раз через живое вещество. Так, например, весь кислород атмосферы оборачивается через живые организмы за 2000 лет, углекислый газ — за 200–300 лет, а вся вода биосферы — за 2 млн лет.

Энергетическим источником для биогеохимических циклов служат потоки энергии Солнца. За год до Земли доходит около 10^{24} Дж солнечной энергии; 42% из нее отражается обратно в космос, а остальное поглощается. Другим источником энергии является тепло земных недр. При этом 20% энергии переизлучается в мировое пространство в виде тепла, 10% расходуется на испарение воды с поверхности Мирового океана.

Процессы взаимодействия живых организмов с окружающей средой являются циклическими. С одной стороны, это связано с жизненными циклами организмов, которые строго ритмичны, что обусловлено постоянством астрономических явлений. Так, с суточной периодичностью связано размножение одноклеточных, с го-

довой периодичностью — большинства многоклеточных. С другой стороны, цикличность биогеохимических процессов обусловлена процессами ассимиляции и распада органических соединений. Главнейший круговорот в природе (биологический круговорот) — создание органического вещества автотрофами в процессе фотосинтеза и его минерализация почвенной биотой до простых соединений и элементов. По своей сути это циклический обмен элементами между почвой и растениями. Являясь ключевым в биосфере, биологический круговорот определяет цикличность миграции элементов в различных звеньях биогеохимического круговорота.

Циклы обмена веществом и энергией в биосфере имеют различную длительность. Так, цикл углерода исчисляется сотнями лет, кислорода — миллионами.

Следует подчеркнуть, что циклы массообмена элементами не являются полностью обратимыми, часть элементов постоянно выходит из круговорота и перестает на время активно взаимодействовать с биотой. Неполная обратимость (незамкнутость) — одно из важнейших свойств биогеохимических циклов, имеющее планетарное значение. За всю историю развития биосферы (3,5–3,8 млрд лет) доля вещества, выходящего из биосферного цикла (длительностью от десятков и сотен тысяч лет) в геологический цикл (длительностью в миллионы лет), обусловила биогенное накопление кислорода и азота в атмосфере, различных химических элементов и соединений в земной коре. Особенно показателен биогеохимический цикл углерода: ежегодно из наземных экосистем выходит («сбрасывается») в геологический цикл около 130 т углерода, что составляет всего 10–18% от запасов углерода, находящихся в обращении в современной биосфере. Вследствие неполной обратимости цикла углерода в течение фанерозоя (около 600 млн лет) в ископаемых осадках накопились огромные запасы углеродистых отложений: известняка, битума, угля, нефти и др. По этой же причине происходят незначительные природные колебания концентрации мигрирующих элементов, к которым организмы быстро адаптируются в естественных условиях. В случае избытка элемента, в определенных пределах, организмы могут вывести лишние его количества из цикла. Так, например, денитрификаторы в случае избытка нитратов в почве сбрасывают их в атмосферу в виде нитрозных газов (N_2O , NO , NO_2), стабилизируя таким образом глобальный азотный цикл.

Для того, чтобы биосфера могла существовать и происходящие в ней процессы не прекращались, биогеохимические циклы должны функционировать постоянно. Наиболее важными из них являются круговороты С, О, Н, N, S, P, Ca, K, Si. Все биогеохимические циклы в природе взаимосвязаны и составляют основу существования жизни.

Биосфера, ее биохимическая деятельность обеспечивают планетарное равновесие на Земле — равновесие состояния газов, состава природных вод, круговорота веществ. Так, кислородная атмосфера Земли когда-то была создана живыми организмами, и организмы же на протяжении миллионов лет поддерживают постоянство химического состава воздушной оболочки планеты. Например, растения поглощают столько углекислого газа, сколько его выделяют в атмосферу организмы педосферы, и выделяют столько кислорода, сколько его тратит биота почвы в процессе дыхания. Химический состав гидросферы также регулируется жизнью. Реки ежегодно вносят в океан огромные количества различных элементов: Ca, Mg, K, Na, S, P, Si и др., но солевой состав океанической воды существенно не меняется. Во-первых, морские растения и животные используют большую часть этих элементов для своей жизнедеятельности. Во-вторых, после отмирания организмы осаждаются на дно и разлагаются с высвобождением элементов или соединений. В результате избирательного поглощения этих веществ биотой на дне океанов и морей образуются большие скопления различных элементов, и состав океанических вод стабилизируется. Благодаря деятельности живых организмов сформировались почвы, плодородие которых поддерживается протекающими в биосфере биогеохимическими циклами. Биосфера играет важную роль в распределении энергетических потоков на Земле. Образование живого вещества и аккумуляция им энергии сопровождаются одновременно и диаметрально противоположными процессами — распадом органических соединений и превращением их в простые минеральные соединения: CO_2 , воду, аммиак (NH_3) с освобождением энергии. В этом и состоит сущность биологического круговорота.

Следует отметить, что постоянство химического состава биокосных систем биосферы не бывает абсолютным, так как он регулируется живыми организмами, обладающими устойчивым неравновеси-

ем. Живые системы всегда стремятся к равновесию, но никогда его не достигают, поскольку процессы ассимиляции несколько преобладают над диссимиляционными процессами. Равновесие системы — это мертвые системы.

Устойчивость биосферы обеспечивается огромным разнообразием как природных условий, так и живых организмов. Количество видов растений и животных на планете составляет более 2-х млн. Каждый вид включает миллионы и миллиарды особей, по-своему взаимодействующих с абиогенной средой. Взаимосогласованность и взаимовлияние организмов и среды являются основой существования биосферы. Все живые существа планеты обмениваются веществом и энергией со средой, к которой приспособлены и которая также приспособлена к ним. Именно эта слаженность организмов и среды организует биосферу в единое целое.

Глобальный характер хозяйственной деятельности человека приводит к качественным изменениям в естественной биогеохимической цикличности природных процессов биосферы. По ряду параметров масштабы антропогенных воздействий сопоставимы с количеством веществ, вовлеченных в нормальные биогеохимические циклы. Техногенные продукты, поступающие в биосферу, перегружают ее нормальное функционирование и выпадают частично или полностью из системы устойчивых циклов. Возникает новый тип техногенных геохимических аномалий, называемых «неоаномалиями» или «антропоаномалиями». Они формируются на нормальном биогеохимическом фоне в чрезвычайно короткие сроки и охватывают не только живое вещество, но и биокосные тела биосферы (атмосферу, почву, природные воды), проникают в глубокие горизонты земной коры. Происходит нарушение отлаженных во времени природных циклов биосферы. Для ряда элементов и соединений биогеохимические циклы становятся природно-антропогенными (циклы тяжелых металлов, азота, серы, фосфора, калия и др.). Некоторые создаваемые человеком материалы (пластмассы, детергенты и другие продукты хемосинтеза — так называемые ксенобиотики) не включаются в природные и природно-антропогенные циклы и не перерабатываются в биосфере. Меры борьбы с нарушением биогеохимических циклов связаны с природоохранной деятельностью, созданием малоотходных технологий и широкой реутилизацией продуктов промышленного и сельскохозяйственного производства.

1.3. РОЛЬ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ В МИГРАЦИИ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В БИОСФЕРЕ

Живые организмы играют ключевую роль в формировании биогеохимических циклов благодаря своим особенностям и выполняемым функциям в биосфере. Основными особенностями биоты является огромное количество свободной энергии, полученной от солнца или по трофическим цепям, и большая скорость химических реакций в связи с наличием ферментов. Живые организмы, благодаря их специфическому свойству — самовоспроизведению с изменениями (ковариантная репликация), постоянно обновляются. Поэтому организмы Земли вовлечены в эволюционный процесс, который совершенствует их и усиливает взаимодействие с абиогенной средой. Помимо этого для них характерно саморегулируемое движение (размножение) — пассивное для растений и активное для животных. Организмы стремятся заполнить собой все возможное пространство — стремление к максимальной экспансии, на что неоднократно указывал В. И. Вернадский в своих трудах.

С учетом последних достижений науки функции живых организмов в биосфере можно сгруппировать следующим образом: энергетическая, концентрационная, деструктивная, средообразующая, транспортная.

1. Выполняя энергетическую функцию, растения и фототрофные микроорганизмы осуществляют поглощение солнечной энергии при фотосинтезе. При этом поглощается CO_2 и выделяется O_2 . Происходит взаимодействие организмов с атмосферой. Энергонасыщенные органические соединения, образованные при фотосинтезе, окисляются (разлагаются) в почве микроорганизмами. В результате разложения выделяется энергия, используемая в различных биохимических процессах. Главный из них — образование гумуса, в котором консервируется энергия солнечного света. Недаром В. И. Вернадский называл гумус «консервами солнечной энергии».

2. Благодаря концентрационной функции организмы, избирательно поглощая различные элементы, могут накапливать их в значительных количествах. Существуют организмы, концентрирующие элементы в количестве, большем 10% от массы тела: диатомовые водоросли, радиолярии — концентраторы кремния; железобактерии — концентраторы железа; серобактерии — концентраторы серы

и др. В формировании карбонатных пород принимали участие разнообразные организмы, концентрирующие из среды кальций: фораминиферы, моллюски, кораллы, иглокожие и др.

3. Деструктивная функция живого вещества в биосфере выражается, во-первых, в разрушении абиогенного вещества и вовлечении в биологический круговорот продуктов разложения, во-вторых — в разложении органического вещества до простых неорганических соединений: углекислого газа, воды, сероводорода, метана, аммиака, нитратов и т.д. Разложение отмершей органики осуществляют в основном грибы и бактерии. Химическое разложение различных минералов под действием живого вещества происходит в биосфере в огромных масштабах. Цианобактерии, зубактерии, археи, грибы, лишайники, высшие растения, водоросли воздействуют на горные породы как неорганическими кислотами: угольной, серной, азотной, так и органическими: уксусной, щавелевой, лимонной, яблочной и др., а также щелочами, хелатами и другими реакционноспособными органическими эксудатами. В настоящее время в биосфере происходит химическое разложение минералов осадочных пород, таких как каолин, серпентин, нефелин, мусковит, биотит, и многих других. Разлагая минералы, организмы избирательно извлекают из них и вовлекают в биологический круговорот кальций, магний, калий, натрий, фосфор, серу, кремний, а также многие микроэлементы.

4. В результате средообразующей функции живых организмов происходит преобразование физико-химических параметров среды. Так, механическое воздействие организмов на почву (рыхление, крошение) увеличивает ее воздухо- и водопроницаемость. Выделение слизи и других органических соединений способствует структурированию почвы. Организмы в значительной степени могут изменять восстановительную способность окружающей среды. Выделение кислорода фотоавтотрофами создает окислительную среду в атмосфере, в поверхностных водах гидросферы, илах на шельфе. При разложении органических осадков в анаэробных условиях создается резко восстановительная среда. Опад злаковых и бобовых растений при разложении продуцирует много щелочных и щелочноземельных элементов, в результате чего почва подщелачивается. При разложении биомассы отмершей хвои, мхов, плаунов, лишайников создается кислая реакция почвенной среды. Поглощение CO_2 фитопланктоном Океана в поверхностных водах приводит к уменьше-

нию парциального давления углекислого газа и увеличению рН до 9–10. Напротив, при разложении органического вещества на глубине в анаэробных условиях происходит увеличение парциального давления углекислого газа вследствие дыхания организмов, что обуславливает снижение рН водной среды. Продукты метаболизма растений оказывают сильное воздействие на окружающую среду. Ежегодно в атмосферу Земли с растительного покрова суши поступает 175 млн т летучих углеводородов, терпеноидов, в том числе эфирных масел. Корни растений выделяют значительное количество сахаров, аминокислот, витаминов, алкалоидов, гликозидов, минеральных веществ, фитогормонов, изменяя химические и физические свойства почвы и действуя определенным образом на ее обитателей, прежде всего на микрофлору. Все корневые системы растений обладают способностью растворять белковые и минеральные вещества, вовлекая образующиеся продукты в биогеохимические круговороты.

5. Выполняя транспортную функцию, живые организмы могут осуществлять перенос веществ против силы тяжести снизу вверх и в горизонтальном направлении. Растения поднимают воду и питательные вещества иногда на высоту 60–80 метров, рыбы переносят огромные количества фосфора и кальция в своей биомассе, поднимаясь на нерест вверх по рекам. Птицы, питаясь морской рыбой, возвращают на сушу с биомассой большое количество Са, Mg, P и других элементов. Огромные массы органических и минеральных веществ перемещаются при перелетах птиц и насекомых, миграциях животных. Масса животных и микроорганизмов, вместе взятых, не превышает 1% от общей биомассы Земли, поэтому именно растения определяют масштабы биогеохимической миграции элементов.

Разнообразные функции живого вещества позволяют ему проводить грандиозную геологическую работу, формировать облик биосферы, активно участвовать во всех ее процессах.

1.4. БИОМАССА И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ БИОСФЕРЫ

Основная биомасса организмов сосредоточена на Суше, которая составляет всего 29% поверхности Земли. Масса живого вещества континентов в 800 раз превышает биомассу Мирового Океана (табл. 1.1).

Биомасса и продуктивность живых организмов Суши и Океана являются очень важными показателями, так как дают представление не только о запасах энергии различных экосистем биосферы, но и о биогеохимической работе живого вещества на планете. Так, на поверхности континентов растения резко преобладают по своей массе над животными: масса животных и микроорганизмов, вместе взятых, не превышает 1% от массы растительности. Поэтому именно растения определяют масштаб биологической миграции химических элементов на континентах. Напротив, в Океане свыше 90% биомассы приходится на долю животных, которые преимущественно и совершают миграционные процессы.

Таблица 1.1. Биомасса организмов Земли

Среда	Группы организмов	Масса, т	Доля, %
Континенты	Зеленые растения	$2,4 \cdot 10^{12}$	99,2
	Животные и микроорганизмы	$0,2 \cdot 10^{12}$	0,8
	Итого	$2,42 \cdot 10^{12}$	100,0
Океаны	Зеленые растения	$0,0002 \cdot 10^{12}$	6,3
	Животные и микроорганизмы	$0,0030 \cdot 10^{12}$	93,7
	Итого	$0,0032 \cdot 10^{12}$	100,0
Всего		$2,4232 \cdot 10^{12}$	

По сравнению с массой геологических оболочек Земли масса живого вещества ($2,4 \cdot 10^{12}$ т) представляет ничтожную величину в масштабе земного шара (табл. 1.2).

Таблица 1.2. Соотношение массы оболочек Земли и массы живого вещества биосферы

Оболочки Земли	Масса оболочек, т	Отношение массы оболочек к массе живого вещества
Атмосфера	$5,1 \cdot 10^{15}$	2146
Гидросфера	$1,5 \cdot 10^{18}$	602500
Земная кора	$2,8 \cdot 10^{19}$	1670000

Таким образом, все живое вещество Земли составляет приблизительно $1/10^6$ часть массы земной коры. Однако по активному воздействию на окружающую среду оно занимает особое место, и поэтому биосфера качественно отличается от других оболочек земного шара.

1.5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗОВАННОСТЬ БИОСФЕРЫ

Во всем многообразии живого можно выделить разные уровни организации. Основные из них: молекулярно-генетический, популяционно-видовой и биогеоценотический (экосистемный).

Молекулярно-генетический уровень. Основной структурой на молекулярно-генетическом уровне является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) — носитель наследственной информации. ДНК представляет собой полимерную молекулу, в состав которой входят четыре азотистых основания: пуриновые — аденин (А) и гуанин (Г); пиримидиновые — тимин (Т) и цитозин (Ц). Каждое из них соединяется с одной молекулой сахара дезоксирибозы и с остатками фосфорной кислоты, образуя дезоксирибонуклеотиды — мономеры ДНК. В свою очередь, мономеры соединяются друг с другом и образуют две полинуклеотидные нити. Они закручены одна вокруг другой и вокруг общей оси. Нити удерживаются вместе водородными связями между основаниями. При этом строго соблюдается принцип комплементарности: аденин образует связь с цитозином (А–Ц), а гуанин с тимином (Г–Т). В результате, полинуклеотидные нити комплементарны друг другу, но не идентичны. ДНК дифференцирована по длине на триплеты азотистых оснований, которые отличаются друг от друга последовательностью А, Г, Т, Ц. Последовательность азотистых оснований в определенном количестве триплетов содержит генетическую информацию и представляет собой ген.

Комплементарность двух цепей ДНК приводит к очень простому механизму репликации генов в процессе всех клеточных делений. Две цепи ДНК разделяются, и вдоль каждой из них синтезируется новая комплементарная цепь, что дает в результате две молекулы ДНК. Достройка новых комплементарных цепей производится из нуклеотидов, которые содержатся в клетке. Таким образом, в структуре ДНК, а именно в комплементарности ее оснований, заложена возможность воспроизведения (репликации) генов, а также всей молекулы ДНК. При этом репликация ДНК, осуществляемая по принципу комплементарности и основанная на матричном копировании, сохраняет не только генетическую норму, но и отклонения от нее, т. е. мутации. А именно мутации лежат в основе процесса эволюции.

Онтогенетический уровень. Жизнь в биосфере всегда представлена в виде индивидуумов (особей). Одноклеточная и многоклеточная особи обладают системной организацией и выступают как единое целое. Индивидуум — элементарная неделимая единица жизни на Земле. Разделить особь на части без потери индивидуальности невозможно. На онтогенетическом уровне единицей жизни служит особь с момента ее возникновения до смерти. Онтогенез — это процесс развертывания, реализации наследственной информации.

Популяционно-видовой уровень. На этом уровне организации происходит объединение особей в популяции, а популяций — в виды. Это приводит к появлению новых свойств и особенностей живых организмов, отличных от свойств жизни на молекулярно-генетическом и онтогенетическом уровнях. Элементарная структура на популяционно-видовом уровне — популяция. На основе мутаций в популяции происходит изменение ее генотипического состава.

На популяционно-видовом уровне особую роль приобретают отношения между особями внутри популяции и вида. Популяции представляют собой генетически открытые системы: особи из разных популяций иногда скрещиваются и популяции обмениваются генетической информацией. Напротив, виды в природных условиях являются генетически закрытыми системами, так как скрещивание особей разных видов в природе в подавляющем большинстве случаев не ведет к появлению плодовитого потомства. Все это приводит к тому, что популяции оказываются элементарными единицами, а виды — качественными этапами процесса эволюции.

Популяции и виды всегда существуют в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты. Такой средой являются биогеоценозы — элементарные единицы следующего уровня организации жизни на Земле.

Биогеоценотический (экосистемный) уровень. Популяции разных видов всегда образуют в биосфере Земли сложные сообщества — биоценозы. Биоценоз — совокупность растений, животных, грибов и микроорганизмов, населяющих участок суши или водоема и находящихся в определенных отношениях между собой. Биоценозы вместе с занимаемыми ими конкретными участками земной поверхности и прилегающей атмосферой называются экосистемой или биогеоценозом.

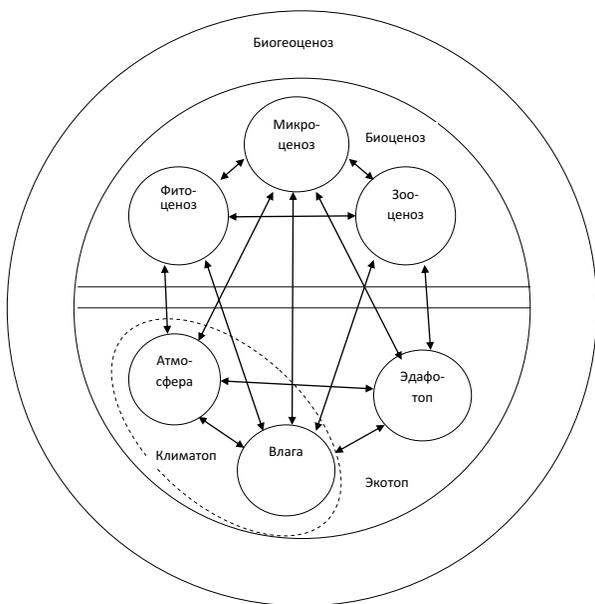


Рис. 1.2. Схема биогеоценоза.

Биогеоценоз состоит из ряда компонентов, взаимообуславливающих существование друг друга (рис. 1.2):

1) сообщество растительных организмов-продуцентов (фитоценоз);

2) биокомплекс животных организмов (беспозвоночных и позвоночных), обитающих в почве и надпочвенной среде (зооценоз);

3) микроорганизмы (бактерии, грибы, актиномицеты, простейшие и т. д.), живущие в почве, в воздушной и водной среде (микроценоз);

4) почвенный покров с подпочвенными слоями материковой породы и почвенно-грунтовыми водами (эдафотоп);

5) атмосфера, содержащая биогенные газы (кислород и углекислый газ), атмосферную влагу;

6) освещенность, температура, осадки и т. п. (климатоп).

Комплекс живых и косных компонентов в экосистемах связан единством и однородностью территории, общим потоком энергии, обменом и круговоротом биогенных химических элементов,

сезонными изменениями климатических условий, трофическими отношениями, численностью и взаимной приспособленностью фототрофных и гетеротрофных организмов. Два компонента биогеоценоза — эдафотоп и климатоп — также взаимодействуют друг с другом и образуют систему, называемую экотоп. Все перечисленные компоненты любого биогеоценоза связаны между собой.

Каждый природный биогеоценоз представляет собой саморегулирующуюся систему, которая сложилась в результате многих тысяч и миллионов лет эволюции и обладает способностью трансформировать вещество и энергию в соответствии со своей структурой и динамикой. Такая система, благодаря саморегулированию, способна в значительной степени противостоять как изменениям окружающей среды, так и резким изменениям в численности тех или иных организмов. Хотя биогеоценозы являются основными единицами биосферы, их автономность относительна, так как свойства биосферы обуславливают и свойства биогеоценозов. С другой стороны, свойства биосферы определяются свойствами слагающих ее биогеоценозов.

Зона, где существует множество сходных экосистем, называется биомом. Типичным примером биома служит тропический лес. Тропические леса, находящиеся на разных континентах и характеризующиеся различным набором видов, функционируют сходно и выглядят практически одинаково. При этом любой тропический лес существенно отличается от хвойного леса.

Выделяют всего девять биомов, которые покрывают в совокупности все пространство Суши:

- 1) тропические (экваториальные) леса вечнозеленого и листопадного типов;
- 2) тропические редколесья, включая районы кустарниковой и колючковой растительности;
- 3) тропические саванны и лугопастбищную растительность;
- 4) пустыни — жаркие и холодные;
- 5) зону растительности средиземноморского типа, представляющую собой низкорослые кустарники и известную также под названием чапарраль;
- 6) леса умеренного пояса;
- 7) лугопастбищные районы умеренного пояса, включая прерии и степи;

8) бореальные леса (на севере умеренного пояса);

9) тундру.

Функциональными единицами биогеоценозов являются пищевые цепи и сети. Пищевая цепь — это ряд организмов, связанных между собой односторонне направленной передачей энергии от ее источника — автотрофов к потребителю — гетеротрофам. Звенья пищевой цепи, составленные сходными по типу питания организмами, называются трофическими уровнями.

Первый трофический уровень занимают автотрофные организмы, главным образом зеленые растения (продуценты). Второй — составлен растительноядными животными — фитофагами (первичные консументы, или консументы 1-го порядка). Третий — представляют первичные хищники, поедающие травоядных животных — зоофаги (вторичные консументы, или консументы 2-го порядка). Четвертый трофический уровень составляют вторичные хищники, поедающие первичных хищников (третичные консументы, или консументы 3-го порядка).

Энергетическим материалом для функционирования трофического уровня служит биомасса организмов предыдущего трофического уровня или продукты деструкции отмерших остатков. Каждый трофический уровень представляет собой открытую систему. При переходе на следующий трофический уровень часть энергии теряется: превращается в тепло или расходуется на дыхание. Поэтому продукция организмов каждого последующего трофического уровня всегда меньше продукции предыдущего в среднем в 10 раз.

Глава 2. РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ В БИОСФЕРЕ

Многообразие форм жизни в биосфере пока не позволяет выработать единую систему живого мира. Такое положение сохраняется еще и потому, что развитие биологических наук на рубеже XX–XXI вв. дает огромное количество новой информации о строении, функционировании и эволюции обитателей Земли.

Поворотом в представлении о многообразии живого мира стало открытие в 70-х годах XX в. двух типов клеточной организации — прокариотного и эукариотного.

Прокариотная клетка отличается тем, что имеет одну внутреннюю полость, которую образует элементарная клеточная или цитоплазматическая мембрана (ЦПМ). Ядерная ДНК у прокариот не отделена мембраной от цитоплазмы. В цитоплазме находятся специализированные структуры, но они не отделены от цитоплазмы мембранной и не образуют замкнутых полостей. Если структуры и сформированы мембраной, то она является следствием разрастания ЦПМ и тесно с нею связана.

В эукариотной клетке, в отличие от прокариотной, есть вторичные полости. Так, ядерная мембрана, отграничивающая ДНК от остальной цитоплазмы, формирует вторичную полость. Наружные мембраны хлоропластов и митохондрий играют такую же роль. Клеточные структуры, ограниченные мембранами и выполняющие определенные функции, получили название клеточных органелл. К ним относятся ядро, митохондрии, хлоропласты и др. У прокариот клеточные органеллы отсутствуют.

Таким образом, основное различие между двумя типами клеток — существование в эукариотной клетке вторичных полостей, которые сформировались с участием элементарных мембран.

Несколько позднее было установлено, что археи (археобактерии), которых относили к бактериям, имеют существенные отличия в строении генома и характеризуются многими биохимическими особенностями, отличающими их от других форм жизни.

На основании этих открытий была предложена систематика, построенная на различиях в строении клетки, генома и белков. Согласно этой системе, все живые организмы делятся на три домена (надцарства): археи, прокариоты и эукариоты.

Широкую известность имеет система Р.Х. Уиттейкера. Она основана, с одной стороны, на строении клетки (прокариоты, эукариоты), а с другой — на способах получения энергии и способах питания. Согласно этой системе, выделяют четыре царства живой природы.

1. Растения (Plantae) — фотосинтезирующие организмы-эукариоты от одноклеточных водорослей до сосудистых растений с тканевым строением тела; первичные продуценты органического вещества.

2. Животные (Animalia) — эукариотические организмы с голозойным типом питания: от одноклеточных простейших до сложных организмов с тканевым строением тела и наличием специализированных органов; потребители органических веществ на разных трофических уровнях.

3. Грибы (Mycota) — эукариотические организмы с абсорбционным типом питания, одноклеточные и мицелиальные, иногда образующие ложные ткани; главные разлагатели органического вещества.

4. Прокариоты (Procaruota) — доядерные, преимущественно одноклеточные и нитчатые микроскопические организмы. По типу питания делятся на автотрофов и гетеротрофов. Соответственно, в экологических цепях выступают в роли либо продуцентов, либо редуцентов.

Для понимания роли живых существ в биосфере более удобно пользоваться системой Уиттейкера, которая отражает не только положение организма на уровне царства, но и его функции в окружающей среде.

2.1. ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ

Растения — основные первичные продуценты, составляющие ядро наземных биогеоценозов. Биологический круговорот на Земле начинается с продукции органического вещества. На Суше он включает в себя поступление элементов из почвы и атмосферы в растения, биосинтез ими органических соединений и последующее разложение мертвых остатков микроорганизмами с возвращением элементов в почву и атмосферу. В результате биологического круговорота происходит обогащение почвы органическим веществом,

азотом, минеральными элементами питания, которые вновь поступают в растения. На суше первичную продукцию органического вещества осуществляют преимущественно высшие растения.

Биологический круговорот различается в разных природных зонах. Общая биомасса растений наиболее велика в лесной зоне, где достигает 300–400 т/га. Доля подземных органов в лесной зоне наименьшая (22–24%). Наибольшая часть органического вещества накапливается в подстилке, особенно в хвойных лесах (15–30 т/га). В тундре и пустынях биомасса растений сравнительно небольшая, с высокой пропорцией подземных органов (до 90% в пустыне). При этом количество мертвых растительных остатков максимально в тундре и почти полностью отсутствует в пустыне.

Растения выполняют очень важные функции в почвообразовании и формировании плодородия почв, протекание которых различается в разных природных зонах. Разложение мортмассы растений и образование гумуса в лесной зоне сосредоточено в подстилке. В степной зоне, где преобладают травянистые растения с хорошо развитой корневой системой, разложение происходит в почвенной толще, что приводит к образованию мощного гумусового горизонта. Помимо этого, корневые системы растений оказывают влияние на физические и химические свойства почвы, ее биологическую активность. Они изменяют структуру, создают порозность почвы, влияют на ее воздушный режим, участвуют в разложении минералов, снабжают почвенные организмы источниками органического питания. Благодаря корневым системам происходит биогенная аккумуляция и дифференциация веществ в почвенном профиле. Корневые выделения — мощный фактор развития и биохимической активности микроорганизмов в корневой зоне растений. На поверхности (в ризоплане) и вблизи (в ризосфере) корней сосредоточены микроорганизмы, осуществляющие главные звенья круговорота азота. Корнями растений питаются некоторые беспозвоночные (клещи, нематоды), на корнях развиваются грибы, образующие микоризу, с клетками корня вступают в симбиоз бактерии, осуществляющие азотфиксацию.

На долю Океана приходится около половины первичной продукции органического вещества в биосфере. Эту первичную продукцию образуют водоросли — единственные растения, населяющие Океан. Несмотря на огромную площадь Океана, формирующаяся здесь рас-

ительная биомасса примерно равна таковой на Суше. Это объясняется тем, что биосинтез возможен только в поверхностных слоях воды, куда проникает свет. Кроме того, лимитирующим фактором является доступность биогенных элементов, особенно азота и фосфора. Водоросли — очень важные первичные продуценты, с которых начинается большинство пищевых цепей, в том числе практически все морские и значительная часть пресноводных цепей. Многие микроскопические водоросли — одноклеточные, и именно они представляют собой главный компонент фитопланктона. Благодаря фотосинтезу, осуществляемому водорослями, поддерживается уровень кислорода в атмосфере. Следует учесть, что по меньшей мере половина кислорода атмосферы выделена именно водорослями.

Растения — эукариотные аэробные, фотоавтотрофные организмы. Они обычно ведут прикрепленный образ жизни. Растения обладают неограниченным ростом, расселяются при помощи зачатков. Поглощают вещества в виде растворов и газов. Их клетки содержат пластиды, запасают крахмал, имеют крупную центральную вакуоль и клеточную оболочку, содержащую целлюлозу. Количество видов растений в биосфере — более 400 тыс.

Систематика растений в последнее десятилетие неоднократно пересматривалась, в результате чего водоросли были отнесены к протистам. Ниже приводятся краткие характеристики групп, традиционно считавшихся растениями и до сих пор часто относимых к этому царству, несмотря на изменения в официальной классификации. В приводимой классификации царство растений делится на два подцарства: низшие (водоросли) и высшие растения.

Подцарство Низшие растения

Зеленые водоросли. Эта группа (3700 видов) представлена в основном мелкими водными формами — одноклеточными, многоклеточными или колониальными. У многих видов хлоропласты имеют форму мелких дисковидных телец, как и у сосудистых растений; в других случаях — они крупные, немногочисленные (иногда один на клетку). Некоторые одноклеточные виды похожи на эвглену (*Euglena*), но имеют не один, а два жгутика. Они в изобилии содержатся в планктоне. Неподвижные виды часто образуют зеленый налет на стенах, столбах и стволах деревьев. Колонии бывают в форме

пластин, полых сфер, простых или ветвистых нитей. Многие зеленые водоросли приближаются к многоклеточным организмам: у них строго определенная структура, постоянные связи между клетками, и одни клетки дифференцируются из других. Самая крупная зеленая водоросль — обитающая в море *Ulva* (морской салат). Ее светло-зеленые листовидные пластины прикрепляются к камням в приливо-отливной зоне. Некоторые виды содержат не только хлорофилл, но и другие пигменты.

Способы размножения зеленых водорослей различны. Многие виды образуют свободноплавающие клетки (зооспоры), которые после расселительного периода развиваются в вегетативное слоевище. Большинство видов формирует также половые клетки (гаметы), причем иногда наблюдается регулярное чередование спорового и полового поколений. У некоторых видов сливающиеся гаметы морфологически одинаковы, но у большинства они делятся на женские и мужские. У ряда видов гаметы вообще не образуются, а при половом процессе содержимое одной вегетативной клетки перетекает в другую по формирующейся в ходе этого процесса трубке (конъюгация).

Харовые водоросли (лучицы). Многоклеточные прямостоячие водные организмы, состоящие из центрального стержня («стебля») с узлами, от которых отходят мутовки боковых выростов. Сосудистой системы у харовых нет, но клетки их неодинаковы: некоторые клетки вытянутые и многоядерные, другие — мелкие, одноядерные. Рост верхушечный. Процесс размножения включает слияние неодинаковых гамет, которые образуются, в отличие от гамет всех прочих водорослей, внутри особых многоклеточных структур. Этот признак — главное отличие харовых от зеленых водорослей, с которыми они связаны многими особенностями и даже промежуточными формами. Недавние исследования ДНК позволили с большим основанием предположить, что харовые — предки наземных растений. У некоторых из них обнаружены такие же особенности митотического клеточного деления и строения жгутиков, как и у ряда наземных растений.

Бурые водоросли. Многоклеточные, главным образом морские организмы. Часто их можно встретить прикрепленными к камням в приливо-отливной зоне относительно холодных морей. Некоторые виды — мелковетвистые, многие — крупные, кожистые на

ощупь, внешне разделенные на части, напоминающие стебель и листья. Именно такие крупные водоросли, относящиеся к группе ламинариевых, в ряде стран собирают и используют как удобрение или как источник йода, который они поглощают из морской воды; многие виды используются в пищу, особенно на Дальнем Востоке. Некоторые бурые водоросли отрываются от субстрата и свободно плавают. По названию одного из таких родов — саргассума — названо Саргассово море. У многих видов клетки окружены слизистым чехлом. У крупных видов иногда наблюдается чередование поколений, напоминающее данный процесс у папоротников. Широко распространенный род *Fucus* размножается только гаметам, причем на клеточном уровне его жизненный цикл очень близок к типичному для цветковых растений и высших животных. Некоторые ламинариевые образуют стеблевидную часть длиной более 30 м, переходящую в листовидные структуры с воздушными пузырями, которые поддерживают их в толще воды. У всех бурых водорослей имеется кроме хлорофилла еще и особый бурый пигмент.

Красные водоросли (багрянки). К этому типу относится 2500 видов многоклеточных, преимущественно морских, форм среднего размера, особенно обильных в тропиках, где они часто растут на больших глубинах. Некоторые виды обитают в пресных водах и в сырой почве. Многие багрянки образуют тонковетвистые изящные «кустики», другие имеют вид тонких пластин с извилистыми краями. Пигменты, маскирующие зеленый цвет хлорофилла, придают слоевищам различную окраску — от бледно-розовой до коричневатой, синеватой и почти черной. Вероятно, эти пигменты способствуют фотосинтезу, поглощая тот слабый свет, который проникает на большие глубины. Клетки багрянок окружены слизистым чехлом. У некоторых видов они дифференцированы на удлинённые центральные и фотосинтезирующие наружные. Центральные клетки функционально сравнимы с проводящими элементами растений; некоторые красные водоросли, подобно сосудистым растениям, имеют верхушечный рост. И споры, и гаметы лишены жгутиков и способны лишь пассивно дрейфовать. Известно несколько типов жизненных циклов багрянок, причем некоторые из них очень сложные. Багрянки широко используются человеком. Из некоторых их видов получают углевод агар, на котором выращивают микроорганизмы в лабораториях. Сложные углеводы, добываемые из других

видов, применяются как сгустители в пищевой промышленности (например, при производстве мороженого) и в косметике. Многие багрянки считаются в Японии деликатесом.

Золотистые водоросли. Этот тип делится на три класса — диатомовые (*Bacillariophyceae*), собственно золотистые (*Chrysophyceae*) и желто-зеленые (*Xanthophyceae*) водоросли.

Желто-зеленые водоросли содержат дисковидные хлоропласты желто-зеленого цвета, который обусловлен отсутствием хлорофилла *b* и присутствием хлорофилла *c*. В оболочке этих водорослей мало целлюлозы, преобладают пектиновые вещества; в качестве запасного питательного вещества накапливается не крахмал, а липиды; у подвижных зооспор имеется два жгутика неравной длины. Именно желто-зеленые водоросли часто образуют массовые разрастания на поверхности влажной почвы.

Диатомовые водоросли имеют своеобразное строение твердой оболочки тела, которая состоит из двух половин — эпитеки и гипотеки, вкладывающихся одна в другую. Двустворчатые панцири диатомовых состоят из кремнезема. Массовые скопления створок диатомей образуют горную породу диатомит. Диатомовые водоросли имеют хлоропласты желтого или желто-бурого цвета. Среди пигментов, присутствующих в клетках этих организмов, — каротин, ксантофилл и диатомин, которые маскируют в живой клетке хлорофиллы. Запасным питательным веществом служат липиды. Размножаются диатомеи чаще всего вегетативно, путем деления клеток на две половины. После окончательного разделения, каждая дочерняя клетка достраивает недостающую створку панциря. Диатомовые водоросли способны передвигаться по субстрату благодаря плазматическому потоку в щелевидном шве панциря. Они обладают фототаксисом.

Подцарство Высшие растения

Моховидные. Мелкие растения без проводящих тканей; многие из них обладают просто устроенными «стеблями» и «листьями» (строго говоря, так можно называть органы только сосудистых видов). Представители класса листостебельных, или просто мхов (класс *Musci*), растут в самых разных условиях среды (их 14 тыс. видов). Стебель у них прямостоячий или стелящийся, а листорасположение

спиральное. Печеночники (класс Hepaticae, 8500 видов) отличаются от мхов уплощенным телом, у которого четко различимы верхняя и нижняя стороны. Они могут выглядеть, как лопастные пластины без признаков листьев или как облиственные побеги. Встречаются печеночники преимущественно в сырых местах.

Мхи, хотя и редко достигают более 10 см в высоту, широко распространены в природе. Многие их виды способны выдерживать экстремальные температуры и высыхание. Богатый видами род *Sphagnum* особенно характерен для торфяных болот. В его листьях имеются полости, накапливающие воду, в связи с чем эти растения используют как влагопоглощающий материал. Отмершие их остатки — основной компонент торфа.

Печеночники в большей степени зависят от влаги. У облиственных форм (порядок Jungermaniales) половые экземпляры внешне похожи на листостебельные мхи, однако споровое поколение устроено проще и более невзрачно на вид. Представители порядка Marchantiales выглядят, как прижатые к субстрату плоские пластины с неровным краем, хотя внутреннее строение их бывает довольно сложным. Антоцеротовые (порядок Anthocerotales) отличаются от прочих печеночников способом формирования своих половых органов (антеридиев и архегониев), строением и типом роста спорового поколения, а также присутствием в клетках одного-единственного хлоропласта. Исследования хлоропластной ДНК показывают, что все моховидные, хотя и различаются порядком расположения в ней генов, объединены друг с другом близким родством. Это весьма своеобразная группа, не связанная какими-либо переходными формами с другими отделами растений.

Псилотовидные. К этому отделу относятся всего два современных рода редко встречающихся тропических растений с прямостоячими ветвящимися стеблями, которые отходят от горизонтальной подземной части, похожей на корневище. Однако настоящих корней у псилотовидных нет. В стебле находится проводящая система, состоящая из ксилемы и флоэмы. По ксилеме движется вода с растворенными в ней солями, а флоэма служит для транспорта питательных органических веществ. Эти ткани свойственны и всем прочим сосудистым растениям. Однако у псилотовидных ни флоэма, ни ксилема не заходят в их листовидные придатки, отчего эти придатки и не считаются настоящими листьями. Формирующиеся на веточках

споры прорастают в цилиндрическое ветвистое образование, напоминающее подземный стебель родительского растения, но содержащее в лучшем случае зачатки сосудистых тканей. Этот «заросток» образует гаметы, которые сливаются в архегонии. Из образовавшийся зиготы вновь развивается прямостоячее споровое поколение.

Псилотовидные очень важны для понимания эволюции растений. Некоторые ботаники считают, что они были первыми сосудистыми растениями. Однако, судя по результатам анализа хлоропластной ДНК, псилотовидные близки к папоротникам и являются их весьма специализированной группой. Те же данные говорят о том, что наиболее примитивными среди нынешних сосудистых растений являются плауновидные, которые к тому же теснее других групп связаны на молекулярном уровне с несосудистыми моховидными.

Плауновидные. Сосудистые растения с прямостоячими (у большинства видов) или стелящимися стеблями, покрытыми мелкими листочками. Многие виды образуют споры в шишковидных структурах — стробилах. Плауны обычны в северных лесах, но широко представлены и в тропиках. Плауновидные сходны с папоротниками по жизненному циклу, но отличаются от них, во-первых, мелкими размерами листьев, в которых содержатся проводящие ткани (жилка), а во-вторых, присутствием у мужской гаметы (сперматозоида) всего двух жгутиков (у папоротниковидных их много). Последний признак сближает их с мхами и печеночниками. У многих видов спороносные листья формируются только на концах специализированных побегов, отличаются от вегетативных листьев и собраны в длинные узкие стробилы. Из спор развиваются образующие гаметы растения — заростки, обычно представляющие собой компактные подземные структуры. Обнаружено много близких к плауновидным ископаемых форм. Некоторые из них были крупными деревьями с дихотомически разветвленными стволами, покрытыми чешуевидными листочками; несколько таких видов размножались настоящими семенами.

Хвощевидные. Почти вымершая группа, представленная в современной флоре единственным родом *Equisetum* (хвощ). Его прямостоячие стебли отходят от подземных корневищ; на тех и других через определенные интервалы видны четко выраженные узлы. На корневище от узлов отходят корни, а на надземном стебле — розетки чешуевидных листьев и у многих видов — мутовки боковых ве-

точек. Эти веточки появляются не из пазух листьев, как у всех прочих сосудистых растений, а непосредственно под ними. Стебли сложной системой сосудистых тканей — зеленые, фотосинтезирующие. Они пропитаны кремнеземом и раньше использовались как наждак. Споры образуются на верхушке стебля в компактных стробилах; у некоторых видов для этого развивается особый спороносный стебель, лишенный хлорофилла. Споры прорастают в половые заростки, удивительно похожие на заростки папоротников. Некоторые из ископаемых форм этой группы представляли собой деревья, стебель которых рос в толщину, как у современных древеснистых видов. Анализ хлоропластной ДНК показывает, что хвощевидные — самостоятельная, хотя и близкая к папоротникам, линия эволюции.

Папоротниковидные. Сосудистые растения обычно с крупными листьями (вайями), разделенными у большинства видов на множество мелких сегментов. Стебель папоротников, распространенных в зоне умеренного климата, укороченный, часто подземный, образующий снизу корни, а сверху — на растущем конце — розетку листьев. Многие тропические папоротники — древовидные с высокими стволами и пышными кронами. В толщину их стволы не растут и сохраняют цилиндрическую форму. Известно 9 тыс. современных видов. Большинство их тяготеет к влажным тенистым местообитаниям, но некоторые приспособились к жизни на открытых скалах или в воде. Жизненный цикл такой же, как у прочих споровых сосудистых растений. Папоротниковидные делятся на две группы — эуспорангиатные и лептоспорангиатные, различающиеся, прежде всего, строением спорангиев, т. е. спорообразующих структур. Группы спорангиев называются сорусами — как правило, это характерные выпуклые штрихи или крапинки на нижней стороне листьев. У эуспорангиатных видов, близких ко многим ископаемым формам и представленных в современной флоре гроздовниками, ужовниками и некоторыми тропическими родами, спорангий развивается из нескольких клеток, его стенка состоит из нескольких клеточных слоев, а внутри него образуется неопределенно много спор. У более молодой группы лептоспорангиатных папоротников (большинство современных видов) спорангий формируется из одной клетки, при созревании стенка его однослойная, а число спор в нем относительно небольшое и вполне определенное — от 16 до 64 в зависимости от таксона. Некоторые лептоспорангиатные виды — свободнопла-

вающие, они не похожи внешне на прочие папоротники и образуют споры двух типов.

Саговниковидные. Саговники внешне напоминают древовидные виды предыдущего отдела, но размножаются семенами. В современной флоре саговников мало, однако в прошлом они были весьма широко распространенной группой растений. Стебель у них, как правило, короткий, цилиндрический (иногда едва поднимающийся над землей), с розеткой похожих на вайи крупных, перистых листьев на вершине (один из таксонов, пока не обнаружили его семена, относили к папоротникам). Органы размножения — аналоги тычинок и плодолистиков покрытосеменных. Пыльца переносится с тычинок на семяпочки, где формируются архегонии с яйцеклетками. Жгутиковые сперматозоиды, развивающиеся в пыльцевых зернах, по вырастающим из этих зерен пыльцевым трубкам продвигаются к яйцеклеткам и оплодотворяют их. После этого семяпочки постепенно превращаются в семена с зародышем внутри. Главное отличие данной группы (как и всех последующих) от папоротников состоит в том, что мужские гаметы плывут к женским не по окружающей заросток воде, а по пыльцевым трубкам, идущим от пыльцевых зерен до яйцеклеток.

Вымершие семенные папоротники внешне напоминали современные крупные папоротники, но по краям листьев у них формировались семена. У другой ископаемой группы саговниковидных — беннеттитовых (*Bennettitales*) тычинки были собраны в рыхлую мутовку, окруженную листовидными выростами; в целом такая структура очень походила на цветок.

Гинкговидные. По своему жизненному циклу и наличию многожгутиковых сперматозоидов род гинкго (*Ginkgo*) близок к саговникам, однако во многих деталях это дерево настолько своеобразно, что его помещают в самостоятельный отдел. Гинкго столетиями разводят в Китае. В дикорастущем состоянии он неизвестен. Листья небольшие, веерообразные. Семяпочки развиваются по отдельности на черешках и шишек не образуют. Известны близкие к гинкго ископаемые растения.

Гнетовидные. Это небольшая группа, объединяющая три современных рода с неясными эволюционными связями. Большинство видов гнетума (род *Gnetum*) — тропические лианы, внешне напоминающие цветковые растения. Хвойники — пустынные кустарники

с чешуевидными листьями. Весьма своеобразна вельвичия, произрастающая в южноафриканских пустынях: ее стебель почти полностью погружен в песок, и от него отходят два огромных лентовидных листа, растущих в своем основании на протяжении всей жизни растения. Жизненный цикл этих родов примерно такой же, как у саговников, однако их шишки по строению более сложные и приближаются к цветкам. Образование женских гамет в семяпочке тоже происходит подобно тому, как у покрытосеменных: некоторые виды вообще не формируют архегонии. Анализ ДНК показывает, что гнетовидные — «искусственная» группа, объединяющая формы, сходство которых — результат не близкого родства, а продолжительной параллельной эволюции.

Хвойные. Это деревья и кустарники главным образом с мелкими жесткими листьями (во многих родах они представлены иглами, т. е. хвоей), обычно сохраняющимися на растении не один год. Пыльца и семена образуются в шишках или производных от них структурах. Хвойные леса занимают огромные пространства в холодных областях и высокогорьях. К этой группе относятся самые крупные на планете растения. Побеги их деревянистые, непрерывно растущие в высоту и толщину, с хорошо развитой системой проводящих тканей. Жизненный цикл примерно такой же, как у саговников, но шишки устроены сложнее, а «половое поколение» — проще. В семяпочках формируются архегонии, а спермии (безжгутиковые сперматозоиды) попадают к ним по пыльцевой трубке. По мере развития семени претерпевают изменения и женские шишки. Иногда их чешуи слипаются друг с другом, а затем одревесневают и снова расходятся. Таким образом, семена на некоторое время изолируются от внешней среды, хотя и остаются «голыми» на поверхности чешуй. Наиболее специализирован род тисс (*Taxus*), у которого вообще нет женских шишек: их заменяет кольцо мясистой ткани — присемянник (кровелька, ариллус); разрастаясь вокруг семени, он образует ягодоподобную структуру, открытую в верхней части. У многих видов хвойных изредка формируются аномальные шишки, дающие как пыльцу, так и семена.

Цветковые. К цветковым, называемым также покрытосеменными, относится более половины известных видов растений — примерно 200 тыс. Размеры и форма их крайне разнообразны: крошечная свободноплавающая ярска, гигантские эвкалипты и баобабы,

кактусы и кувшинки, фиалки и подсолнечники, орхидеи и магнолии, омела и луизианский мох. Некоторые виды лишены хлорофилла и питаются мертвой органикой (сапрофиты) или другими растениями (паразиты). Первые покрытосеменные были, скорее всего, деревьями, однако почти во всех эволюционных линиях этого отдела появились травянистые виды, к которым относятся наиболее высокоорганизованные его представители. У многих цветковых растений собственно цветки почти незаметны, например у дубов, ив, злаков, осок.

Цветок — это репродуктивная структура, в общих чертах соответствующая розетке спороносных листьев папоротника или шишке хвойных. Его основные части — тычинки и плодолистики. Ярко окрашенный околоцветник, который у большинства людей и ассоциируется со словом «цветок», может отсутствовать. Характерный признак всех покрытосеменных — формирование семяпочек в особомместилище, образованном одним или несколькими плодолистиками, — так называемом пестике. По мере развития семяпочек в семена, окружающая их часть пестика (завязь) превращается в плод — боб, коробочку, ягоду, тыквину и т. п. При опылении цветковых пыльца попадает не на саму семяпочку (она находится внутри завязи), а на особую верхушечную часть пестика, называемую рыльцем. Археогонии у цветковых растений не формируются, женская гамета образуется в «зародышевом мешке», который состоит всего из нескольких клеток.

Именно покрытосеменные — важнейшие для человека растения.

2.2. ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ

Масса органического вещества, создаваемого растениями и водорослями, т. е., первичными продуцентами, поступает далее в биологическом круговороте к следующему звену — животным, которые являются потребителями растительной продукции (консументами). Часть этой массы отчуждается непосредственно животными фитофагами, другая часть поступает в так называемый сапротрофный ярус, в котором происходит потребление и разложение мертвых растительных остатков. В этой части цикла животные (в основном, почвенные) выступают как преобразователи органической мас-

сы, хотя их роль как разлагателей менее значительна, чем у грибов и бактерий.

Как консументы животные представляют собой важнейшие звенья цепей и сетей питания. Благодаря подвижности животные потребляют и перераспределяют в биосфере огромные количества вещества и энергии, в результате чего ускоряется течение биологического круговорота веществ. При этом колесо биологического круговорота «крутится» тем быстрее, чем меньше размеры животного.

Неоспорим вклад животных в почвообразовательные процессы. Давно было показано, что черви, личинки насекомых и роющие грызуны оказывают механическое воздействие на почву. Помимо этого, почвенные животные влияют на химизм почвы, ее структурные свойства, биологическую активность, образование гумуса и в целом — на почвенное плодородие. Роющие животные, копытные, бобры принимают активное участие в формировании ландшафтов.

Однако в сельском хозяйстве жизнедеятельность некоторых видов животных вызывает ряд отрицательных последствий. Так, многие виды насекомых-вредителей, клещей, грызунов в период массового размножения причиняют большой ущерб сельскохозяйственным культурам, снижая их продуктивность и качество. Известны многочисленные возбудители и переносчики болезней (паразитические простейшие, черви, членистоногие) домашних и диких животных, а также человека.

Жизнедеятельность многих животных связана с растениями. В результате, животные (в особенности насекомые) осуществляют опыление цветковых растений, а также распространяют семена и плоды.

Животная пища обогащает рацион человека высококалорийными, легко усвояемыми полноценными белками. Ее поставщиками являются различные виды ракообразных, моллюсков, рыб, охотничье-промысловые и разводимые человеком домашние животные.

В силу огромного влияния на функционирование биосферы животный мир требует пристального внимания к проблемам его охраны. Разрушение среды обитания и загрязнение биосферы наносит непоправимый ущерб всему живому. Многие виды животных в результате прямого истребления и ряда косвенных причин уже исчезли. Значительной части животных угрожает такая же участь, о чем свидетельствует перечень видов, занесенных в Красные книги.

К царству животных относятся эукариотные одноклеточные и многоклеточные организмы. Основой строения всех животных является клетка. Цитоплазма клетки содержит органоиды (митохондрии, рибосомы, эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, центриоли и др.), выполняющие определенные функции. У одноклеточных животных клетка представляет собой целый организм, у многоклеточных происходит специализация клеток, в результате чего формируются ткани, органы, системы органов. В отличие от растений большинство животных активно передвигается, большинство многоклеточных животных имеют нервную систему.

Для животных характерен голозойный гетеротрофный тип питания, то есть использование готовых органических веществ, которые захватываются внутрь тела, а не поглощаются осмотическим путем. Но среди одноклеточных животных есть организмы со смешанным, миксотрофным, типом питания: на свету они способны с помощью фотосинтеза образовывать органические вещества, используя углерод неорганических соединений (автотрофное питание), но могут питаться и готовыми органическими веществами.

подавляющее большинство животных — аэробные организмы, которым необходим кислород для процессов окисления. Выведение ненужных организму веществ происходит с помощью систем органов — дыхательной и пищеварительной, а также через покровы. Кроме того, у животных формируется специальная выделительная система, которая отвечает за выведение продуктов метаболизма.

У животных существует два типа размножения — половое и бесполое. При различных формах бесполого размножения происходит быстрое увеличение численности популяции, но дочерние особи генетически не отличаются от материнского организма. При половом размножении каждый дочерний организм имеет уникальный генотип. В результате естественного отбора выживают особи с наиболее удачными генотипами для конкретных условий существования. Такой механизм обеспечивает животным адаптацию к изменяющимся условиям среды.

В биосфере обитает около 1,5 млн видов животных.

В современных системах классификации царство животных (Animalia) делят на два подцарства: паразои (Parazoa) и настоящие многоклеточные (Eumetazoa, или Metazoa). К паразоям относится лишь один тип — губки. У них нет настоящих тканей и органов,

большая часть их клеток тотипотентны, т. е. способны изменять свои форму и функции; кроме того, многие их клетки подвижны.

Подцарство Паразои

Тип Губки. К этому типу относятся примитивные многоклеточные животные, ведущие сидячий образ жизни, прикрепившись к твердым субстратам в воде. Известно примерно 5 тыс. видов, большинство — морские.

Тело губок — радиально симметричное и представляет собой двуслойную стенку, которая окружает центральную (парагастральную) полость. Вода входит через поры в стенке в эту полость, а оттуда выходит наружу через широкое устье на верхнем конце. У некоторых губок устье редуцировано или отсутствует, что ведет к усилению тока воды сквозь поры. Пища, кислород, половые продукты и отходы метаболизма переносятся наружной водой. Движение жидкости в губках обусловлено биением жгутиков, которыми снабжены клетки, выстилающие каналы в стенках.

Скелет губок состоит из миллионов микроскопических кристаллических спикул (игл) или органических волокон; его строение служит главным критерием при разделении типа на классы. Размножение может быть бесполом — наружным почкованием или путем образования особых внутренних почек (геммул). Половое размножение осуществляется с участием яйцеклеток и сперматозоидов. Некоторые виды — раздельнополые, у них существуют мужские и женские особи, другие — гермафродиты, у одной особи развиваются и мужские, и женские половые клетки. У губок очень высока способность к регенерации (восстановлению утраченных частей тела).

Подцарство Настоящие многоклеточные

Тип Мезозои. Животные длиной не более 1 см, устроенные проще всех других многоклеточных: некоторые виды состоят всего из одного слоя клеток, окружающих репродуктивные клетки. Все они — эндопаразиты беспозвоночных; одна из групп часто обнаруживается в почках осьминогов и кальмаров. Жизненный цикл сложный, с чередованием полового и бесполого поколений. Это

единственные животные, у которых встречается агаметный способ размножения (агаметы — клетки, похожие на споры, из которых непосредственно развиваются взрослые особи). Предполагается, что мезозои произошли от плоских червей, упростившихся в результате паразитического образа жизни.

Тип Пластинчатые. Самые простые из животных, клетки которых образуют ткани. Единственный вид этого типа — *Trichoplax adhaerens* — был обнаружен в 1883 г. в Австрии, в аквариуме с морской водой. По форме и движениям он напоминает амебу, однако состоит из нескольких тысяч клеток, образующих два слоя — верхний и нижний. Между этими слоями находится полость, заполненная жидкостью со свободно плавающими в ней сократительными клетками. Как показывают генетические исследования, пластинчатые ближе всего к книдариям.

Тип Книдарии, или Стрекающие. Другое распространенное название этого типа животных — кишечнополостные (Coelenterata). Радиально-симметричные, по большей части морские животные, вооруженные щупальцами и уникальными стрекательными клетками (нематоцитами), с помощью которых они удерживают и убивают добычу.

Стенка тела состоит из двух слоев, окружающих гастроваскулярную полость. Эти слои разделены студенистым матриксом — мезоглеей. Гастроваскулярная полость служит для переваривания пищи и циркуляции воды.

У книдарий впервые появились настоящие нервные клетки и нервная система диффузного типа (в виде сети). Для них характерен полиморфизм — наличие в пределах одного вида резко различающихся по внешнему облику форм. В жизненном цикле многих книдарий происходит чередование полового и бесполого поколений. Они могут быть раздельнополыми или гермафродитами.

К просто устроенным книдариям относится гидра, достигающая 2,5–3 см в длину и ведущая одиночный образ жизни. Многие образуют обширные колонии. Описано примерно 10 тыс. видов, объединяемых в три класса.

Тип Гребневики. В основном планктонные морские животные. Прозрачные тела — бирадиально симметричные и внешне напоминают медуз, но несут 8 продольных рядов гребных пластинок, образованных пучками ресничек, служащих органами движения. В ходе

эмбрионального развития кроме эктодермы и энтодермы образуется также зачаток мезодермы. У гребневиков сильно развита мезоглея, в которой находятся специализированные мышечные элементы, однако не образующие выраженного мезодермального слоя. Пищеварительная и нервная системы более развитые, чем у книдарий. Гребневики — гермафродиты. Чередования поколений у них не происходит. Один из самых крупных видов, венерин пояс, достигает метровой длины, тогда как диаметр других может не превышать 2 см. К типу относятся примерно 80 видов, разделенных на два класса: щупальцевые (*Tentaculata*) и бесщупальцевые (*Atentaculata* или *Nuda*).

Тип Плоские черви. Двусторонне-симметричные животные с более или менее выраженными передним (головным) и задним (хвостовым) концами тела, спинной (дорсальной) и брюшной (вентральной) сторонами, продольными нервными стволами и зачатками головного мозга. На переднем конце, который при поступательном движении первым соприкасается с новой обстановкой, сосредоточены различные органы чувств. Наружные покровы представлены мягким эпидермисом; скелет, кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Пищеварительная система — несквозная, без анального отверстия, а иногда полностью редуцирована; вторичной полости тела (целома) нет. Выделение продуктов распада происходит при помощи «пламенных» клеток в виде замкнутых на одном конце трубочек с пучком бьющих внутри ресничек, которые гонят жидкость к выделительным каналцам и далее к выводным отверстиям. Нервная система состоит из передней пары ганглиев (скоплений нервных клеток) и связанных с ними нервных стволов, тянущихся вдоль тела. Большинство — гермафродиты, у каждой особи присутствуют мужские и женские гонады (семенники и яичники) и соответствующие им выводные протоки. Оплодотворение внутреннее.

Характерный признак многих групп плоских червей — наличие разного рода прикрепительных механизмов: «липучек», присосок, крючьев и т. п. Обычно это приспособления к паразитическому образу жизни. Распространенные представители этой группы — планарии, живущие в прудах и реках. Ресничные черви обитают или в воде, или в почве. Паразитов среди них мало. Тело покрыто ресничками, а в эпидермисе находятся многочисленные железы, вырабатывающие слизистый секрет. Пищеварительный тракт — прямой или разветвленный. Длина тела варьирует от 2,5 до 50 см. Предста-

вители класса сосальщиков паразитируют либо на (эктопаразиты), либо внутри (эндопаразиты) других животных. Жизненный цикл эктопаразитов обычно несложен и не требует смены хозяев, принадлежащих к разным видам. Однако для некоторых эндопаразитов такая смена обязательна: в каждом хозяине протекает определенная стадия развития червя. Так, взрослая печеночная двуустка поражает печень некоторых млекопитающих, включая человека, а ее личинки живут в пресноводной улитке (малом прудовике). У других паразитов — ленточных червей — пищеварительная система отсутствует, а питательные вещества всасываются всей поверхностью тела. Голова снабжена разного рода присосками и крючками, которыми червь прикрепляется изнутри к стенке кишечника хозяина. Для завершения цикла развития ленточным червям обычно необходимы два или более хозяев, относящихся к разным видам. Так, незрелая личинка свиного цепня внедряется в мышечную ткань свиньи и остается там до тех пор, пока это мясо не съест другой хозяин, например человек или крыса. В его кишечнике личинки превращаются во взрослых червей; те, в свою очередь, продуцируют яйца, которым для вылупления личинок снова необходимо попасть в свинью. К распространенным паразитам человека в классе цестод относятся также эхинококк, широкий лентец и бычий цепень.

Тип Немертины. Тело мягкое, плоское, шнуroidное, не разделенное на сегменты, покрытое ресничным эпителием. Длина — от 0,5 см до 25 м. На переднем конце в особом влагалище находится трубчатый хоботок, способный выбрасываться наружу. Раздельнополые животные с наружным оплодотворением, но некоторые виды способны к бесполому размножению путем фрагментации тела: из каждого фрагмента в результате регенерации образуется целый червь.

Органы выделения с «пламенными» клетками и строение нервной системы сближают немертин с плоскими червями, однако другие признаки, в том числе замкнутая кровеносная система, позволяют отнести их к более продвинутым в эволюционном смысле формам. Кроме того, немертины отличаются от плоских червей сквозным пищеварительным трактом с анальным отверстием и более простой репродуктивной системой.

Большинство немертин обитает на морском прибрежном мелководье, однако среди них известны пресноводные и почвенные виды, а также паразиты моллюсков и ракообразных.

Тип Скребни. Паразитические черви с сильно развитым втяжным хоботком (с крючками) на головном конце тела. Длина тела варьирует от 2,5 до 60 см. Все виды живут в пищеварительном тракте позвоночных.

Скребни сходны с круглыми червями (Nematoda), но отличаются от них по ряду важных признаков, в частности наличием хоботка, кольцевых мышц, органов выделения с «пламенными» клетками, иной системой размножения и отсутствием пищеварительного тракта. Важное отличие от всех рассмотренных выше животных — псевдоцель (первичная полость тела). Описано 300 видов.

Тип Коловратки. Мелкие животные длиной от 0,01 до 2 мм, в изобилии встречающиеся даже в маленьких пресных лужах. Некоторые живут в морской воде, а несколько видов — эндопаразиты червей, простейших, ракообразных и водных растений. Большинство — одиночные формы, но бывают и колониальные; многие плавают, некоторые ползают, другие ведут прикрепленный образ жизни. У всех видов на переднем конце тела присутствует так называемый коловращательный аппарат, образуемый венчиками ритмично бьющих ресничек. Другие важные признаки: отсутствие личиночной стадии; псевдоцель; протонефридии с «пламенными» клетками; покрывающая тело кутикула; спинной нервный ганглий с отходящими от него нервными волокнами; сенсорные органы. Форма тела весьма разнообразна. Однако для большинства видов характерны ресничный «хохолок» на переднем конце тела, а на заднем — вильчатый хвост с цементными железами, выделяющими секрет, которым червь прикрепляется к субстрату. В глотке находится своеобразное жевательное устройство — мастакс.

Коловратки раздельнополы, но самцы у них карликовые, упрощенные, а у некоторых видов их нет вообще. Описано более 1300 видов коловраток.

Тип Брюхоресничные. Крошечные (0,5–1,5 мм) продолговатые животные, обитающие на дне пресных или соленых водоемов. Спинная сторона обычно выпуклая и несет шипы, щетинки или чешуйки. У большинства видов различима голова, а задний конец — вильчатый или просто сужается в острие; иногда присутствуют красные светочувствительные пятна и сенсорные щупики или щупальца. Пищеварительная система — сквозная с мускулистой глоткой для заглатывания мелких водорослей, которые служат главной пищей

этих червей. Нервная система — с парным головным ганглием и боковыми стволами, тянущимися вдоль всего тела. Псевдоцель заполнен внутренними органами; органы выделения — протонефридии с «пламенными» клетками. Характерно наличие в хвосте железистых клеток, выделяющих клейкое вещество, с помощью которого животное прикрепляется к различным предметам.

Большую часть тела самки занимают половые органы. Яйцо имеет толстую оболочку с крючками, которыми оно прикрепляется к твердым предметам. Развитие идет без личиночных стадий. У пресноводных видов известны только самки. Формы, обитающие в соленой воде, — гермафродиты. Описано около 100 видов.

Тип Киноринхи. Мелкие, почти микроскопические, морские животные. Голова, состоящая из двух члеников, может втягиваться в два или три первых членика туловища. Ресничек нет, но членики туловища несут отдельные шипики, а голова — венчики из них. Полость тела — псевдоцель, пищеварительная система сквозная. Органами выделения служат две трубки, с «пламенной» клеткой каждая. Нервная система контактирует с эпидермисом и включает в себя передний спинной ганглий, окологлоточное кольцо и брюшной ствол с ганглием в каждом членике. Мускулатура сходна с таковой у брюхоногих и коловраток, но сегментирована в соответствии с членистым строением тела. Киноринхи раздельнополы, однако самцы обычно внешне не отличимы от самок. Присутствуют половые протоки. Оплодотворение, предположительно, внутреннее. Описано около 30 видов.

Тип Приапулиды. Морские черви, живущие в холодных водах Северной Атлантики, Арктики и Антарктики. Больше всего похожи на киноринхов, хотя их родственные отношения неясны. Тело цилиндрической формы, длиной около 10 см, сегментированное с поверхности и покрытое кутикулой. Выворачивающийся хоботок покрыт шипами, рассеянными также по всему телу. На заднем конце находится жабровидный придаток неизвестного назначения. Пищеварительная система сквозная. Приапулиды зарываются в ил на дне океана, где охотятся на других мелких червей. Органами выделения служат протонефридии. Нервная система с околоротовым кольцом и брюшным нервным стволом без ганглиев. Все нервные волокна проходят в эпидермисе. Раздельнополые животные с наружным оплодотворением. Известно всего несколько видов.

Тип Круглые черви, или Нематоды. Несеgmentированные черви без хоботка. Тело покрыто кутикулой, голова практически не выражена. Пищеварительный тракт сквозной, органы дыхания и кровообращения отсутствуют. Полость тела — псевдоцель. Мышечные волокна только продольные. Нет ни ресничек, ни «пламенных» клеток. Нервная система с окологлоточным кольцом, несколькими парами головных ганглиев, а также спинным, брюшным и боковыми стволами, тянущимися к заднему концу тела. Сенсорные органы обычно в форме шипов, щетинок или сосочков.

Нематоды, как правило, раздельнополые, причем самцы гораздо мельче самок и отличаются от них загнутым задним концом тела, наличием генитальных сосочков и других структур, способствующих спариванию (копуляции). Крупные самки содержат до 1 млн яиц и откладывают до четверти миллиона их в сутки. В теплой сырой земле или в теле организма-хозяина из яиц вылупляются молодые черви, сходные со взрослыми особями во всем за исключением общих размеров и степени развития репродуктивной системы.

В силу своего практического значения паразитические нематоды изучены гораздо лучше, чем более многочисленные свободноживущие виды. Паразиты животных, обычно живут в желудке, тонком и толстом кишечнике или слепых отростках пищеварительного тракта. Некоторые виды обитают в дыхательных путях птиц и овец. Эктопаразиты среди нематод не обнаружены. Наиболее известные эндопаразиты — аскариды, заражающие многие виды позвоночных. Самый крупный круглый червь — самка аскариды, достигающая длины свыше 40 см. Примерно к 50 видам, паразитирующим в организме человека, относятся также свайники, филярии (нитчатки), острицы и власоглавы. Многие микроскопические нематоды поражают растения, особенно их корни, и относятся к опасным вредителям сельскохозяйственных культур. Свободноживущие нематоды обильно распространены во всевозможных водоемах, почве и даже во льду. В 1 дм³ поверхностного слоя почвы может быть до 2 млн их особей.

Тип Волосатиковые. Эти животные сходны с круглыми червями по форме тела, наличию псевдоцеля и только продольных мышечных волокон, а также по кутикулярному покрову, отсутствию сегментации, строению нервной и репродуктивной систем и даже по образу жизни. Длина их тела — от 3 до 90 см, однако его диаметр

редко превышает 5 мм. У самцов тело короче, чем у самок, и задний его конец загнут или свернут в спираль. Кутикула очень толстая. Дегенерация пищеварительной системы зашла настолько далеко, особенно на ротовом конце, что червь не способен заглатывать пищу — его глотка представляет собой плотный комок клеток. На заднем конце находится клоака — общая выводная трубка для отходов пищеварения и половых продуктов. У некоторых видов кишечник оканчивается слепо, и тогда клоака участвует только в размножении. Нервная система волосатиковых — с головным ганглием, окологлоточным кольцом и брюшным стволом; все ее части тесно связаны с эпидермисом.

Все виды раздельнополы. Личинки паразитируют в теле насекомых или ракообразных, затем выходят наружу, достигают половой зрелости в воде. Здесь же черви спариваются и откладывают яйца, объединенные в длинные шнуры, обычно прикрепляемые к водным растениям. Вылупившиеся личинки плавают, пока не найдут хозяйина и не вбравливаются в его тело.

Тип Внутрпорошицевые. Характерная особенность этих животных состоит в том, что их ротовое и анальное отверстия окружены общим кольцом щупалец на округлом выросте, называемом лофофором. Щупальца покрыты ресничками и загоняют в рот воду с пищевыми частицами. Все виды, за исключением одного, живут в море либо поодиночке, либо колониями, прикрепившись длинным стебельком к твердым объектам — раковинам, водорослям, червям. Длина тела — от 1 до 10 мм.

Внутрпорошицевые внешне сходны с мшанками. Тело не сегментировано; пищеварительный тракт — в форме подковы; органами выделения служат протонефридии; псевдоцель заполнен студенистой массой клеток; нервная система состоит из ганглия, расположенного у перегиба кишечника, и отходящих от него нервов; присутствуют сенсорные щетинки. Одни виды раздельнополые, другие — гермафродиты. У представителей этого типа весьма распространено бесполое размножение путем почкования. Известно 60 видов.

Тип Мшанки. Этот тип включает животных, внешне похожих на внутрпорошицевых, но с настоящим целомом, т. е. с брюшинной выстилкой полости тела. Несегментированные организмы со сквозным пищеварительным трактом; кровеносной, дыхательной и вы-

делительной систем нет. Анальное отверстие расположено снаружи от щупальцевого кольца лофофора, чем и объясняется латинское название группы — *Ectoprocta* («наружнопоросицевые»). Нервная система состоит из одного ганглия и отходящих от него нервов.

Размеры отдельных особей не превышают 3 мм, но стелющиеся колонии, покрывающие тонкой коркой камни, раковины и подобные субстраты, могут занимать площадь более 1 м². Бывают и массивные студенистые колонии, похожие на мелкие тыквы. Все мшанки — гермафродиты, однако половое размножение происходит лишь в течение короткого сезона. Колонии возникают в результате почкования. Живут мшанки в воде, преимущественно на слабо освещенных нижних поверхностях различных объектов.

Тип Циклифоры. В 1991 г. на ротовых частях омара, пойманного в водах между Данией и Швецией, были обнаружены крошечные (0,3 мм) существа, оказавшиеся представителями неизвестной ранее группы. Их описание было впервые опубликовано в 1995 г. Данное этим животным название объясняется наличием у них окаймленного бахромой колесовидного рта. Жизненный цикл циклифор очень сложен и необычен; в нем участвуют подвижные непитающиеся половые формы (самки и карликовые самцы), прикрепленные питающиеся бесполое формы и личинки двух типов. Так называемые личинки Пандоры развиваются в бесполом организме, а внутри их развиваются другие бесполое формы. Ближайшими родственниками циклифор считают мшанок.

Тип Форониды. Морские животные длиной от 0,5 до 40 см. Живут поодиночке в секретлируемых трубках, которые погружены нижним концом в ил или песок на морском мелководье. Край лофофора несет двойной ряд ресничных щупалец, загоняющих в рот пищевые частицы.

Червеобразное несегментированное тело. Мышцы продольные и кольцевые; пищеварительный канал подковообразно изогнут; полость тела — целом; кровеносная система замкнутая. Нервная система расположена не в эпидермисе, а под ним. Нефридиальные органы выделения открываются двумя маленькими отверстиями около ануса. Специальных органов дыхания нет. Все виды гермафродиты.

Тип Плеченогие. Мелкие одиночные животные, ведущие преимущественно сидячий образ жизни на морских мелководьях. Тело

защищено раковиной, и внешне они похожи на двустворчатых моллюсков.

Внутри раковины заключены две отходящих от переднего конца тела длинных спиральных «руки», усаженных по всей длине щупальцами с мерцательными ресничками, — это сильно разросшийся лофофор. Пищеварительная система — сквозная или без ануса. Характерны также развитый целом, нефридии, сердце с сократительными кровеносными сосудами и окологлоточное нервное кольцо. Животные раздельнополые. Яйцеклетки и сперматозоиды поступают из парных яичников и семенников в воду, где происходит оплодотворение.

Тип Моллюски, или Мягкотелые. Общие для всех этих животных признаки: отсутствие настоящей сегментации; наличие тонкой складки кожи (мантии), секретирующей раковину; исходная двусторонняя симметрия; сквозной пищеварительный тракт; мускулистая нога на брюшной стороне тела; редуцированный целом; особая структура во рту — радула (терка), покрытая хитиновыми зубчиками для соскабливания пищи.

Нервная система образована четырьмя парами связанных между собой ганглиев, нервами и сенсорными органами, воспринимающими свет, положение тела в пространстве, запах, тактильные раздражения и вкус. Сердце расположено ближе к спинной стороне тела. Оно состоит из одного или двух предсердий, принимающих кровь из полости тела, и желудочка, который, сокращаясь, выталкивает кровь обратно. Органами выделения служат нефридии.

Моллюски — очень древняя группа, существовавшая уже в кембрии. Описано около 100 тыс. современных и 45 тыс. вымерших видов. Значительная часть моллюсков обитает в море, но некоторые — в пресной и солоноватой воде. Среди брюхоногих много и наземных форм. Большинство брюхоногих медленно ползает, однако есть формы прикрепляющиеся к твердым предметам в воде, зарывающиеся в донный грунт, свободно плавающие (например, кальмары и осьминоги). Личиночные стадии некоторых видов ведут паразитический образ жизни. Представители класса брюхоногих — слизни и улитки — встречаются повсеместно: в маленьких прудах и больших озерах, в ручьях и реках, на вершинах гор, в лесах и на лугах, на морском дне и в открытом океане. Широко распространены и представители класса двустворчатых: гребешки,

мидии, жемчужницы, устрицы. Многие виды этого класса живут, частично зарывшись в грунт на дне водоема, однако преобладают ползающие формы. Мидии и некоторые другие виды прочно прикрепляются к камням при помощи секретлируемых нитей. Двустворчатые издавна употреблялись в пищу, особенно в древности. В ряде стран устричный промысел процветает до сих пор. В раковинах некоторых видов образуется жемчуг: если под мантию попадает инородное тело (например, песчинка), она слой за слоем окружает его перламутром, и получается жемчужина. В прошлом большой ущерб сваям и причалам наносил корабельный червь, и теперь продельвающий ходы в дереве и бетоне.

К классу головоногих относятся кальмары, осьминоги, наutilusы и каракатицы, считающиеся наиболее развитыми из всех моллюсков. Это морские животные, у которых на крупной голове расположены глаза и рот с роговыми челюстями и радулой. Рот окружен либо 8- или 10-ю руками, либо множеством щупалец. В древности головоногие были гораздо многочисленнее и разнообразнее: число их видов приближалось к 10 тыс., тогда как сегодня их всего лишь около 400.

Тип Сипункулиды. Червеобразные морские животные, обитающие в норках, покрытых изнутри слизью. Длина несегментированного тела от 1 до 50 см; внутри — обширный целом. Рот, окаймленный щупальцами, на конце выворачивающегося хоботка. Скелет отсутствует, но все другие системы органов хорошо развиты. Животные раздельнополые, хотя самцы и самки внешне не различаются. Гонады ясно выражены только в период размножения. Известно около 250 видов.

Тип Эхиуриды. Морские черви, обитающие в иле или в трещинах скал на больших глубинах. Тело несегментированное, вальковатое (похожее на сосиску), длиной до 40 см, с невтяжным хоботком; внутри — обширный целом. Пищеварительный тракт сквозной. Хорошо развиты выделительная и кровеносная системы. Присутствуют нервные стволы, но нет ни ганглиев, ни органов чувств. Раздельнополые животные, причем у каждой особи лишь по одному семеннику или яичнику. У некоторых видов наблюдается половой диморфизм, самец и самка внешне четко различаются.

Эхиуриды, возможно, родственны сипункулидам и приапулидам. Описано около 130 видов.

Тип Кольчатые черви. Наиболее известный представитель этого типа животных, называемых также кольчецами, — дождевой червь. У всех видов тело сегментированное. К характерным признакам относятся: мелкие парные прямые щетинки, служащие для передвижения; хорошо развитый целом; сквозной пищеварительный тракт. Во многих случаях дыхание осуществляется всей поверхностью тела; имеются нефридиальные органы выделения, продольные и кольцевые мышцы. У кольчатых червей — сложная нервная система, включающая головные ганглии и брюшной нервный ствол с ганглием в каждом сегменте. Кровеносная система замкнута, сосуды похожи на артерии и вены. Некоторые кольчецы микроскопические, но в Австралии обитают гиганты длиной более 2 м. Живут эти черви в воде и на суше; некоторые — эктопаразиты.

По ряду особенностей эмбрионального развития кольчатые черви сходны с моллюсками. Выявляется и родство с членистоногими по таким признакам, как строение нервной системы, кутикула (производная эпидермиса) и способ образования мезодермы; однако кольчецы отличаются от них отсутствием линек и наличием обширного целома. Описано более 12 тыс. видов, разделяемых на 3 класса.

В морских водоемах обитают представители класса многощетинковых. Их тело сегментировано как снаружи, так и внутри. На голове — сенсорные щупики (пальпы). Обычно это раздельнополые животные, причем гонады явно выражены только в период размножения. Оплодотворение наружное. Многие ведут ночной образ жизни, прячась днем в донном грунте и выплывая ночью. Известно около 8000 видов, в том числе несколько паразитических.

Черви, относящиеся к классу малощетинковых, обитают в воде или сырой почве. Сегментация тела у них хорошо выражена как внутри, так и снаружи. У малощетинковых нет ни головы, ни пароподий, но каждый сегмент обычно несет по несколько пар щетинок. У большинства видов дыхание кожное, жабры отсутствуют. Хотя представители этого класса — гермафродиты, у них происходит спаривание. Яйца оплодотворяются и откладываются в коконе из слизи, выделяемой железистыми клетками так называемого пояска на теле. Описано примерно 3 тыс. видов.

Представители класса пиявок обитают в воде или в сырых местах на суше. Тело уплощенное. Большая задняя присоска служит для прикрепления; иногда есть и вторая — передняя присоска. Эти

черви гермафродиты, но у них происходит спаривание. Из яиц, окруженных коконом, взрослые особи развиваются, минуя личиночную стадию. Некоторые виды питаются органическими остатками или трупами животных. Другие — хищники, нападающие на червей, насекомых и личинок многих беспозвоночных, но большинство — эктопаразиты. Прикрепляясь к животным присосками, они прогрызают кожу и сосут кровь. Рот пиявки окружен железами, вырабатывающими гирудин, который предотвращает свертывание крови. Высасывание крови из одной жертвы может продолжаться несколько месяцев. Описано примерно 500 видов.

Тип Погонофоры. Глубоководные червеобразные животные с нитевидным телом, живущие на дне моря в жестких хитиновых трубочках. Встречаются на глубине от 100 до 9000 м, обычно — более 1000 м. Широко распространены, однако первый представитель был описан лишь в 1914 г. при изучении материалов, собранных в водах Индонезии. Погонофоры имеют две уникальные особенности: во-первых, это единственные непаразитические многоклеточные животные без всяких следов рта и пищеварительной системы; во-вторых, им, возможно, принадлежит рекорд долголетия. Полагают, что возраст отдельных особей может составлять более 25 тыс. лет. Эти оценки сделаны с учетом как очень медленного образования их трубки, так и общего воздействия на живой организм постоянно низкой температуры морских глубин.

Известно примерно 100 видов погонофор. Длина большинства из них — от 10 до 85 см, а диаметр обычно не превышает 2 мм. В зависимости от вида (известно лишь три исключения) головной отдел (протосома) несет от одного до более 250 щупалец, образующих нечто вроде бороды, чем и объясняется научное название группы.

В 1970-х годах вблизи богатых серой горячих источников на дне океана были найдены три новых вида. Они отличаются не только тем, что живут при температуре воды, достигающей 23° С, но и своими размерами: длина до 3 м и диаметр 35–40 мм. Эти виды-гиганты существуют благодаря живущим в них бактериям, которые синтезируют органические вещества из неорганических.

Тип Пятиустки. К этой группе животных, называемых также язычковыми, относятся внешне похожие на пиявок формы. Они паразитируют в органах дыхания высших позвоночных — пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. По бокам рта обычно находятся две

пары лопастевидных ног с крючочками на концах; длина тела — от 2 до 15 см. Описано около 100 видов. Название «пятиустки» неудачное, поскольку из пяти выступов на переднем конце тела, принятых когда-то за «уста», только один оканчивается ртом.

Тип Тихоходки. К этой группе относятся 600 видов животных. Их длина 0,05–1,2 мм. Тело состоит из четырех сегментов, несущих по паре коротких и толстых нечленистых ног. Это псевдоцеломические формы, родственные кольчатым червям и членистоногим.

Тип Онихофоры. Эти животные, называемые также первичнотрахейными, — одна из древнейших групп, существовавшая еще в кембрии, т. е. 500 млн лет назад. Они похожи на бородавчатых гусениц, но в большинстве своем — хищники, питающиеся насекомыми или другими мелкими беспозвоночными. Длина колеблется от 1,5 до 20 см. У них два глаза, две мясистые антенны и одна пара челюстей. Ног с парными коготками — от 14 до 43 пар в зависимости от вида и пола животного (у самцов обычно меньше). Онихофоры — раздельнополые, обычно живородящие. Обитают во влажных местах. Распространены широко, но наибольшее их количество обитает в тропиках.

Тип Членистоногие. Это самая крупная группа животных, объединяющая по разным оценкам 1,5–2 млн современных и ископаемых форм. Один из главных признаков, отличающий ее от всех более примитивных беспозвоночных, — членистое строение конечностей. Сегментированное тело состоит из головы, груди и брюшка. Исходно каждый сегмент несет пару членистых придатков. Наружный скелет (экзоскелет) представлен плотной кутикулой; прочность ей придает хитин — аминополисахарид, похожий по физическим свойствам на рог. Экзоскелет очень слабо растяжим, поэтому рост тела требует периодических линек, при которых старый покров сбрасывается и ему на смену секретировается новый, более просторный. Пищеварительный тракт обычно сквозной. Целом сильно редуцирован, а большую часть тела занимает заполненная кровью полость — гемоцель (незамкнутая кровеносная система). Нервная система, а также простые и сложные глаза, антенны и другие сенсорные органы обычно хорошо развиты.

Для членистоногих характерны раздельнополость и внутреннее оплодотворение. У некоторых видов яйца развиваются без оплодотворения (партеногенез). Тип делят на 9 классов.

Из класса ракообразных хорошо известны раки, крабы, морские желуди, мокрицы, креветки, омары. Большинство видов — свободноживущие, некоторые — паразиты. Размеры — от микроскопических (веслоногие) до трехметровых (размах клешней у гигантского японского краба). Морские желуди и морские уточки наносят большой ущерб, прикрепляясь к днищам судов, что снижает скорость их движения и повышает расход топлива. Многие виды употребляются в пищу человеком. Гораздо важнее, однако, что они служат пищей другим животным; так, некоторые киты питаются почти исключительно мелкими рачками. Число видов достигает 25 тыс.

Представителей класса губоногих часто называют многоножками из-за пары ног на каждом сегменте туловища. Первая пара ног превращена в ногочелюсти с ядовитыми железами и серповидными когтями для охоты и защиты. Все губоногие ведут наземный образ жизни; большинство обитает в жарких странах и активно ночью. Несколько видов опасны для человека. Крупные (длиной до 25 см) губоногие питаются насекомыми и даже мышами.

К классу насекомых относятся животные, которые, несмотря на свое разнообразие, обладают рядом общих признаков. У них три пары ног на груди и обычно две пары крыльев (у некоторых только одна пара или нет совсем). Кровеносная система состоит из сердца и одной артерии; вен и капилляров нет. Органами дыхания служат ветвящиеся трубки — трахеи, открывающиеся наружу дыхальцами и подходящие ко всем внутренним органам. У многих личинок большую роль играет кожное дыхание. Конечные продукты обмена поглощаются слепыми мальпигиевыми сосудами и выводятся через них в заднюю кишку. Нервная система с различными сенсорными органами хорошо развита. Задний конец тела обычно несет наружные половые органы. Оплодотворение внутреннее. Почти все насекомые — раздельнополые; некоторые виды размножаются партеногенетически. У большинства видов развитие протекает с метаморфозом. Длина тела — от 0,2 мм до 30 см и более; у некоторых тропических бабочек размах крыльев превышает 25 см.

Насекомые широко распространены в местообитаниях любого типа за исключением океана. Это единственные беспозвоночные, способные к полету. Описано примерно 900 тыс. видов.

Очень немногие группы животных оказывают на нашу жизнь такое большое воздействие, как насекомые. С одной стороны, они

служат переносчиками ряда тяжелых болезней и причиняют огромный вред сельскохозяйственным культурам, домашним животным и имуществу людей, но с другой, — приносят человеку пользу. Неоценима их роль как опылителей многих культурных растений. Кроме того, многие хищные виды «помогают» бороться с вредителями.

Тип Щетинкочелюстные. Примерно 115 видов так называемых морских стрелок, большинство из которых держится у поверхности океана. Название тип получил из-за окаймляющих их рот щетинок. Тело у этих животных полупрозрачное, стреловидное, несегментированное, без ресничного покрова. Длина — от 5 мм до 10 см. Другие характерные признаки — наличие головного, туловищного и хвостового отделов; сквозной пищеварительный тракт. Нервная система включает в себя несущие ганглии окологлоточное кольцо, брюшной ганглий и сенсорные органы. Дыхательная, выделительная и кровеносная системы отсутствуют. Щетинкочелюстные — гермафродиты с внутренним оплодотворением. Яичники у них находятся в туловищном отделе, семенники — в хвостовом.

Тип Иголокожие. Морские животные с радиально-симметричным несегментированным телом без головы и внутренним скелетом (эндоскелетом) из известковых пластинок. Пищеварительный тракт обычно заканчивается анальным отверстием, однако у некоторых видов оно отсутствует; система кровообращения расположена в хорошо развитом целоме. Нервная система примитивная, радиального строения. Почти все иголокожие — раздельнополые; оплодотворение происходит в морской воде. Хорошо развита способность к восстановлению утраченных частей тела.

Уникальная особенность иголокожих — амбулакральная система, производное целома. Она состоит из заполненных водой трубок и участвует в движении, дыхании, выделении и питании. Большинство современных иголокожих — ползающие животные. Насчитывается около 5 тыс. видов этих животных.

К классу голотурий относятся морские огурцы. Это морские животные с цилиндрическим телом, похожим на огурец. Расположенный на его конце рот окружен венчиком щупалец. Тело мягкое, кожистое на ощупь, поскольку скелет состоит только из микроскопических пластинок. Нет ни рук, ни игл, а радиальная симметрия проявляется лишь в одинаковых расстояниях между пятью продольными рядами ножек. Обитают на мелководьях, где очень мед-

ленно ползают по дну. Обычно раздельнополые, хотя самцы и самки внешне не различимы.

У представителей класса морских звезд тело — уплощенное и сверху похоже на звезду. Чаще всего оно имеет пять лучей, или рук, но у некоторых форм их до 50; руки связаны с центральным диском, диаметр которого примерно вдвое меньше их длины. В каждой руке содержатся гонады и пищеварительные железы, а на ее нижней поверхности — ряды амбулакральных ножек. Большинство морских звезд — хищники.

Класс морских лилий объединяет всех ныне живущих сидячих иглокожих (подтип *Pelmatozoa*). Их подвижные лучи, или руки, окружают находящуюся сверху оральную поверхность тела. Напоминая длинные лепестки цветка, они придают животному сходство с растением. Снизу часто отходит прикрепительный стебелек, который кажется членистым, поскольку скелетные пластинки образуют в нем кольца. Данная группа — очень древняя, существовавшая еще в кембрии, т.е. 570–510 млн лет назад. Вымерших видов — около 5 тыс., а современных — менее 700.

К классу морских ежей относятся животные с полусферическим или дисковидным телом, которое защищено сплошным панцирем («скорлупой») и покрыто подвижными иглами, прочно прикрепленными к скорлупе своими основаниями. Во рту находятся пять крепких зубов, составляющих жевательный аппарат (аристотелев фонарь). Все — животные раздельнополые с наружным оплодотворением.

Тип Полухордовые. Червеобразные мягкотелые животные, обитающие на дне моря. Длина некоторых видов достигает 2 м. Тело состоит из хоботка, короткого воротника и вытянутого туловища. Парные жаберные щели на передней части последнего и спинной нервный ствол указывают на близость к хордовым, однако нет третьего главного их признака — хорды. Сходство покрытых ресничками личинок — торнарии у полухордовых и бипиннарии у иглокожих — позволяет считать полухордовых промежуточным звеном между иглокожими и хордовыми. У полухордовых выделяют два класса, включающих около 100 видов.

Тип Хордовые. Для этих вторичнополостных животных характерны три главные особенности: 1) спинной нервный ствол в виде трубки; 2) хорда, служащая осевым внутренним скелетом (эндоске-

летом); 3) наличие хотя бы на ранней жизненной стадии жаберных щелей. Четвертый важный признак — расположенное в брюшной части тела сердце. Выделяют три (иногда — четыре) подтипа.

Подтип личиночдохордовых включает в себя морских животных диаметром от 1 мм до 40 см, одиночных или колониальных. Некоторые виды и все личиночные стадии — свободноплавающие, но известны и сидячие формы. У всех тело покрыто толстой прозрачной студенистой оболочкой — туникой. Личиночдохордовые — гермафродиты с половым или бесполом размножением. Некоторые виды размножаются почкованием.

К классу асцидий относятся одиночные и колониальные, сидячие на взрослой стадии, формы. Размножение как половое, так и бесполое — путем наружного почкования или образования геммул (внутренних почек).

Класс пелагических оболочников включает свободноплавающие формы, с бочонкообразным телом, которое опоясывают кольцевые мышцы. Сокращаясь, они выталкивают поступающую в тело воду из его заднего конца, обеспечивая движение вперед. Размножаются как половым путем, так и почкованием, при котором одно взрослое животное иногда образует тянущуюся за ним цепочку формирующихся особей.

Представители подтипа головохордовых — ланцетники — живут в песке на мелководье теплых морей. Тело — ланцетовидное с одной спиной и двумя расположенными по бокам брюшной стороны плавниковыми складками; хвост — позади анального отверстия. Длина тела — до 10 см. Ланцетники — раздельнополые существа.

Животные, относящиеся к подтипу позвоночных, отличаются от остальных хордовых по двум признакам: 1) у большинства хорда замещена сегментированной (членистой) костной структурой, называемой позвоночником; 2) головной мозг защищен костной черепной коробкой, поэтому позвоночных нередко называют черепными (Craniata), противопоставляя оболочникам и головохордовым. Это, как правило, крупные раздельнополые животные. Их делят на 7 классов.

Класс круглоротых, к которому относятся миксины и миноги, включает в себя самых примитивных позвоночных. Ни челюстей, ни парных плавников у круглоротых нет. Рот — в виде воронковидной присоски с роговыми зубами для соскабливания мягких тканей жи-

вотных, которыми они питаются. Тело мягкое цилиндрическое, без чешуи, покрытое слизью; сверху на голове находится непарная (срединная) ноздря. Сердце двухкамерное; черепных нервов — 8–10 пар; хорда сохраняется в течение всей жизни.

Класс хрящевых рыб включает многих морских хищников — акул, скатов и химер. Длина некоторых видов достигает 15 м. Скелет хрящевой. Хорда сохраняется на протяжении всей жизни. Как правило, присутствуют хвостовой плавник и парные брюшные и грудные плавники. Рот почти всегда расположен на брюшной стороне. Он вооружен челюстями с зубами, покрытыми эмалью; жаберных щелей — 5–7 пар, сердце двухкамерное; черепных нервов — 10 пар. Имеются зубовидные (плакоидные) чешуи, которые делают кожу шершавой.

Представители класса костных рыб характеризуются наличием костного скелета. У большинства видов — тонкие уплощенные чешуи. Рот, как правило, на переднем конце тела, с хорошо развитыми челюстями и зубами. Сердце двухкамерное. Жабры прикреплены к жаберным дугам в боковых жаберных полостях, прикрытых твердой жаберной крышкой. У большинства видов есть плавательный пузырь. Размеры костных рыб весьма разнообразны — от 1 см до 7 м. К этому классу относятся форель, сом, окунь и большинство других рыб, населяющих водоемы планеты. Известно примерно 25 тыс. видов.

К классу земноводных, или амфибий, помимо прочих животных, относятся лягушки, жабы, саламандры и червяги. Земноводные стали первыми позвоночными с четырьмя ногами для передвижения на суше (иногда ноги вторично утрачены) и первыми обладателями настоящих легких, позволяющих дышать воздухом. Это холоднокровные (эктотермные) формы, у которых температура тела зависит от условий среды (как и у всех животных, кроме птиц и млекопитающих). Кожа голая, более или менее влажная, участвующая в дыхании. Сердце трехкамерное, состоит из двух предсердий и желудочка; черепных нервов — 10 пар. За очень немногими исключениями земноводные — яйцекладущие, с развивающимися в воде личинками. Поэтому они живут, как правило, во влажных местах около водоемов.

Класс пресмыкающихся, или рептилий, включает в себя (в порядке усложнения организации) черепахи, ящерицы, змеи и крокодилы.

Они первыми полностью приспособились к жизни на суше. Кроме ног и легких, им свойственны: внутреннее оплодотворение; яйца, защищенные от высыхания известковой или кожистой оболочкой; сухая кожа, покрытая роговой чешуей. Черепных нервов — 12 пар. Сердце обычно трехкамерное (но с желудочком, разделенным неполной перегородкой). У крокодилов сердце четырехкамерное, с двумя предсердиями и двумя желудочками. Своим сородичам, жившим в мезозойскую эру (от 245 до 65 млн лет назад), современные пресмыкающиеся намного уступают в размерах и разнообразии.

Относящиеся к классу птиц животные отличаются от всех прочих наличием перьев. Они теплокровные (эндотермные), т. е., температура их тела практически постоянна независимо от условий среды. Передняя пара конечностей превращена в крылья, хотя у некоторых видов способность к полету вторично утрачена. Кости легкие и обычно полые. Зубов нет, хотя у ископаемых форм они были. У взрослых птиц сохраняется только правая дуга аорты; сердце четырехкамерное; органами дыхания служат легкие, связанные с расположенными по всему телу воздушными мешками. Черепных нервов — 12 пар. Оплодотворение у птиц внутреннее, но копулятивного (совокупительного) органа обычно нет. Все птицы — яйцекладущие; яичная скорлупа — известковая. Размеры самые разные — от колибри, массой около 3 г, до страусов, весящих 130–140 кг. Многие виды одомашнены, и птицеводство составляет важную отрасль сельскохозяйственного производства.

Характерные признаки представителей класса млекопитающие, или зверей, — волосяной (шерстный) покров и молочные железы, служащие для вскармливания потомства. Четыре конечности по-разному специализированы в зависимости от выполняемой ими функции. У большинства видов присутствуют ушные раковины и дифференцированные на несколько групп зубы. Органами дыхания служат только легкие, вентиляции которых способствует диафрагма (мышечная перегородка между грудной и брюшной полостями). Все виды — теплокровные. Сердце — четырехкамерное; во взрослом организме сохраняется только левая дуга аорты. Черепных нервов — 12 пар. Оплодотворение внутреннее, с помощью копулятивного органа (пениса). Млекопитающие очень различаются по размерам: от землероек, массой 1,5 г, до китов, длиной свыше 30 м и весящих до 120 т. Число современных видов — 4 тыс.

2.3. ЦАРСТВО ГРИБЫ

Грибы широко распространены в природе, но в биогеохимических процессах, протекающих в биосфере, наибольшее значение имеют представители этого царства, обитающие в почве. Большинство почвенных грибов представлено сапротрофами. Их основная функция в биогеоценозе — разложение мертвого органического вещества. Таким образом, грибы входят в блок редуцентов, выполняя, как правило, функцию первого звена в трофических цепях разлагателей углеродсодержащих органических соединений. Это связано с тем, что грибы способны к синтезу мощных гидролитических ферментов, с помощью которых осуществляется деструкция трудногидролизуемых субстратов. Именно грибы, в основном, разлагают целлюлозу и являются практически единственными деструкторами лигнина в биогеоценозах. Продукты разложения этих веществ переходят к следующим звеньям трофических цепей (чаще всего бактериям), которые завершают процессы деструкции. Соответственно грибы-сапротрофы играют основную роль в круговороте углерода в биосфере.

Большое значение в обеспечении растений минеральными элементами питания имеют симбиотрофные грибы. Симбиотрофы представляют собой группу, образующую симбиоз с растениями, который называется «микориза». Микориза может быть эктотрофной, когда гифы гриба не проникают в клетки корня растения, и эндотрофной, когда гриб образует структуры в клетках растения. Образование микоризы приводит к усилению роста и развития растений, а также повышению их продуктивности.

Отрицательное влияние на растения (как дикие, так и культурные) оказывают фитопатогенные грибы, которые, по современным оценкам, вызывают 80% болезней растений. Факультативные патогены могут существовать как сапротрофы, осуществляя полный цикл развития в почве, и только в определенных условиях переходят к паразитизму. облигатные патогены проходят полный цикл развития только с участием живого растения-хозяина. Связь с почвой у них ограничена: почва является средой сохранения их покоящихся структур.

У грибов — паразитов животных, в том числе и человека, — очень широкий круг хозяев. Считается, что более 80% человечества имеет

грибных паразитов. Как правило, это строго облигатные формы, которые без хозяина быстро переходят в анабиотическое состояние. При возобновлении благоприятных условий (контакт с новым хозяином) гриб снова начинает активно развиваться.

В почве также обитают хищные грибы, образующие специальные ловчие структуры, с помощью которых они охотятся на бактерий и мелких беспозвоночных, тем самым включаясь в трофические цепи. С другой стороны, грибной мицелий служит пищей для многочисленных обитателей почвы, имеющих разное таксономическое положение.

Грибы — это эукариотические организмы, не имеющие тканей. Их строение — мицелиальное. Мицелий бывает одноклеточным, и тогда грибной организм представляет собой огромную клетку. Мицелий может быть и многоклеточным, когда он разделен септами на отдельные клетки. По способу получения энергии грибы относят к гетеротрофам, а по типу питания — к осмотрофам, которые поглощают питательные элементы всей поверхностью тела. Имеются у грибов и уникальные, только им присущие черты. Это гетерокариоз, парасексуальный процесс, дикариотическая стадия в цикле развития. Грибная клетка имеет типичное для эукариотов строение.

Ученые-эволюционисты полагают, что грибы выделились в отдельный ствол еще до разделения живых организмов на животных и растений. Поэтому грибы несут общие черты как царства Plantae, так и царства Animalia.

Царство Грибы делится на отделы: слизевики и настоящие грибы.

Отдел Слизевики

Слизевики, или миксомицеты, — небольшая и очень своеобразная группа грибов. Слизевики не имеют настоящего мицелиального строения тела, а образуют так называемый плазмодий. Если плазмодий характеризуется полным отсутствием мицелия, то он представляет собой голую плазматическую массу, которая лишена клеточной стенки. Обычно такие грибы являются внутриклеточными паразитами и осуществляют питание всей своей поверхностью из клетки хозяина. Бывает плазмодий и другого типа: от основной округлой

клетки отходят короткие несептированные нити ризомицелия. В этом случае у гриба есть клеточная оболочка.

Многие слизевики — типичные водные организмы. Среди них есть паразиты, которые обитают на водорослях и нередко вызывают их массовую гибель. Есть и водные сапротрофы, которые разрушают остатки мертвых водорослей. Такие грибы являются важным звеном в цепи питания водных животных.

Среди слизевиков, обитающих в почве, много паразитов растений. В агроценозах они вызывают рак картофеля, черную ножку капусты, килу капусты и другие болезни.

Отдел Настоящие грибы

Класс Зигомицеты

Зигомицеты — небольшой по объему класс, включающий всего около 500 видов. Важнейшие представители зигомицетов: мукоровые, эндогоновые, энтомотрофные, зоопаговые.

Порядок Мукоровые. Большинство представителей порядка — типичные почвенные микромицеты. В основном они являются сапротрофами, которые живут на таких субстратах, как навоз и растительные остатки. Многие мукоровые обитают и в самой почве при условии, что она богата органическим веществом. Некоторые представители этого порядка обладают ферментами, которые расщепляют пектины. У других мукоровых синтезируются хитиназы, с помощью которых они разлагают хитин. И те, и другие обитают в почве на соответствующих субстратах.

Многие представители мукоровых используются в производстве для получения разных органических соединений. Так, *Rhizopus nigricans* является промышленным продуцентом фумаровой кислоты, которая, в свою очередь, применяется для производства картизона, используемого в фармацевтике.

Как и многие другие почвенные грибы, мукоровые способны образовывать органические кислоты: молочную, лимонную и альфа-кетоглутаровую. Следует отметить, что именно органические кислоты, которые выделяют почвенные микромицеты, выступают основным фактором, под действием которого разрушаются минера-

лы, содержащие калий и фосфор. Происходит так называемое биологическое выветривание. В результате этого процесса калий и фосфор поступают в почвенный раствор и становятся доступными для растений.

У человека некоторые представители родов *Mucor* и *Rhizopus* могут вызвать заболевание, связанное с поражением нервной системы.

Порядок Эндогоновые. Этот порядок представлен единственным семейством. Для многих эндогоновых характерны особые плодовые тела, которые находятся в почве. Эндогоновые грибы, как и мукоровые, являются сапротрофами. Однако все роды этого порядка содержат виды, образующие эндотрофную микоризу с травянистыми растениями. Таким образом, эндогоновые грибы являются основными симбионтами травянистых растений. Наиболее обильно эти грибы представлены в южных географических зонах — пустынных и полупустынных почвах.

Порядок Энтомофторовые. В этот порядок входят, главным образом, паразиты насекомых. Эти грибы способны вызывать болезни тлей, комаров, саранчи, мух, в результате которых происходит массовая гибель насекомых. Так, хорошо известна осенняя болезнь мух, возбудителем которой является гриб *Entomophthora muscae*.

Порядок Зоопаговые. Представители этого порядка — хищники, которые охотятся на почвенную нано- и микрофауну. В процессе эволюции у этих грибов выработались приспособления, которые помогают им охотиться. У некоторых зоопаговых грибов образуются ловчие кольца. С помощью ловчих колец грибы могут охотиться даже на такую крупную добычу, как нематоды. Представители других хищных грибов выделяют на поверхности мицелия капельки жидкости, которая привлекает амёб. Жидкость крайне липкая, и амёба приклеивается к мицелию. После этого гриб образует гаустории (проникающие гифы), которые внедряются в клетку амёбы, и потребляет вещества ее цитоплазмы.

Класс Аскомицеты

Аскомицеты — класс сумчатых грибов, который включает около 30 тыс. видов. Общий признак всех аскомицетов — образование в результате полового процесса сумок, или асков, содержащих обычно по 8 аскоспор. Споры прорастают в многоклеточный мицелий,

на котором может осуществляться бесполое спороношение. У примитивных сумчатых грибов аски развиваются прямо на мицелии. У высших аскомицетов одновременно с образованием сумки происходит ее оплетение мицелием, формирующим псевдопаренхимную ткань. Из этой ткани развивается плодовое тело, в результате чего сумка оказывается внутри плодового тела.

Роды *Penicillium* и *Aspergillus*. Практически при анализе любой почвы в посевах обнаруживаются представители этих родов. Большинство из них являются типичными почвенными сапротрофами и активными разлагателями органического вещества. Помимо этого, аспергиллы активно продуцируют органические кислоты, участвуют в биологическом выветривании, а также в процессах почвообразования. И пенициллы и аспергиллы могут развиваться на поверхности плодов и овощей, выступая как слабые паразиты. Они почти не наносят вреда живым плодам, но приносят много неприятностей при их хранении, т. к. вызывают порчу продукции.

Пенициллы и аспергиллы широко используются в качестве продуцентов антибиотиков в промышленности. Именно они синтезируют наиболее часто употребляемые лекарства: пенициллин, цефалоспорины, гризеофульвин, цитринин и т. д. Некоторые представители этих родов образуют сильнодействующие токсины группы афлотоксинов, рубротоксинов и др. Многие виды этих родов относят к грибам, условно патогенным для человека. Например, аспергиллы могут вызывать тяжелые заболевания внутренних органов человека и животных — аспергиллезы.

Род *Gymnoascus*. Представители этого рода в конидиальной стадии выполняют очень важную функцию в биогеоценозе: они разлагают роговое вещество животных, содержащее кератин. Это перья, волосы, рога, копыта и т. п., которые относятся к трудногидролизуемым субстратам. Разлагать и, следовательно, утилизировать такие субстраты могут очень немногие микроорганизмы. В сумчатой стадии многие представители этого рода выступают как дерматофиты и вызывают кожные болезни человека и животных.

Род *Chaetomium*. Эти грибы имеют аски характерного строения: вытянутый перитеций, который часто покрыт завитыми волосками. Обитают представители этого рода в почве, на соломе, навозе и сходных с ними субстратах. Грибы обладают очень мощными целлюлозолитическими ферментами, с помощью которых гидролизу-

ют наименее доступную целлюлозу древесины, выполняя важную функцию в биогеоценозе.

Класс Базидиомицеты

Базидиомицеты — класс наиболее высокоорганизованных грибов. Их характерный признак — образование половых базидиоспор на специализированных структурах, носящих название базидий. Базидии развиваются в результате полового процесса. У базидиомицетов формируется дикариотический мицелий, который может существовать очень долго и пронизывать почву, древесину или ткани растения-хозяина. В подстилке часто образуются микроскопические ризоморфы — пучки гиф, окруженные «корой».

У большинства базидиомицетов базидии располагаются на поверхности или внутри плодовых тел. Плодовые тела — однолетние или многолетние. Они очень разнообразны по форме: от микроскопических до крупных, составляющих десятки сантиметров в диаметре и весом более килограмма, а иногда и более 10 кг. Конидиальное бесполое спороношение у базидиомицетов встречается редко.

Класс базидиомицетов разделяется на 3 подкласса: *Holobasidiomycetidae*, *Heterobasidiomycetidae*, *Teleomycetidae*.

В данном пособии рассматривается только подкласс *Holobasidiomycetidae* как наиболее широко представленный. В него входят 2 группы: гименомицеты и гастеромицеты.

Гименомицеты. К гименомицетам относят грибы, хорошо известные в быту. Это пластинчатые и непластинчатые грибы.

Семейство Рогатиковые. Характерная черта этого семейства — коралловидное ветвление плодового тела, однако есть виды с булавовидными и цилиндрическими телами. Гимений у многих представителей рогатиковых покрывает все плодовое тело и отсутствует только у основания. Консистенция тел — мясистая, кожистая, иногда хрящеватая. Есть съедобные виды. Основная масса рогатиковых — сапротрофы, которые живут на растительном опаде. Однако есть виды, паразитирующие на диких и культурных растениях.

Семейство Лисичковые. Представители этого семейства имеют воронковидные или трубковидные плодовые тела и образуют гимений на наружной стороне плодового тела. Два основных рода лисичковых имеют мясистые плодовые тела и съедобны. Все представи-

тели лисичковых — сапротрофы. Съедобные лисичковые образуют микоризу с сосной.

Семейство Трутовиковые. Многие представители трутовиковых вызывают корневые гнили и болезни лесных деревьев. Но много и таких, которые в биогеоценозе ответственны за разложение древесного опада. Они обладают мощным комплексом соответствующих ферментов, разрушающих лигнин и целлюлозу. Трутовиковые грибы являются почти монополярными разрушителями лигнина.

Хорошо известны и представители других семейств гименомицетов. К порядку агариковых относятся луговой опенок и шампиньон, а также гриб *Psilocybe mexicana*, продуцирующий галлюциноген. Этот гриб считался священным у древних ацтеков и использовался в ритуальных обрядах. Алкалоид псилоцибин, который выделен из этого гриба, используют для лечения шизофрении.

К семейству болетовых относятся самые вкусные грибы: белый гриб, подберезовик и масленок.

В семействе мухоморовых наиболее известным является род мухоморов. Большинство видов этого рода — ядовитые грибы. Такие представители, как бледная поганка и белая поганка, — смертельно ядовиты.

Представители семейства сыроежковых широко распространены в разных типах лесов. Среди сыроежковых много съедобных видов.

Гастеромицеты. Представителей гастеромицетов часто называют — «грибы-цветы». У этих грибов плодовое тело имеет хорошо выраженную оболочку, которая называется перидием. Разрастание перидия и придает грибам такие красивые формы. Почти все гастеромицеты — почвенные сапротрофы. Лишь немногие встречаются в гнилой древесине. У некоторых видов известна способность к микоризообразованию.

Порядок Дождевиковые (дождевики и звездовики). Хорошо известен дождевик шиповатый — один из самых распространенных видов, встречающихся на континенте. В молодом возрасте этот гриб съедобен до тех пор, пока не созреют споры, которые образуют пылящую массу.

Род *Geastrum* — звездовик, или земляная звездочка. Перидий этого гриба состоит из нескольких слоев. Наружный слой к моменту

созревания растрескивается и напоминает звезду. Лопастни звезды отгибаются вниз. На вершине внутреннего слоя перидия возникает отверстие, через которое рассеиваются споры. Один из представителей звездовиков — *Langermania gigantea* — имеет самые крупные плодовые тела среди грибов.

Порядок Гнездовиковые. Названы они так потому, что их плодовые тела содержат маленькие твердые структуры, похожие на яйца в птичьих гнездышках. Эти структуры называются «передидии». В них созревают базидиоспоры. При созревании общий передидий плодового тела раскрывается на вершине, и передидии обнажаются в виде маленьких белых ячеек. И звездовики, и гнездовики преимущественно встречаются на гнилой древесине и принимают участие в ее разложении.

Класс Несовершенные грибы

В настоящее время имеется очень обширная группа грибов, которые по всем признакам должны быть отнесены к аскомицетам, но у которых не обнаружена сумчатая стадия, т. е. не найден половой процесс. При этом невозможно сказать, что у этих грибов полового процесса нет вообще или он просто не найден. Такие грибы выделены в отдельную группу, которая получила название «несовершенные грибы». К несовершенным также относятся грибы, которые не имеют никакого спороношения. Они развиваются в виде стерильного мицелия и размножаются только вегетативно.

Многие несовершенные грибы — сапротрофы, активно участвующие в разложении органического вещества в почве. Учитывая их повсеместное распространение, нельзя недооценить их вклад в биологический круговорот. Однако к несовершенным грибам относится и самая многочисленная группа возбудителей болезней растений. Большинство фитопатогенов этой группы — факультативные паразиты или факультативные сапротрофы. Поэтому болезни, вызываемые несовершенными грибами, в основном проявляются на ослабленных растениях.

Большинство представителей класса способны проходить полный цикл развития без участия растения. Цикл развития состоит из прорастания споры, образования новых гаплоидных спор, их прорастания и т. д. Паразитируя на растении, гриб формирует ми-

целий в тканях хозяина и образует споры. Цикл может повториться несколько раз. Несовершенные грибы образуют несколько типов спор. Все грибные структуры, включая мицелий, могут быть инфекционным началом и вызвать болезнь. Из-за огромного количества инфекционных единиц в почве с фитопатогенными несовершенными грибами бороться крайне сложно.

Симптомы заболеваний, которые вызывают несовершенные грибы, могут быть самыми различными — гнили, пятнистости, язвы, увядание и др.

Род *Fusarium* широко распространен в почве. Содержит как сапротрофные, так и патогенные виды. Представители этого рода поражают широкий круг растений, в том числе и культурных. Так, очень многие фузарии вызывают корневые гнили злаков, которые развиваются на проростках и взрослых растениях. Кроме того, некоторые виды фузариев могут вызывать болезнь зерна. Это чревато не только снижением урожая, но и получением зерна, которое опасно употреблять в пищу. Многие фузарии продуцируют токсины, которые накапливаются в зараженном зерне и могут вызвать отравление. Есть виды, вызывающие заболевания земляники, томатов, огурцов и других овощных культур.

Грибы рода *Botrytis* поражают капусту, морковь, виноград, землянику, вызывая серую гниль. Гнили томата, подсолнечника и других культур также вызывают грибы рода *Sclerotium*. Увядание хлопчатника, овощных и плодовых культур связано с жизнедеятельностью грибов рода *Verticillium*. Грибы рода *Monilia* заражают плодовые деревья, вызывая плодовую гниль и монилиоз. Это далеко не полный перечень фитопатогенов, относящихся к несовершенным грибам. Их широкое распространение в агроценозах вынуждает использовать целый ряд пестицидов, без которых резко снижается урожай сельскохозяйственных культур.

2.4. ЦАРСТВО ПРОКАРИОТЫ

Прокариоты, по-видимому, были одними из первых живых организмов биосферы. Обладая удивительным разнообразием процессов метаболизма, бактерии, в известной степени, сформировали ту биосферу, в которой мы обитаем. Именно благодаря прокариотам была создана кислородная атмосфера, что повлекло за собой появ-

ление фотосинтезирующих растений и определило ход эволюции на планете. Глобальные процессы в биосфере связаны с деятельностью бактерий, прежде всего тех, которые обитают в почве. Так, почвенные прокариоты осуществляют азотфиксацию и другие стадии цикла азота. В результате трансформации азотсодержащих соединений растения получают макроэлемент питания — азот. Стадия денитрификации замыкает цикл этого элемента, вследствие чего поддерживается газовый состав атмосферы. Основная роль принадлежит бактериям в осуществлении циклов серы и железа. Также они участвуют в трансформации фосфора в биосфере. Разложение органического вещества в анаэробных условиях происходит благодаря деятельности исключительно бактерий. Бактериальный окислительный фильтр предотвращает поступление токсичных газов из анаэробной зоны в атмосферу. Почвенная ризосферная микрофлора оказывает непосредственное влияние на рост, развитие и продуктивность растений благодаря выделению витаминов и других биологически активных веществ.

Наряду с этим, среди бактерий много фитопатогенов и патогенов животных, в том числе и человека.

В строении прокариот установлено много специфических особенностей. Главная особенность — отсутствие ядра, отграниченного от цитоплазмы двойной мембраной. Отсутствует также ядрышко, хромосом — всего одна. Хромосома представлена в виде кольцевой молекулы двухцепочечной ДНК. Наблюдаются отличия в строении мембранных структур: отсутствуют эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы; в протопласте нет митохондрий и хлоропластов. Многие бактерии образуют споры, которые обладают уникальной устойчивостью к неблагоприятным условиям. Некоторые споры переносят кипячение в течение часа и не теряют жизнеспособность. Очень стойки споры к высушиванию. Это связано с наличием особого слоя — кортекса.

Все прокариоты делятся на 4 группы по признаку строения наружных покровов.

1. Грациликуты.
2. Фирмакуты.
3. Молликуты.
4. Мендозикуты.

Первые три группы относятся к эубактериям, четвертая — к архебактериям.

Грациликуты

Клеточная стенка грациликут состоит из муреина; поверх муреинового слоя имеется наружная мембрана, которую сверху покрывает слой белка и/или гликопротеида; между цитоплазматической мембраной и слоем муреина находится цитоплазматическое пространство. Бактерий с таким строением клеточной стенки относят к грамотрицательным. Это наиболее обширная и разнообразная группа, объединяющая фототрофных и хемотрофных бактерий. Среди них есть сапротрофы, олиготрофы, внутриклеточные паразиты других бактерий, патогенные для человека, животных и растений формы. В пособии рассматриваются наиболее широко представленные в почве бактерии, которые выполняют ряд важных функций.

Фототрофные бактерии. Эти бактерии способны к фотосинтезу. Они делятся на две группы — с кислородным фотосинтезом, как у растений, и бескислородным. К первым принадлежат цианобактерии, ко вторым — пурпурные и зеленые бактерии. Цианобактерии — обычные обитатели почв. Кроме того, они обитают в водоемах, на рисовых полях и на скалах. Встречаются одноклеточные и многоклеточные организмы. Многоклеточные цианобактерии представлены нитчатыми формами, образованными цепочками клеток. Благодаря способности к азотфиксации они обитают на бедных почвах, где другие микроорганизмы не могут распространяться. Некоторые виды цианобактерий вступают в симбиоз в составе лишайников.

Пурпурные и зеленые бактерии — обитатели морских и пресных водоемов. Многие из них способны фиксировать азот. В почве они не встречаются.

Хемотрофные бактерии. Эти бактерии широко представлены в почве, где населяют микрзоны с легкодоступным органическим веществом. Большинство из них не способно к гидролизу полимеров. Таких бактерий очень много в прикорневой зоне и на самих корнях.

Псевдомонады (род *Pseudomonas*). Одна из наиболее широко представленных групп почвенных бактерий. Особенно много псевдомо-

над в ризосфере растений. Это палочковидные, подвижные (с одним жгутиком) аэробы. Среди псевдомонад есть денитрификаторы, водородные, нитритные и серные бактерии. Для псевдомонад характерно выделение антибиотиков во внешнюю среду, что позволяет им успешно конкурировать в борьбе за источники питания с другой почвенной микрофлорой. Многие псевдомонады вызывают болезни растений.

Азотобактерии (род *Azotobacter*). Это крупные палочки с перитрихальным типом жгутиков. Многие представители покрыты слизистой капсулой. При старении покрываются дополнительными покровами и образуют цисты. В виде цист азотобактерии переживают засушливый период в почве. Азотобактерии — свободноживущие аэробные азотфиксаторы. Именно они снабжают азотом небобовые растения. Хотя эффективность их азотфиксации ниже, чем у симбиотических клубеньковых бактерий, благодаря широкому распространению и высокой численности азотобактерии обеспечивают азотом почву всех фитоценозов.

Клубеньковые бактерии (род *Rhizobium*). Это подвижные палочки, не образующие спор. Клубеньковые бактерии живут в свободном состоянии в почве, но способны проникать в корневые волоски бобовых растений и формировать симбиоз. Под влиянием бактерий ткань корня разрастается и образует клубеньки. Бактерии размножаются в клубеньках корня и превращаются в бактериоиды. На стадии бактериоидов они способны фиксировать азот. Азотфиксация осуществляется в нитрогеназном комплексе бактериальной клетки. От растения клубеньковые бактерии получают доступный углерод.

Энтеробактерии. Бактерии представляют собой палочковидные, подвижные или неподвижные клетки. У подвижных форм — перитрихальное жгутикование. К энтеробактериям относятся представители нормальной кишечной микрофлоры млекопитающих (*Escherichia coli*); возбудители кишечных инфекций из родов *Salmonella* и *Shigella*; эпифитные и патогенные для растений бактерии (род *Erwinia*); сапротрофные обитатели воды и почв. Многие энтеробактерии способны осуществлять муравьинокислое брожение.

Почкующиеся бактерии. Своеобразная группа бактерий, которые размножаются почкованием. У некоторых из них — почки сидячие (род *Nitrobacter*), у других они образуются на выростах — стебельках (род *Nyctomicrobium*). Нитробактер относится к группе нитрифи-

цирующих микроорганизмов. Гифомикриобиум — факультативный метилотроф, способный также к денитрификации.

Миксобактерии и цитофаги. Это так называемые слизиобразующие бактерии. Отличаются сложным циклом развития с образованием плодовых тел. Вегетативные клетки способны передвигаться по субстрату, образуя плотные слизистые тяжи. Благодаря слизи, клетки слипаются и формируют плодовые тела разной формы и цвета. Клетки в созревших плодовых телах превращаются в миксоспоры, которые на свежем субстрате прорастают и дают начало новой бактерии. Миксобактерии распространены в почве, на навозе животных, на коре деревьев. Они важные разлагатели целлюлозы. Некоторые живут в почве за счет других бактерий, вызывая их лизис экскретируемыми ферментами.

Особую группу миксобактерий составляют цитофаги, убивающие цианобактерий. Цитофаги выделяют литические ферменты, растворяющие клеточные стенки цианобактерий. Цитофаги не образуют плодовых тел. Их клетки — тонкие заостренные палочки. Размножаются путем образования длинных перетяжек. Цитофаги — наиболее активные среди бактерий разлагатели целлюлозы в почве. Они способны к разложению и других полисахаридов, например хитина.

Стебельковые бактерии. Имеют характерный признак — вырост (простека) в виде стебелька. Типичный представитель — род *Caulobacter*. Стебельковые бактерии имеют уникальный жизненный цикл: в клетке появляется сначала жгутик, а на противоположном полюсе образуется простека. На кончике простеки находится фиксатор, состоящий из пластинок липкого материала. При делении получаются две неравноценные клетки — одна с простекой, а другая — со жгутиком. Клетка с простекой продолжает делиться, а клетка со жгутиком плавает до тех пор, пока не потеряет его. Затем она формирует простеку и только после этого начинает делиться. Встречаются стебельковые бактерии преимущественно в илах и торфах.

Спириллы и другие изогнутые бактерии. Бактерии имеют форму изогнутых или спиральных клеток. Настоящие спириллы снабжены одним жгутиком или пучком жгутиков и очень подвижны. Среди них есть патогены и сапротрофы, живущие в местах скопления животных и растительных остатков. Некоторые виды — автотрофы, окисляющие молекулярный кислород.

На корнях многих растений обитают спириллы с высокой азот-фиксирующей способностью — представители рода *Azospirillum*. Они не образуют симбиоза с растениями и относятся к ассоциативным азотфиксаторам. Другие бактерии этой группы имеют клетки в виде запятой или полукольца (вibriоны). Среди вibriонов встречаются активные разлагатели целлюлозы (род *Cellvibrio*), а также бактерии, осуществляющие восстановление сульфатов (род *Desulfovibrio*). Некоторые спириллы имеют бобовидные клетки (род *Renobacter*), наполненные газовыми вакуолями, что обеспечивает их перемещение по почвенным капиллярам.

Многие представители этой группы являются олиготрофами, т. е. живут в условиях низкого уровня элементов питания. На богатых питательных средах они претерпевают патологические изменения.

Спирохеты. Бактерии представляют уникальную группу, обладающую особым механизмом подвижности и необычной формой. Клетки спирохет очень длинные, до 500 мкм, при толщине 0,1–0,6 мкм. Вокруг протопласта обвивается опорная нить, состоящая из фибрилл, гомологичных жгутикам. Снаружи протопласт вместе с фибриллами одет оболочкой. Клетки винтообразно передвигаются в жидкости благодаря сократительной деятельности осевой нити. Спирохеты распространены в загрязненных водоемах, в иловых отложениях, реже — в почвах. Существуют паразиты членистоногих, других беспозвоночных, крупных животных и человека.

Бделловibriоны. Второе название этой группы — вibriоопиявки, которые пожирают бактерий и являются их облигатными паразитами. Бделловibriоны внедряются в периплазматическое пространство других бактерий, растут, приобретают форму длинной спириллы, а затем делятся сразу на несколько клеток. Клетки формируют жгутики, выходят из тела хозяина и активно набрасываются на новых бактерий.

Фирмакуты

Клеточная стенка фирмакут состоит из толстого слоя муреина. У некоторых бактерий муреин покрыт слоем белка. Внешняя мембрана отсутствует. Если бактерии подвижны, то перемещаются благодаря жгутикам, которые многочисленны и расположены по всей поверхности клетки. Прокариот с таким строением клеточной

стенки относят к грамположительным. К этой группе относятся все бактерии с эндогенными спорами и актиномицеты. Общее их разнообразие меньше, чем у грамотрицательных прокариот.

Грамположительные бактерии составляют огромную массу почвенных бактерий. Среди них мало патогенных форм, нет внутриклеточных паразитов, не обнаружено автотрофных фото- или хемосинтетиков.

Бациллы (род *Bacillus*). Это аэробные свободноживущие или иногда облигатно-патогенные организмы палочковидной формы, обладающие подвижностью. Все бациллы — гетеротрофы.

В почве бациллы участвуют во многих процессах, связанных с разложением разных органических субстратов — белков, крахмала и др. Бациллы вызывают аммонификацию белков, мочевины, мочевой кислоты, разложение фосфорорганических соединений. Есть среди них и патогенные для человека виды, например возбудитель сибирской язвы *B. anthracis*.

Среди бацилл встречаются энтомопатогенные виды, которых используют для борьбы с вредными насекомыми.

Анаэробные спорообразующие бактерии. Анаэробные прокариоты были впервые описаны Пастером как возбудители маслянокислого брожения. Это было большое открытие — обнаружение жизни без участия свободного кислорода.

Наиболее часто в почве встречаются представители рода *Clostridium*. Среди них можно выделить несколько групп согласно функциям, которые эти бактерии осуществляют в почве.

1. Сбраживающие простые сахара, крахмал, пектин (сахаролитические). Многие представители этой группы способны активно фиксировать азот.

2. Разлагающие в анаэробных условиях белки и вызывающие гниение. Среди них — возбудители раневых инфекций (столбняка, гангрены) и пищевых отравлений (ботулизма).

3. Пуринолитические — сбраживающие азотсодержащие циклические соединения (пурины и пиримидины).

4. Сульфатредуцирующие — окисляющие органические кислоты или водород с использованием сульфатов в качестве акцепторов водорода.

Роль анаэробов в круговороте веществ на Земле очень велика. Они участвуют в превращениях углерода, азота, серы.

Коринеподобные бактерии. Представители этой группы характеризуются плеоморфным ростом: кокк-палочка-кокк. Коринебактерии не имеет определенного таксономического статуса. Многие виды коринебактерий — постоянные обитатели почв, подстилок живых или мертвых растительных субстратов.

Родоккокки. Широко распространены в почвах, загрязненных нефтью, в пластовых водах нефтяных и газовых месторождений.

Артробактерии. Типичные представители сапротрофного блока почвы. В виде кокков эти бактерии существуют только в определенных периоды жизни. На свежих питательных средах они удлиняются, превращаясь в палочки, которые при делении резко изгибаются под углом. Артробактерии — гетеротрофы, которые участвуют в процессах минерализации органического вещества в аэробных условиях. Их доля обычно возрастает в почвах, бедных свежими органическими остатками. Эти бактерии составляют основную массу микробного населения почв тундры, высокогорных районов и пустынь.

Актиномицеты. Разветвленные или мицелиальные бактерии разной степени морфологической дифференциации. Они сходны между собой по биохимическим показателям: высокому содержанию гуанин–цитозин пар в ДНК, составу рибосомальных РНК и другим признакам. Размножаются актиномицеты фрагментами мицелия и спорами. Споры чаще неподвижные, но у некоторых имеются жгутики, и они активно передвигаются.

К наименее дифференцированным актиномицетам относятся нокардии. Они образуют мицелий, который распадается на отдельные фрагменты и, далее, на кокки. Эти бактерии участвуют в минерализации органического вещества в почве на поздних стадиях сукцессии. Нокардии способны разлагать сложные соединения, в том числе гуминовые кислоты.

Существуют патогенные актиномицеты, поражающие животных и человека, а также эндопаразиты растений.

Наиболее полно изучены полиспоровые актиномицеты, особенно род *Streptomyces*. Представители этого рода более других распространены в почвах. Они входят в группу разлагателей сложных органических веществ. Почти все актиномицеты — свободноживущие организмы. В почвах они образуют мицелий в микроразнообразиях с высокой концентрацией органических веществ.

Молликуты (Микоплазмы)

От истинных бактерий микоплазмы отличаются тем, что не имеют ригидной клеточной стенки, ее роль выполняет особо прочная цитоплазматическая мембрана. Вследствие этого форма их клеток очень изменчива. Отсутствие клеточной стенки связано с неспособностью микоплазм синтезировать предшественники пептидогликана — муравовую и диаминопимелиновую кислоты. Пограничный слой клеток микоплазм представляет собой мембрану, которая содержит стерины, в частности эргостерин. Однако микоплазмы сами не в состоянии синтезировать стерины, в которых нуждаются. Поэтому они вынуждены потреблять стерины других обитателей почвы, с которыми находятся в контакте.

Размножаются микоплазмы неправильным делением. В результате этого в культуре наблюдаются клетки разной формы и размера. Микоплазмы способны образовывать клетки настолько мелкие, что они не видны в световой микроскоп. Эти бактерии можно считать самыми мелкими из известных микроорганизмов: они мельче, чем крупные вирусы. Тем не менее, их геном типично прокариотический, хотя имеет значительно меньшую массу, чем, например, геном *Escherichia coli*.

Систематика микоплазм разработана слабо. В настоящий момент используются биохимические методы для определения таксономического положения представителей этой группы.

Распространены микоплазмы на растениях и животных, обитают в сточных и чистых водах. Микоплазмы — типичные представители почвенного бактериального ценоза.

Многие бактерии этой группы живут как комменсалы, не принося ни вреда, ни пользы растениям и животным, на которых они обитают. Однако среди микоплазм обнаруживаются и многочисленные паразиты, которые вызывают болезни растений, животных и человека. У человека эти бактерии могут вызвать пневмонию. Известны микоплазмы, вызывающие болезни растений: столбур томатов, бледно-зеленую карликовость пшеницы и др. Довольно часто микоплазмы встречаются в телах нематод и грибов, хотя зачастую трудно сказать, всегда ли они являются в этих случаях паразитами.

Мендозикуты (Архебактерии)

Архебактерии — прокариоты с разной структурой наружных покровов. Муреин отсутствует. У некоторых из них есть псевдомуреин, у других — клеточная стенка состоит из глобулярных белков или гликопротеидов.

Таксономический статус этих уникальных микроорганизмов вызывает у исследователей постоянные сомнения, но многие ученые сходятся во мнении, что это самостоятельная группа самого высокого ранга — царство. Такой вывод сделан на основании того, что архебактерии коренным образом отличаются от всех прокариот структурой рибосомальной РНК.

Отличаются архебактерии от остальных прокариот и по другим признакам. Архебактерии не обладают сложной организацией клетки и не имеют сложных циклов развития, как многие истинные бактерии. Среди этой группы нет патогенных и паразитических видов. Такая ситуация объясняется тем, что архебактерии не способны к синтезу внеклеточных гидролитических ферментов, которые необходимы для разрушения клеточной стенки хозяина.

Другая отличительная особенность этой группы — удивительная выживаемость и адаптивность к экстремальным условиям окружающей среды. К архебактериям относятся наиболее экстремальные формы термоацидофильных и галофильных организмов, которые известны на планете.

Большинство представителей архебактерий участвуют в процессах синтеза метана, окислении и восстановлении серы и железа. Это метаногенные, сероокисляющие и серовосстанавливающие микроорганизмы. Чрезвычайно важна функция метаногенных бактерий в почве. Метаногенные архебактерии играют одну из основных ролей в разложении органики в анаэробных условиях. Они относятся к вторичным анаэробам, которые завершают процесс редукции органического вещества образованием метана. Сероокисляющие аэробные архебактерии участвуют в окислении серы и закисного железа. Процессы окисления эти бактерии проводят в термоацидофильных условиях при pH 3 и температуре — 70–75°C. Не менее удивительны и серовосстанавливающие архебактерии, которые восстанавливают элементарную серу до сероводорода. Этот процесс бактерии осуществляют в основном в сернистых гидротермальных

источниках при температуре кипения воды. Более того, обнаружены некоторые виды археобактерий, для которых температурный оптимум лежит в пределах от 85 до 105°C.

Галобактерии участвуют в цикле азота и углерода в экосистемах с сильно засоленными почвами. Галофильные археобактерии распространены в солончаках и морских отложениях. Это экстремальные галофиты с оптимумом концентрации KCl в среде — 20–25%. Некоторые виды относятся к алкалофилам и живут в среде сильного содового засоления. Соответственно, они распространены в сильно щелочных почвах. Все галобактерии являются аэробами или факультативными анаэробами.

2.5. ВИРУСЫ

В 1892 г. русский микробиолог Д. И. Ивановский открыл болезнетворные организмы, которые проходили через бактериальные фильтры, т.е. были мельче, чем бактерии. За этими организмами закрепилось название «фильтрующиеся вирусы» или просто «вирусы».

Вирусы отличаются от других микроорганизмов рядом особенностей. Они содержат нуклеиновую кислоту только одного типа — ДНК или РНК. Для репродукции вируса необходима только нуклеиновая кислота, при этом вирусы не способны размножаться вне живой клетки. Таким образом, вирусы не являются самостоятельными организмами. Развитие вируса приводит к гибели клетки-хозяина. Вне клетки вирусы существуют в виде вирусной частицы — вириона.

Вирусная частица (вирион) состоит из ДНК или РНК, которая окружена белковой оболочкой. Эту оболочку называют капсидом, в свою очередь состоящим из субъединиц — капсомеров. Капсид чаще всего имеет симметричное строение. Различают два вида симметрии — спиральную и кубическую.

Капсид с нуклеиновой кислотой называется нуклеокапсидом. Нуклеокапсид может быть голым либо окружен белковой оболочкой.

Размножение вирусов происходит внутри клеток хозяина и напоминает процесс почкования. При этом наружная оболочка вирусной

частицы образуется из мембраны клетки-хозяина и может быть модифицирована включением в нее белков вирусного происхождения.

Вирусы распознаются по последствиям своего развития в клетках хозяина. Они разрушают целые комплексы клеток, что ведет к поражению тканей. В результате образуются некротические пятна или зоны лизиса. Обычные хозяева вирусов — это растения, животные и микроорганизмы.

Вирусы растений называют фитопатогенными. Их генетическим материалом чаще всего служит РНК. Фитопатогенные вирусы не способны активно внедряться в растение и проникают внутрь растительных клеток через повреждения. Такие повреждения могут быть вызваны дождем, градом, ветром, а также трением листьев друг о друга. Переносчиками многих фитопатогенных вирусов служат насекомые. Питаясь на больных растениях, они подхватывают вирусы своим ротовым аппаратом и переносят их на здоровые растения.

Вирусы вызывают у растений множество болезней и приносят большой вред сельскохозяйственным культурам, снижая их урожай. Ситуация усугубляется тем, что эффективных мер борьбы с вирусами пока нет. Наиболее успешным способом снижения распространения вирусных инфекций в агроценозах является уничтожение насекомых-переносчиков.

У людей и животных вирусы вызывают такие болезни, как оспа, ветрянка, корь, бешенство, полиомиелит, гриппозные инфекции, насморк и т. д. Так же, как и у растений, эти болезни передаются при контакте либо через насекомых.

Генетическим материалом патогенных для человека вирусов может быть как ДНК, так и РНК. При этом ДНК почти всегда представлена двойной спиралью, а РНК почти всегда состоит из одной полинуклеотидной цепи.

Вирусы, поражающие бактерии, называются бактериофагами. Едва ли существует бактерия, для которой в природе нет подходящего бактериофага. В благоприятных условиях бактериофаги способны лизировать все имеющиеся клетки бактерий. Генетический материал бактериофагов представлен ДНК или РНК. При этом ДНК может быть одноцепочечной или двухцепочечной, тогда как РНК всегда одноцепочечная. Наиболее изучены колифаги, о строении которых исследователи имеют достаточно детальное представление. Колифаг

состоит из полиэдрической головки и хвоста (отростка), длина головки и хвоста примерно одинакова. Головка состоит из капсомеров и внутри содержит ДНК. Хвост состоит из трех частей, внутренняя его часть представляет собой полый стержень, покрытый сократительным чехлом. На конце стержня находится базальная пластинка с шипами и нитями.

Фаги неподвижны. Случайно сталкиваясь с бактериальными клетками, они прилипают к их поверхности в результате адсорбции. Следующая стадия — инъекция вирусного ДНК в бактериальную клетку в результате сокращения чехла хвоста. Через непродолжительное время начинается активный синтез фаговой ДНК синтетическим аппаратом бактерии. Одновременно с этим клетка-хозяин синтезирует белки, необходимые для построения оболочки фага. На заключительном этапе ДНК фага соединяется с белком оболочки, и образуются зрелые фаговые частицы. Затем под действием фагового фермента — лизоцима — клеточная стенка бактерии размягчается, разрывается, и новые фаги освобождаются.

Глава 3. БИОКОСНЫЕ СИСТЕМЫ БИОСФЕРЫ

Для биосферы характерны так называемые биокосные системы, где живые организмы и неорганическая материя тесно связаны и взаимообусловлены. Биокосные системы — естественно-исторические образования, сформировавшиеся в конкретной геохимической обстановке при участии живого вещества. Для биокосных систем характерно взаимопроникновение живых организмов и неорганической (косной) материи. В ходе кругооборота биокосные системы не возвращаются в прежнее состояние, для них характерно поступательное развитие.

К низшему уровню организации биокосных систем относятся почвы, илы, коры выветривания, водоносные горизонты, к более высокому — ландшафты. Еще более высокий уровень организации имеют системы бассейнов рек, морей и океанов. Биосфера в целом представляет собой наивысший уровень организации биокосной системы.

Все биокосные системы богаты энергией, в них осуществляется круговорот элементов, накапливается информация. Геохимическое своеобразие таких систем определяется сочетанием биогенной, физико-химической и механической миграции элементов. Изучение геохимии биокосных систем привело к оформлению научных направлений, нашедших практическое применение в геохимии почв, кор выветривания, осадочных пород, гидрогеохимии, геохимии ландшафта, геохимии океана и др. Во всех этих науках видное место занимают вопросы биогенной миграции элементов — приложение биогеохимических идей Н. И. Вернадского к изучению конкретных природных систем.

3.1. БИОКОСНЫЕ СИСТЕМЫ ГИДРОСФЕРЫ

Гидросфера — это жидкая оболочка Земли, представляющая собой совокупность океанов, морей, озер, рек и ледяных покровов. Она занимает 70% земной поверхности и расположена между атмосферой и литосферой. Общий объем гидросферы оценивается в 1370 млн км³. Объем Мирового Океана составляет 1338 млн. км³, т. е. 96,9% всех вод на Земле. Среди остальных вод первое место принадлежит водам, аккумулированным в ледниковых покровах Антар-

ктики и Арктики. Величина их оценивается в 24 км^3 , что составляет 69% всех земных пресных вод, или 1,65% воды биосферы. В руслах рек всего мира содержится около 2120 км^3 воды, в озерных водоемах — $176,4 \text{ тыс. км}^3$. В атмосфере в виде водяного пара сосредоточено 129 тыс. км^3 воды. Объем подземных вод составляет $23,4 \text{ млн м}^3$. Объем воды в живых организмах — 1120 км^3 .

3.1.1. ОКЕАН

Основная масса природных вод сосредоточена в Мировом Океане (океаносфере). Морская вода представляет собой раствор, в 1 кг которого содержится в среднем 35 г вещества (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Средний химический состав морской воды

Элемент	Содержание, %	Элемент	Содержание, %	Элемент	Содержание, %
O	85,7	F	$1,3 \cdot 10^{-4}$	Sn	$3,0 \cdot 10^{-7}$
H	10,8	Si	$3,0 \cdot 10^{-5}$	U	$3,0 \cdot 10^{-7}$
Cl	1,9	Rb	$2,0 \cdot 10^{-5}$	V	$3,0 \cdot 10^{-7}$
Na	1,1	Li	$1,5 \cdot 10^{-5}$	Ni	$2,0 \cdot 10^{-7}$
Mg	$1,3 \cdot 10^{-1}$	N	$1,0 \cdot 10^{-5}$	Mn	$2,0 \cdot 10^{-7}$
S	$8,8 \cdot 10^{-2}$	P	$7,0 \cdot 10^{-6}$	Ti	$2,0 \cdot 10^{-7}$
Ca	$4,0 \cdot 10^{-2}$	I	$5,0 \cdot 10^{-6}$	Co	$5,0 \cdot 10^{-8}$
K	$3,8 \cdot 10^{-3}$	Ba	$2,0 \cdot 10^{-6}$	Cs	$4,0 \cdot 10^{-8}$
Br	$6,5 \cdot 10^{-3}$	Fe	$1,0 \cdot 10^{-6}$	Y	$3,0 \cdot 10^{-8}$
C	$2,8 \cdot 10^{-3}$	Al	$1,0 \cdot 10^{-6}$	Ag	$3,0 \cdot 10^{-8}$
Sr	$0,8 \cdot 10^{-3}$	Mo	$3,0 \cdot 10^{-7}$	Bi	$2,0 \cdot 10^{-8}$
B	$4,6 \cdot 10^{-4}$	Cu	$3,0 \cdot 10^{-7}$	Se	$1,0 \cdot 10^{-8}$

Современный химический состав Океана формировали живые организмы на протяжении всего периода их существования. Другим фактором, определившим состав океанических вод, явилось возникновение круговорота воды в системе Суша–Океан–Суша. В первичной атмосфере Земли преобладали CO_2 и пары воды. Когда температура поверхности Земли опустилась ниже 100°C , пары воды стали конденсироваться и образовывать водоемы. Выделяющиеся из недр

Земли газы (H_2 , Cl_2 , SO_2 , CO_2 , HCN , H_2S и др.) образовали с парами воды различные кислые соединения (HCl , H_2SO_3 , HF , H_3BO_3 , H_2SO_4 , H_2CO_3 и др.) и с дождями поступили в первичный Океан. Поэтому вначале воды Океана были кислые. Кислотные дожди на суше разрушали горные породы, выщелачивая Na , K , Ca , Mg . Катионы щелочных и щелочноземельных металлов нейтрализовали кислоты, и вода океана приобрела хлоркальциевый состав. Предполагают, что зарождение жизни в океане произошло 3,5 млрд лет тому назад, когда появились цианобактерии и термолитотрофные археи. С появлением цианобактерий — первых фотосинтетиков, обитавших в воде, CO_2 стал поглощаться в процессе фотосинтеза, и в гидросферу начал поступать свободный кислород. Уменьшение парциального давления CO_2 способствовало осаждению карбонатов Fe^{2+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , а выделяющийся при фотосинтезе кислород окислял двухвалентные соединения Fe , Mn , недоокисленные соединения серы и др. В результате состав океанической воды стал хлоридно-сульфатным, близким к современному. Сейчас морская вода имеет устойчивую щелочную реакцию с pH 8,1–8,2.

В современном океане элементы находятся в самых разнообразных формах. Это простые и сложные ионы, молекулы и элементы, адсорбированные на коллоидах. Особую группу представляют собой элементы в составе органических соединений. Общее количество растворенных веществ в воде (соленость) в поверхностных водах океана составляет 3–4%. Несмотря на некоторые колебания солености, соотношение главных ионов остается постоянным. Это свидетельствует об устойчивости динамического равновесия между количеством растворенных веществ, поступающих с поверхностным стоком с Суши в Океан, и их осаждением.

Некоторые элементы находятся в океанической воде в низких концентрациях, однако играют важную роль в физиологических процессах в организмах фито- и зоопланктона. Таковы азот, фосфор, кремний, которые усваиваются живыми организмами в больших количествах. Их концентрация в морской воде регулируется ростом и размножением морских животных и растений. Количество углерода, находящегося в живых организмах Океана, составляет доли процента от количества, которое имеется в массе растений Суши.

В океаносфере выделяют три области. В поверхностной толще (до глубины 100 м) достаточно света для фотосинтеза, поэтому здесь

могут жить зеленые растения. Соленость воды этой области меняется в зависимости от района. Батимальная область (от 100 до 1500 м), куда свет проникает лишь в верхние горизонты, отличается слабым механическим движением воды и постоянной соленостью. Абиссальная область (глубже 1500 м) лишена солнечного света, и температура в ней не превышает 4°C. Здесь нет растительных организмов, однако животные распространены до самых глубоководных впадин. Аккумуляция солнечной энергии происходит только в верхних слоях гидросферы, куда проникают солнечные лучи и где имеются зеленые растения, водоросли, автотрофные организмы. В нижних слоях гидросферы протекают только процессы разложения органического вещества, в основном благодаря деятельности микроорганизмов и частично — животных.

Масса организмов Океана в 800 раз меньше массы живого вещества континентов. Среди фотосинтетиков, обитающих в океане, 93,7% приходится на долю микроорганизмов и только 6,3% — на долю животных. Главным продуцентом органического вещества выступает фитопланктон, состоящий из микроскопических водорослей и бактерий. Фитопланктон нуждается в освещении, поэтому располагается в верхнем слое воды на глубине до 200 метров. Основным лимитирующим фактором в этом слое является наличие питательных веществ: азота, фосфора, калия, кальция, магния, серы, микроэлементов и органических соединений. Из верхнего слоя питательные вещества оседают вглубь в результате опадания мертвых организмов, миграции зоопланктона по вертикали, диффузии растворенного органического вещества. Этим обеспечивается питание глубоководной биоты.

В океане имеется две зоны, по-разному насыщенные жизнью: континентальный шельф и область открытого Океана (пелагиаль). Биологическая продуктивность шельфа в несколько раз выше, чем открытого Океана, хотя по площади он занимает 1/10 поверхности океанических вод. На шельф стекают континентальные воды, несущие минеральные и органические вещества. Кроме того, в район шельфа холодные глубинные воды могут приносить питательные вещества, осевшие раньше. Состав животных континентального шельфа и открытого Океана существенно различается.

Бактерии, водоросли, ракообразные, диатомовые, зеленые, жгутиковые водоросли обильно населяют прибрежную часть Океана.

Бурые и красные глубоководные водоросли, способные поглощать зеленовато-желтый свет, проникающий на большие глубины, заселяют глубинные воды. Царство животных представлено в океане кишечнорастворимыми, губками, иглокожими, кольчатými червями, рыбами, китами, морскими котиками, дельфинами и многими другими. В океане существует группа неподвижных прикрепленных к субстрату животных (морские анемоны, морские лилии и др.). Эти животные представляют собой убежища для многих мельчайших организмов. На мелководьях тропической зоны Тихого океана распространены кораллы, относящиеся к полипам. Поглощая из воды фосфор, кальций, магний, кораллы образуют коралловые рифы.

Значительные территории дна океана покрыты илом. В состав глубоководного бентоса входят специфические виды ракообразных, иглокожих и моллюсков. Все они приспособлены к жизни на мягкой поверхности дна океана. Некоторые животные имеют светящиеся органы и используют свет для привлечения добычи. Многие глубоководные рыбы снабжены огромным ртом и способны заглатывать добычу, большую, чем они сами. На дне Океана мало питания, и океанические обитатели приспособились существовать в таких условиях.

3.1.2. ПОВЕРХНОСТНЫЕ ПРЕСНЫЕ ВОДЫ

Вода, соленость которой не превышает 0,1%, даже в форме пара или льда называется пресной. Ледяные массивы в полярных регионах и ледники содержат в себе наибольшую часть пресной воды земли. Помимо этого пресная вода существует в реках, ручьях, пресных озерах, а также в облаках (табл. 3.2). По разным подсчетам доля пресной воды в общем количестве воды на Земле составляет 2,5–3%. Около 85–90% запасов пресной воды содержится в виде льда.

Распределение пресной воды по земному шару крайне неравномерно. В Европе и Азии, где проживает 70% населения мира, сосредоточено лишь 39% речных вод. Россия по ресурсам поверхностных вод занимает ведущее место в мире. Только в уникальном озере Байкал сосредоточено около 20% мировых запасов озерной пресной воды и более 80% запасов пресной воды России. При общем объеме 23,6 тыс. км³ в озере ежегодно воспроизводится около 60 км³ редкой по чистоте природной воды.

Таблица 3.2. Запасы пресной воды в гидросфере Земли

Части гидросферы	Объем воды, км ³	% от общего объема воды
Ледники	$24 \cdot 10^6$	85
Подземные воды	$4 \cdot 10^6$	14
Озера и водохранилища	$155 \cdot 10^3$	0,6
Почвенная влага	0,3	
Пары атмосферы	$14 \cdot 10^3$	0,06
Речные воды	$12 \cdot 10^2$	0,04
Итого	28 253 200	100

Поверхностные пресные воды характеризуются высоким содержанием нерастворимых веществ, в частности органических соединений. Помимо частиц песка и глины они содержат лесс, илистые вещества, различные карбонаты, гидрокарбонаты, сульфаты, хлориды, гидроксиды алюминия, марганца и железа, высокомолекулярные органические примеси гумусового происхождения (иногда в виде органоминеральных комплексов), планктон и др. Содержание взвешенных частиц в поверхностных водоемах меняется от нескольких до десятков тысяч единиц на литр. Размеры частиц веществ, находящихся во взвешенном состоянии, варьируются от грубодисперсных до коллоидных. Как следствие антропогенной деятельности в химический состав природных вод можно внести еще одну разновидность соединений — токсичные загрязняющие вещества: тяжелые металлы, нефтепродукты, хлорорганические соединения, синтетические поверхностно-активные вещества, фенолы. При хлорировании природной воды в ней могут также образоваться диоксиды. Всего в природных водах в заметных количествах содержится около 50 химических элементов.

Пресные воды на поверхности континентов образуют реки, озера, болота. Человек для своих нужд создает искусственные пруды и крупные водохранилища. Следовательно, пресные воды могут находиться в текучем и относительно неподвижном стоячем состоянии. Некоторые водоемы могут переходить из одного состояния в другое. В связи с этим пресноводные местообитания подразделяются на:

- 1) лентические экосистемы — озера и пруды — стоячие воды;
- 2) лотические экосистемы — родники, ручьи, реки — текучие воды;

3) заболоченные участки, с колеблющимся по сезонам и годам уровнем, — марши и болота.

Важнейшим лимитирующим фактором в водных экосистемах является концентрация кислорода, чего нельзя сказать о концентрации двуокиси углерода, которая часто бывает даже в избытке в результате антропогенного влияния. Лимитирующими из биогенных солей обычно бывают нитраты и фосфаты, иногда ощущается недостаток кальция и некоторых других элементов. Другими факторами, ограничивающими развитие живых организмов в пресных водоемах, могут быть температура, прозрачность, течение, соленость.

Водные организмы с экологических позиций можно классифицировать по местообитанию в водоеме. Бентос — организмы, прикрепленные к дну, живущие в илистых осадках и просто покоящиеся на дне. Перифитон — животные и растения, прикрепленные к листьям и стеблям водных растений или к другим выступам над дном водоема. Планктон — организмы плавающие. Так, зоопланктон, относящийся к этой группе, может активно перемещаться сам, но, в целом, плавающие организмы перемещаются с помощью течения. Нектон — свободно перемещающиеся в воде организмы — рыбы, амфибии и т. д.

Особое значение имеет распределение организмов по трем зонам водоема. Литоральная зона — толща воды, где солнечный свет доходит до дна. Лимническая зона — толща воды до глубины, куда проникает всего 1% от солнечного света и где затухает фотосинтез. Профундальная зона — дно и толща воды, куда не проникает солнечный свет.

В стоячих водах озер и прудов в литоральной зоне обитают два типа продуцентов: укрепившиеся в дне цветковые растения и плавающие зеленые растения — водоросли и некоторые высшие (рдесты). Среди растений, укрепленных в дне, часто встречаются камыши, рогозы, кувшинки, рдесты и прикрепленные водоросли (харовые). Животные более разнообразны в литорали, чем в других зонах водоема. Перифитон представлен моллюсками, коловратками, мшанками, личинками насекомых и др. Многие животные нектона дышат кислородом атмосферного воздуха (лягушки, саламандры, черепахи и др.). Рыбы большую часть жизни проводят в литорали и здесь же размножаются. Зоопланктон представлен ракообразными, имеющими большое значение для питания рыб (дафнии и др.).

В сообществах лимнической зоны процесс фотосинтеза осуществляет фитопланктон. В водоемах умеренного пояса плотность его популяции заметно изменяется по сезонам. Весной «цветение» связано с массовым развитием приспособленных к прохладной воде диатомитовых водорослей, летом — зеленых, осенью — азотфиксирующих сине-зеленых водорослей. Зоопланктон представлен растительноядными ракообразными и коловратками, все другие — хищники. Нектон лимнической зоны — только рыбы.

Сообщества профундальной зоны существуют без света. Фауна и флора здесь представлены бактериями и грибами (редуценты), а также бентосными формами — личинками насекомых, моллюсками, кольчатými червями (консументами).

Действие на сообщества стоячих водоемов таких лимитирующих факторов, как содержание кислорода, температуры и освещенности, зависит от специфических особенностей этих водоемов — озер, прудов и искусственных водохранилищ.

Реки (лотические экосистемы) отличаются от стоячих водоемов тремя основными признаками: 1) течения — важный лимитирующий и контролирующий фактор; 2) обмен между водой и сушей — значительно более активный; 3) распределение кислорода более равномерно, так как практически отсутствует стратификация.

Скорость течения влияет на распределение рыб в реках — они могут жить и под камнями, и в заводях, под перекатами — разные виды, адаптированные к конкретным условиям. Река — открытая экосистема, в которую с прилегающих пространств поступает большое количество органического вещества. Поэтому более 60% энергии рыбы и другие консументы получают от привнесенного материала. Однако кислорода в реках достаточно и содержание его в воде постоянно, что обуславливает низкую толерантность организмов по отношению к этому элементу.

Реки и озера — местообитания огромного разнообразия пресноводных рыб, среди которых различают три группы:

- 1) жилые, т. е. постоянные, обитатели пресных водоемов (щука, окунь, судак, налим, лещ, форель, стерлядь и др.);
- 2) полупроходные (вобла, тарань, усач и др.);
- 3) проходные (белуга, осетр, севрюга, семга, дальневосточный лосось), которые часть своей жизни проводят в море, а на икрометание уходят в реки.

По характеру питания рыбы бывают хищные (щука, окунь) и мирные (плотва, карась), а по месту обитания — донные (вьюн) и верхоплавающие (уклейка).

Пресноводные рыбы по-разному реагируют на содержание кислорода в воде, температуру, свет, солевой режим. Например, карась и линь могут жить почти в бескислородных, заболоченных озерах и мелких прудах, а сиг, судак, лосось и осетр очень требовательны к содержанию кислорода. Налим, многие сиги, нельма и паляя — холодолюбивые рыбы, а большинство карповых нуждаются в теплой воде (выше $+10^{\circ}\text{C}$). Мальки лососей прячутся от света, а мальки плотвы, наоборот, предпочитают освещенные участки.

Своеобразные сообщества формируются на перекатах и плесах. На перекатах поселяются организмы, способные прикрепляться к субстрату (нитчатые водоросли), или хорошие пловцы (форель). На участках плеса сообщества напоминают прудовые.

В больших реках прослеживается продольная зональность: в верховьях складываются сообщества перекатов, в низовьях и дельте — сообщества плесов, между ними местами могут возникать и те, и другие. Продольная зональность характеризуется изменениями видового состава рыб. К низовьям видовой состав обедняется, но увеличиваются размеры рыб.

3.1.3. ГРУНТОВЫЕ ВОДЫ

К гидросфере относят и грунтовые воды водоносных горизонтов почвы. В отсутствии солнечного света химический состав грунтовых вод определяется деятельностью бактерий. Все подземные воды содержат растворенное органическое вещество, особенно нефтяных и газовых месторождений. Химический состав органических соединений подземных вод включает органические кислоты, углеводороды, фенолы, спирты и другие соединения, количество которых колеблется от 0,5 до 200–500 мг/л. Используя эти органические соединения, бактерии осуществляют реакции, приводящие к насыщению воды H_2 , H_2S , NH_3 , Fe^{2+} , Mn^{2+} и другими восстановленными формами элементов. Кислород, растворенный в воде, окисляет органические вещества с образованием CO_2 . В результате деятельности биоты подземные воды становятся активными, что, в свою очередь, приводит к изменению горных и осадочных пород, окислению неф-

ти и других органических веществ. Особенно благоприятные для деятельности микроорганизмов условия создаются на участках водонефтяных контактов, где они окисляют органические вещества нефти, выделяют CO_2 и продуцируют органические кислоты. В результате воды подкисляются, а карбонаты пород, вмещающих водоносные горизонты, растворяются, что приводит к оседанию вторичных карбонатов. Другой биохимический процесс, характерный для водоносных горизонтов, — образование H_2S в результате восстановления сульфатов. Этот процесс характерен для нефтяных и газовых месторождений. Также сероводородные (сульфатные) водоносные горизонты формируются там, где в подземных водах много сульфатов, есть органическое вещество и нет свободного кислорода.

3.2. БИОКОСНЫЕ СИСТЕМЫ ЛИТОСФЕРЫ

Литосфера — это верхняя твердая оболочка Земли, обладающая большой прочностью, переходящая без отчетливой границы в подстилающий слой — астеносферу. Верхняя часть литосферы образует земную кору, а нижняя — верхнюю часть мантии Земли.

Под земной корой обычно понимают сиалитную (состоящую в основном из кремнезема и алюминия) часть литосферы, имеющую среднюю плотность около $2,7 \text{ г/см}^3$.

Земная кора — самая неоднородная оболочка планеты, сложенная различными минеральными ассоциациями в виде осадочных, изверженных и метаморфических горных пород. Общий химический состав земной коры определяют всего лишь восемь элементов: O, Si, Al, Fe, Ca, Mg, Na, K (табл. 3.3).

Ведущим и наиболее распространенным элементом является кислород, составляющий почти половину массы земной коры и 92% ее объема. Он прочно связан химически с другими элементами в главных породообразующих минералах.

Земной коре, представляющей собой в отличие от гидросферы, сплошную оболочку нашей планеты, свойственна горизонтальная и вертикальная неоднородность. На основании геофизических данных об изменении плотности вещества земной коры сверху вниз выделяют следующие слои: осадочный, гранитный, базальтовый.

Горизонтальная неоднородность земной коры проявляется очень резко. Наибольшие отличия наблюдаются в строении земной коры

Таблица 3.3. Среднее содержание элементов в земной коре

Элемент	Порядковый номер	Значение кларков*, %	Элемент	Порядковый номер	Значение кларков, %
O	8	47,0	Li	3	0,0032
Si	14	29,5	Y	39	0,0029
Al	13	8,05	La	57	0,0029
Fe	26	4,56	Nb	41	0,0020
Ca	20	2,96	Ga	31	0,0019
Na	11	2,50	N	7	0,0019
K	19	2,50	Co	27	0,0018
Mg	12	1,78	Pb	82	0,0016
Ti	22	0,45	Th	90	0,0013
H	1	0,14	Sc	21	0,0010
Mn	25	0,1	Be	4	0,00038
P	15	0,093	Cs	55	0,00037
F	9	0,066	U	92	0,00025
Ba	56	0,065	Sn	50	0,00025
S	16	0,047	Br	35	0,00021
Sr	38	0,034	As	33	0,00017
C	6	0,023	Ge	32	0,00014
Cl	17	0,017	W	74	0,00013
Zr	40	0,017	Mo	42	0,00011
V	23	0,0090	Sb	51	0,00005
Cr	24	0,0083	I	53	0,00004
Zn	30	0,0083	Cd	48	0,000013
Ce	58	0,0070	Hg	80	0,0000083
Ni	28	0,0058	Ag	47	0,0000070
Cu	29	0,0047	Au	69	0,00000043

* — среднее содержание элемента по отношению к общей массе.

основных структурных единиц поверхности Земли — океанов и материков. В связи с этим различают два основных типа земной коры: континентальный и океанический. Континентальная кора имеет все три вертикальных слоя, мощность которых достигает 70–75 км, при средней мощности каждого слоя около 35 км. В океанической коре нет гранитного слоя, ее мощности незначительны: обычно 5–10 км. Земная кора сложена горными породами, различными по типу и происхождению. Из них на осадочные породы приходится 9,2%, на метаморфические — 20,0%, на магматические — 70,8%.

Осадочный слой состоит в основном из неизменных или слабоизмененных осадочных пород (глин, песчаников, конгломератов, известняков, доломитов, гипсов и т. д.), образовавшихся на поверхности Земли в результате переотложения продуктов выветривания и разрушения более древних пород, химического и механического выпадения осадков из воды. Мощность осадочного слоя достигает толщины 15–25 км. Средняя мощность его значительно больше в пределах материков, чем океанов. Общий объем осадочного слоя составляет примерно 10% от объема всей земной коры.

Гранитный слой состоит главным образом из магматических пород группы гранита (богатых кремнеземом).

Базальтовый слой сложен преимущественно основными, т. е. относительно бедными кремнеземом, породами типа базальтов и метаморфическими породами. Мощность его, как и выше расположенных слоев, непостоянна. Под материками она достигает 30 км, в то время как под океаном — в пределах от 2–3 до 10–15 км.

В биосферу входит только самая верхняя часть земной коры, причем нижняя граница биосферы имеет нечеткий, расплывчатый характер, поскольку распространенность живых организмов от границы литосферы с атмосферой и гидросферой вглубь Земли резко уменьшается. Распространение жизни отмечается лишь до глубины нескольких десятков метров, где организмы представлены микроскопическими формами, в основном бактериями. Однако с подземными водами микроорганизмы достигают и значительно больших глубин, порядка 2–3 км. Известны единичные случаи нахождения микроорганизмов в нефтеносных водах и нефти, добытых при бурении с глубин около 4,5 км.

3.2.1. ПЕДОСФЕРА

Педосфера — почвенная оболочка Земли, аналогична другим земным оболочкам — геосферам: литосфере, гидросфере, атмосфере. Педосфера образовалась в результате многовекового воздействия атмосферной влаги, солнечного тепла, растительного и животного мира на поверхностные слои горных пород земной Суши.

Основоположник классического почвоведения В. В. Докучаев дал следующее определение почве: это особое естественно-историческое тело, образующее верхнюю

рыхлую оболочку земной коры, сформированную при совокупном воздействии элементов физико-географической среды и организмов. В отличие от других геосфер, обладающих большой мощностью (толщиной), измеряемой десятками и сотнями километров, педосфера представляет собой тончайшую оболочку, буквально пленку на поверхности земной Суши толщиной всего один–два метра. Трансформация горных пород, приводящая к образованию почвы, называется почвообразовательным процессом.

Педосфера (почва) — сложная специфическая биогенная оболочка, окутывающая сушу материков и мелководье морей и озер. Это своеобразная кожа Земли, через которую осуществляется постоянный обмен веществом или энергией между геосферами планеты — атмосферой, гидросферой, литосферой и живыми организмами биосферы. Почва регулирует этот обмен, пропуская одни вещества или энергетические потоки и отражая, задерживая и поглощая другие.

В результате переработки первозданных горных пород живыми организмами, однородная материнская горная порода превратилась в неоднородное, многофазное тело. В почве различают три фазы: жидкую (почвенная H_2O), газообразную (почвенный воздух) и твердую (минералы и органическое вещество). Значительная часть почвы (около 50%) занята твердой фазой, состоящей из минеральных или органических агрегатов разного размера: от микроагрегатов до достаточно крупных структурных единиц. Почвенная влага содержит газы, растворимые соли, питательные или токсичные вещества. Почвенные растворы, насыщаясь CO_2 , органическими кислотами, ферментами, становятся химически высокоактивными. Они разлагают минералы, выполняя процессы биологического выветривания. В почвенном воздухе присутствуют повышенные количества углекислоты, углеводороды, водяные пары. Разлагая остатки растений и животных, почвенные микроорганизмы изменяют состав почвенных растворов и воздуха, которые обогащаются CO_2 , CH_4 , NH_3 , N_2O и другими газами.

Почва неоднородна по вертикали. Она представляет собой комплекс горизонтов, различающихся физическими свойствами, окраской, общим обликом и т. д. Совокупность генетических почвенных горизонтов объединяется в понятие «профиль почвы». Каждая почва имеет свой, характерный для нее профиль, т. е. последовательность и характер горизонтов.

Строение и сочетание генетических горизонтов почвенного профиля определяют тип почвы и ее важнейшие свойства. Наиболее существенным и характерным горизонтом почвы является верхний темноокрашенный горизонт. Он содержит гумус — сложное органическое соединение, в котором находятся запасы питательных элементов растений и микроорганизмов. Под верхним горизонтом залегает элювиальный горизонт (горизонт разрушения и вымывания мелкодисперсных частиц и химических веществ). Ниже располагается иллювиальный горизонт, образованный вследствие вымывания и накопления материала из вышерасположенных горизонтов. Его консистенция более плотная, он обогащен коллоидно-дисперсными глинистыми минералами, соединениями полуторных окислов. Далее залегает горизонт, представляющий собой почвообразующую породу, измененную почвообразовательными процессами.

Почва обладает специфическими свойствами (которых нет у горных пород): рыхлостью, структурой, водопроницаемостью, вододерживающей способностью, аэрацией и поглотительной способностью. Благодаря высокой дисперсности почва может удерживать в поглощенном состоянии различные ионы, газы и пары. Специфические физические свойства почвы создают благоприятные условия для развития корневых систем растений и заселения ее высшими и низшими организмами.

Почвы содержат практически все элементы периодической системы Д. И. Менделеева (табл. 3.4). По количеству и соотношению элементов почвы отличаются от живых организмов и горных пород. Отличительной особенностью почв является сочетание высокого содержания углерода и кремния. Это отражает влияние двух основных факторов почвообразования — живых организмов и почвообразующих пород.

По сравнению со средним составом пород почвы обогащены органическим углеродом, азотом, фосфором, серой — биогенными элементами, накопленными гумусом. Такие элементы, как Si, Al, Fe, Mg, K, Na, Ca, унаследованы от почвообразующей породы, а их среднее содержание в метровой толще почвы такое же, как в материнских породах.

По абсолютному содержанию все элементы в почвах могут быть объединены в несколько групп. Так, наиболее распространенные Si и O составляют в сумме 80–90% почвенной массы. Содержание Al,

Таблица 3.4. Средний элементный состав метрового слоя некоторых почв, % на абсолютно сухую навеску

Почвы	Элементы												
	O	H	C	N	P	K	Ca	Mg	Na	S	Si	Al	Fe
Тундровые	48	0,3	3,5	0,1	0,11	2,0	2,1	0,9	1,9	–	29	6,7	3,6
Подзолистые	49	0,1	0,7	0,1	0,05	2,0	0,8	0,7	1,3	0,03	34	6,3	3,0
Серые лесные	49	0,1	1,3	0,1	0,04	1,6	1,2	1,0	0,8	0,07	33	6,7	3,8
Черноземы	48	0,2	3,1	0,2	0,10	1,7	2,0	1,0	0,8	0,14	31	7,0	3,7
Каштановые	49	0,1	1,2	0,1	0,10	1,6	3,7	1,1	1,1	0,19	29	6,5	3,6
Почва в среднем	49,1	0,1	1,4	0,1	0,10	1,7	1,8	0,9	1,0	0,1	33	6,6	3,2
Материнские породы (в среднем)	51	0,1	0	0	0,04	1,9	2,0	0,9	1,0	0,03	33	6,2	3,3

Fe, Ca, Mg, K, Na, S меняется от десятых долей до нескольких процентов, а содержание N, P, S колеблется от десятых до сотых процентов. В почвах содержатся микро- и ультрамикроэлементы. Их концентрация варьирует от 10^{-3} до $10^{-10}\%$. Это Ba, Sr, B, Cu, Cr, Ni, Co, Mo, Se, Zr и другие элементы.

По способности к миграции в почвенном профиле и в ландшафтах выделяют подвижные (в том числе, очень подвижные) элементы: Cl, Br, S, Ca, Na, Mg, Sr, Ra, F. К малоподвижным относятся: K, Ba, Rb, Zr, Be, Cs, Ti, Si, P, Sn, Sb, As. В восстановительной среде подвижны Fe, Mn, Co, в окислительной — Zn, Cu, Ni, Pb, Cd. Малоподвижны в большинстве ландшафтов Al, Ti, Cr, Bi, W.

Важнейшее химическое свойство почвы — накопление в верхнем горизонте профиля гумуса, который представляет собой продукт трансформации отмерших растений, почвенных животных и микроорганизмов. В образовании гумусовых веществ активное участие принимают почвенные бактерии и грибы. Органическое вещество гумуса служит материальной основой жизнедеятельности почвенных микроорганизмов-гетеротрофов. При его минерализации мобилизуются важнейшие элементы: N, P, K, Ca, Mg и микроэлементы, необходимые для питания растений-автотрофов. Кроме гумуса, почвенные микроорганизмы разлагают свежие органические вещества растительного и животного происхождения, которые поступают в почву. В результате также образуются неорганические соединения, используемые растениями. Минерализация органических веществ — это окислительно-восстановительный процесс. Углерод, водород, азот и другие элементы, входящие в состав органических

соединений, окисляются до простых минеральных соединений, главным образом CO_2 и H_2O , а также различных солей азотной, серной, фосфорной и других кислот. Основным окислителем в этих процессах выступает свободный кислород, который восстанавливается. Для большинства почв характерно присутствие O_2 в почвенном воздухе и почвенном растворе. Поэтому в таких почвах многие химические элементы находятся в окисленном состоянии.

Почва в отличие от горной породы биогенна. В почве обитают представители всех Царств живых организмов. По массе в почве преобладают микроскопические грибы, а по количеству организмов — бактерии. В 1 г почвы гумусового горизонта насчитывают сотни миллионов и миллиардов микроорганизмов — бактерий и грибов. Их масса сопоставима с биомассой растений, произрастающих на поверхности почвы (подробно см. главу 2). В педосфере обитают микроскопические водоросли (зеленые, желто-зеленые, диатомовые). Верхняя часть почвенного профиля пронизана корневыми системами высших растений. Многочисленные насекомые, беспозвоночные, моллюски и роющие животные густо населяют почву и становятся после отмирания источником органического вещества для жизнедеятельности микроорганизмов. Значение почвы как среды обитания растений и животных огромно, именно с нею связано образование массы живого вещества планеты. Почвенный покров формирует 99,2% биомассы продуцентов-фотосинтетиков от общей массы живого вещества на континентах.

В. И. Вернадский впервые высказал положение о глобальном значении почвы как необходимой оболочки для функционирования, эволюции и сохранения биосферы.

Многочисленные функции почв в наземных экосистемах подразделяются на физические, химические, физико-химические, биологические, регуляторно-информационные и др.

Физические функции почв:

- 1) аккумуляция и передача атмосферной влаги в грунтовые воды;
- 2) регуляция газообмена почвы с атмосферой;
- 3) механическая опора для корневых систем и надземных ярусов растений.

Химические и физико-химические функции почв:

- 1) адсорбция и аккумуляция необходимых для почвенной биоты и растений биофильных химических элементов и ферментов;

2) деструкция и минерализация отмерших остатков растительных и животных организмов и тем самым возвращение биофильных элементов в новые циклы жизни;

3) ресинтез органических и минеральных веществ, в том числе почвенного гумуса и вторичных минеральных и органо-минеральных новообразований.

Биологические функции почв:

1) среда обитания самых разнообразных живых существ;

2) связующее звено биологического и геологического круговорота веществ в наземных биогеоценозах;

3) основа плодородия.

Уникальность почвы как среды обитания живых организмов проявляется в том, что в почве и на почве живет подавляющее большинство всех известных на Земле видов растений и животных.

Не менее важна вторая общебиологическая функция почв как связующего звена большого геологического и малого биологического круговоротов веществ на Земле. Именно в почвах совершается процесс деструкции органических веществ, синтезированных растениями и животными. В тоже время в почву возвращаются содержащиеся в них химические элементы, чтобы вновь включиться в состав живого вещества, в новые циклы жизни.

Третьей важнейшей и наиболее широко известной общебиологической и экологической функцией почв является почвенное плодородие или, в более широком смысле, биологическая продуктивность почв. Несмотря на ничтожно малую толщину почвенного покрова Земли, представляющего собой буквально тончайшую пленку на ее поверхности, именно эта пленка является самой биологически продуктивной частью биосферы. Ежегодная биологическая продуктивность наземных растительных сообществ в три раза больше, чем в Океане, несмотря на значительно меньшую площадь почвенного покрова по сравнению с океанической поверхностью, не говоря уже об общем объеме водной толщи.

Продукты питания, полученные человеком в результате сельскохозяйственного использования плодородия почв, составляют 98,5% всех продуктов питания, в том числе 87% белкового.

Изучение геохимических связей почв, их биологической продуктивности с жизнью человека имеет прямое отношение к здравоохранению и медицинской географии. Потребляя растительную

и животную продукцию, выращенную на почвах, человек включается в те «пищевые цепи», которые связывают его с химическим составом почв, выращиваемых на них растений и травоядных животных. Поэтому все бóльшую угрозу здоровью человека представляет возрастающее загрязнение почв отходами и выбросами промышленного производства, добычи нефти и газа, цветной металлургии, использования наземного и воздушного транспорта, применения химикатов в сельском хозяйстве и др.

Грандиозны биосферно-экологические функции педосферы, воздействующие на атмосферу, гидросферу, литосферу, биосферу и жизнь человека. Так, источником грунтовых вод являются фильтрующиеся через почвенный покров атмосферные осадки. При этом они вступают в химические реакции с почвой, что и отражается на химическом составе почвенно-грунтовых вод. Поэтому не удивительно, что географические закономерности разнообразия состава и режима грунтовых вод очень близки к таковым почвенного покрова. Не менее существенное влияние оказывают почвенные процессы на верхние слои литосферы Земли. Континентальные коры выветривания рассматриваются ныне в почвоведении не только как материнские породы почв, но и как результат почвообразовательных процессов.

Все больший интерес у почвоведов, археологов, историков вызывают информационные функции почв. Они представлены не только гидротермическим регуляторным воздействием на весь ритм жизни растений, почвенных животных и микроорганизмов, но и особой способностью почв «записывать и запоминать» историю своего генезиса, а также природных и антропогенных условий, в которых почва формировалась. Эти «следы прошлого» сохраняются в реликтовых гумусовых горизонтах, карбонатных, гипсовых, железистых новообразованиях, солевых горизонтах, особых морфологических структурах, предметах археологии, попавших в почву в прошлые времена. Под степными курганами, в грунтовых толщах древних городищ и поселений, в лессах и других осадочных породах сохранились древние почвы, по которым можно судить о природной обстановке тех времен, когда они формировались.

Педосфера как глобальная природная система взаимосвязана своими функциями с историей и современной жизнью человечества. Эти связи исключительно разнообразны и возникли еще на

заре жизни древнего человека. Но вполне четко они проявились во времена зарождения земледелия и особенно формирования древних земледельческих цивилизаций. Именно в связи с плодородием почв наиболее ранние цивилизации возникали на аллювиальных почвах в долинах крупных рек южных стран: Нила — в Египте, Тигра и Евфрата в Месопотамии, Ганга — в Индии, Янцзы и Хуанхе в Китае, Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи — в Средней Азии и др. На территории Русской равнины развитие земледелия было связано с высокоплодородными черноземами.

3.2.2. ИЛЫ

Илы — это тонкозернистая мягкая горная порода, состоящая из смеси минеральных и органических веществ, отлагающаяся на дне водотоков и водоемов. Вернадский называл илы «подводными почвами». Илы — биокосная система, так как содержат органические остатки, являются средой обитания многочисленных микроорганизмов, роющих животных, илоедов и др. Илы бывают речными, озерными, морскими, океаническими. Как и почвы, они подчиняются закону зональности, их накопление и химический состав зависят от климатических, главным образом термических условий. Как и почвы, илы подразделяются на горизонты. Выделяют горизонт, где формируются минеральные новообразования, далее следует горизонт с интенсивной деятельностью бактерий и их ферментов, далее — горизонт плотный с образованием цемента и конкреций, в четвертом горизонте происходит уплотнение осадка (литификация), в пятом — дегидратация водных минералов и их перекристаллизация. Для илов характерно постоянное увлажнение, поэтому, в отличие от почв, илы — система, содержащая твердую, жидкую и живую фазы. В образовании илов практически не принимают участия водные растения. Здесь в основном образуют органическое вещество фито- и зоопланктон. Это вещество микроорганизмы-анаэробы разлагают с высвобождением свободной энергии. Поэтому илы, как и почвы, это неравновесные, динамические биокосные системы, богатые энергией. В далеком прошлом морские илы были материальной основой для образования черных металлоносных углеродистых сланцев, содержащих много органических соединений, графита и пирита. В морских илах 500 млн лет назад развивал-

ся процесс десульфуризации, продуцировался сероводород. В дальнейшем илы преобразовывались в черные глины, которые в процессах горообразования были метаморфизированы и превратились в сланцы. Древние сланцы обогащены никелем, ванадием, молибденом, ураном, серебром, медью, свинцом и другими металлами. Их концентрация в сланцах не превышает 0,01%, однако это в десять раз больше, чем в морских глинах. Неясен до сих пор источник редких металлов в сланцах. Возможно, они приносились с прилегающей суши или поставлялись подводными вулканами. По современным представлениям, большинство осадочных пород образовалось из былых озерных, морских и речных илов.

3.2.3. КОРА ВЫВЕТРИВАНИЯ

Кора выветривания образуется при разрушении гранитов, базальтов, известняков и других горных пород. Она характеризуется рыхлостью и находится под почвенным покровом, где ее мощность колеблется от десятков до сотен метров. Рыхлые продукты разрушения горных пород образуются под почвой благодаря поступающим из нее растворам. Для коры выветривания так же, как и для почв, характерны инфильтрация атмосферных осадков, выщелачивание растворенных соединений, выветривание первичных силикатов с образованием глинистых минералов, формирование профиля. В отличие от биокосной системы почв, в коре выветривания отсутствует биогенная аккумуляция химических элементов под влиянием растительности. Ее мощность в районах теплого и влажного климата — сто и более метров, а в полярных районах, пустынях, на крутых склонах гор кора выветривания маломощная или даже отсутствует. Некоторые виды коры выветривания содержат руды Al, Ni, Fe, редких элементов.

Биокосная система коры выветривания выражена менее отчетливо, чем в почвах и илах. Однако и здесь наблюдается деятельность микроорганизмов, окисляющих сульфиды, сульфаты, восстановленные формы железа, марганца и других металлов, а также органические соединения, поступающие из почвы. Микроорганизмы были обнаружены в поровых водах глинистых сланцев нижнего карбона. Кроме микроорганизмов, в коре выветривания имеются макроорга-

низмы, как, например, сурки, которые выносят на поверхность образцы горных пород с глубины нескольких метров (глубже почвы).

По сравнению с почвами и илами биогенность коры выветривания значительно меньше. Это определяет и меньшее ее разнообразие. Кора выветривания также содержит меньше свободной энергии. Как и почва, кора выветривания имеет профиль, состоит из горизонтов с различным минеральным и химическим составом. Первый горизонт — верхняя почвенная часть элювия мощностью от 0,2 до 50–60 м. Во втором горизонте процессы выветривания затухают, самые нижние горизонты изменены слабо и представляют собой обломочную кору. Внизу коры выветривания концентрируются элементы, вынесенные из верхних горизонтов — никелевые, медные и другие руды. Различают латеритную, каолиновую и другие коры. Они получили название по химическому и минеральному составу верхнего горизонта.

3.3. БИОКОСНЫЕ СИСТЕМЫ И АТМОСФЕРА

Биокосные системы гидросферы и литосферы тесно связаны с атмосферой, которую традиционно не относят к биокосным системам. Между тем, атмосфера создана живыми организмами, и они же постоянно поддерживают ее газовый состав. Особенно существенное и разностороннее воздействие на деятельный слой атмосферы оказывают растительность и почвенные микроорганизмы. Атмосфера активно участвует в протекании глобальных циклов биогенных элементов, поскольку через нее осуществляются потоки почти всех элементов в ходе их круговоротов.

Атмосфера — это газовая оболочка Земли, состоящая в основном из азота (78,8% объема), кислорода (20,95%), аргона (0,93%) и углекислого газа (0,036%). На долю остальных газов приходится всего около 0,01% общего объема газов атмосферы. В химическом составе атмосферы преобладают газы, сформировавшиеся при прямом или косвенном участии живых организмов (табл. 3.5).

Нижняя граница атмосферы — поверхность суши и гидросферы. Резкой верхней границы не существует: при отдалении от поверхности Земли плотность атмосферы постепенно уменьшается.

Атмосферу делят на ряд слоев, обычно по характеру изменения температуры в зависимости от высоты. Согласно этому принципу

выделяют (снизу вверх) тропосферу, стратосферу, мезосферу, термосферу, экзосферу и переходные слои между ними мощностью в несколько километров, названные соответственно тропопаузой, стратопаузой и мезопаузой.

Таблица 3.5. Среднее содержание элементов в атмосфере

Элемент, соединение	Содержание	
	объемные %	весовые %
N ₂	78,08	75,51
O ₂	20,95	23,15
Ar	0,93	1,28
CO ₂	0,037	0,046
Ne	1,8·10 ⁻³	1,25·10 ⁻³
He	5,2·10 ⁻⁴	0,72·10 ⁻⁴
CH ₄	2,2·10 ⁻⁴	1,20·10 ⁻⁴
Kr	1,0·10 ⁻⁴	2,90·10 ⁻⁴
N ₂ O	0,31·10 ⁻⁴	1,50·10 ⁻⁴
SO ₂	1,0·10 ⁻⁴	0,30·10 ⁻⁵
O	5,0·10 ⁻⁵	0,30·10 ⁻⁵
H ₂	1,0·10 ⁻⁵	3,60·10 ⁻⁵
CO	8,0·10 ⁻⁶	3,60·10 ⁻⁵
Xe	1,0·10 ⁻⁶	3,60·10 ⁻⁵
O ₃	8,0·10 ⁻⁶	

Тропосфера — нижний, прилегающий к земной поверхности слой атмосферы, в пределах которого температура равномерно уменьшается с высотой. Это слой, где в основном формируется погода планеты. С ростом высоты температура в тропосфере падает. Здесь находится около 80% всей массы атмосферы и практически весь водяной пар. В ней происходят интенсивные горизонтальные и вертикальные перемещения масс, обуславливающие погоду, образуются облака, выпадают осадки. Температура в пределах тропосферы сильно изменяется, в среднем ее понижение с высотой составляет 0,6°С на каждые 100 метров.

Стратосфера располагается над тропосферой и отличается от нее исключительной сухостью воздуха. В нижней части стратосферы (примерно до высоты 25 км) сохраняется относительно постоянная температура, которая затем постепенно возрастает. У верхней гра-

ницы стратосферы — стратопазы, расположенной на высоте около 50 км, температура воздуха достигает 0–10⁰С. В нижней части стратосферы располагается озоновый слой. Общая доля озона составляет менее одной части от общей массы атмосферы.

Мезосфера — следующая за стратосферой воздушная оболочка, в которой температура падает с высотой и достигает минимума в мезопазе на высоте около 90 км. Это самый холодный слой атмосферы, где температура понижается до –90⁰С. Мезосфера переходит в термосферу.

Термосфера характеризуется быстрым повышением температуры до 1000–2000⁰С. Измерить температуру в атмосфере можно лишь до высоты 60–70 км. Выше, в связи с чрезвычайной разреженностью газа, этого сделать нельзя. В термосфере температура не может ощущаться физически как степень нагретости тела потому, что плотность газов в этой сфере крайне низка. Для столь разреженного газа она может быть лишь рассчитана как мера средней кинетической энергии частиц газа. Такую рассчитанную температуру называют кинетической. В пределах термосферы возникают полярные сияния. Вследствие воздействия ультрафиолетовых и космических лучей частицы воздуха в термосфере и выше ее ионизированы, поэтому иногда всю часть атмосферы выше 80 км называют ионосферой — оболочкой, в которой воздух сильно ионизирован.

Экзосфера — внешняя оболочка земной атмосферы — располагается выше 300–1000 км. В этом слое плотность газов становится столь низкой, что наиболее «легкие» атомы (водорода и гелия) способны вырваться из гравитационного поля Земли и стать частью межпланетной среды.

В биосферу входит самая нижняя часть атмосферы — тропосфера. Физическим пределом распространения жизни в атмосфере является озоновый слой.

В ходе эволюции воздушная среда была освоена живыми организмами позже, чем водная. Ее особенность заключается в том, что она газообразная, поэтому характеризуется низкой влажностью и плотностью, но высоким содержанием кислорода. Влажность, плотность, кислород, а также движение воздушных масс и атмосферное давление влияют на живые организмы. Движение воздушных масс может быть в виде их пассивного перемещения конвективной природы или в виде ветра вследствие циклонической деятельности атмосферы

Земли. Атмосферное давление оказывает весьма существенное экологическое воздействие на позвоночных животных, которые из-за этого не могут жить выше 6000 м над уровнем моря. Кроме этого, атмосфера характеризуется высокой интенсивностью света, значительными колебаниями температуры, а также корреляцией всех этих факторов с географическим положением, сменой сезонов года и временем суток.

Не известны организмы, которые обитают только в атмосфере. Однако если проанализировать нижний слой атмосферы на присутствие жизни, то там всегда обнаружатся микроорганизмы, споры, пыльца, семена и мелкие животные, которые перемещаются в воздушной среде. Многие из них имеют специальные приспособления — очень мелкие размеры, парашютовидные придатки и др. Всю эту массу организмов называют аэропланктоном. Движение воздушных масс переносит аэропланктон на значительные расстояния, обеспечивая его расселение.

Большинство обитателей Суши живут в наземно-воздушной среде. Животные могут передвигаться по воздуху (птицы, насекомые), а растения, укореняясь в почве, распространяют свои надземные органы в воздушной среде. В ходе эволюции у наземно-воздушных организмов выработались необходимые анатомо-морфологические, физиологические, поведенческие и другие адаптации. Так, у животных появились легкие и трахеи, а у растений — устьичный аппарат, т.е. органы, которыми сухопутные обитатели планеты усваивают кислород прямо из воздуха. Сильное развитие получили скелетные органы, обеспечивающие автономность передвижения по суше и поддерживающие тело со всеми его органами в условиях незначительной плотности среды, в тысячи раз меньшей по сравнению с плотностью воды. Низкая сопротивляемость воздуха движению различных тел в ходе эволюции была использована для перемещения многими животными, вплоть до рептилий. Сейчас около 75% наземных видов различными способами (мускульные усилия, планирование) приспособлены к полету.

Различные биокосные системы имеют много общих черт. В каждой системе происходит биологический круговорот элементов, как правило имеющий две ветви. Первая ветвь представляет собой вхождение элементов в состав живых организмов и накопление

энергии. Это происходит в процессе питания растений и автотрофных микроорганизмов путем поглощения элементов из окружающей среды. Вторая ветвь биологического круговорота — разложение органических веществ и переход элементов снова в минеральное состояние. При этом поглощенная солнечная энергия выделяется в тепловой и химической форме. Биологический круговорот элементов представляет собой окислительно-восстановительный процесс, поэтому все биокосные системы насыщены окислительно-восстановительными реакциями. В каждой биокосной системе существует зональность: окислительная зона (атмосфера, гидросфера, частично водоносные горизонты) и восстановительная зона (илы морей и океанов, подземные воды глубокого залегания).

При разложении органических веществ микроорганизмами в биокосные системы поступает угольная кислота ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$), азотная (при нитрификации), серная (при окислении H_2S и дисульфатов), слабые органические кислоты. Кислые воды взаимодействуют с горными породами, в которых много щелочноземельных металлов (Ca, Mg, K, Na), в результате происходит подщелачивание растворов, смена кислотных горизонтов щелочными.

Характерная особенность биокосных систем — присутствие воды, которая так же, как и живые организмы, участвует в круговоротах.

Такие процессы, как оглеение, окисление сульфидов, засоление, образование карбонатов и многие другие, происходят во всех биокосных системах. Например, десульфуризация протекает в почвах (солончаки), болотах, илах, водоносных горизонтах, в морской воде.

Для биокосных систем характерны биогеохимические барьеры — накопление элементов организмами. Избирательное поглощение элементов характерно для многих растений и животных. Среди организмов известны накопители кальция, железа, молибдена, селена и других элементов.

Все биокосные системы — это неравновесные системы. Чем энергичнее идет разложение (окисление) органических веществ, тем дальше система от равновесия.

Глава 4. РОЛЬ ФЕРМЕНТОВ В БИОСФЕРНЫХ ПРОЦЕССАХ

4.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЕРМЕНТОВ

Все биогеохимические процессы в биосфере протекают не самопроизвольно, а с помощью особых ферментов. Ферменты представляют собой белки, обладающие каталитическими функциями. Благодаря этому, ферменты ускоряют время протекания реакций примерно на 10 порядков. Поэтому реакции, которые протекают в присутствии фермента в течение 1 секунды, без него протекали бы 300 лет.

Механизм действия ферментов основан на снижении энергии активации электронов тех молекул, которые участвуют в реакции.

Особенность ферментов заключается в том, что они связываются с веществами, участвующими в реакции, но после окончания реакции отсоединяются от ее продуктов в первоначальном состоянии. И снова могут принимать участие в следующей реакции. Как правило, один фермент катализирует одну биохимическую реакцию или группу сходных реакций.

В катализе биохимических реакций принимают участие коферменты и простетические группы. Это низкомолекулярные соединения, которые более или менее связаны с ферментом. Они участвуют в переносе отдельных фрагментов молекул или целых молекул с одного реагирующего вещества на другое.

Коферменты играют важную роль в окислительных реакциях, которые протекают в клетках. Окисление органических соединений происходит путем переноса электронов от донора к акцептору. При биологическом окислении субстрата перенос электронов сопровождается отщеплением от субстрата 2-х протонов водорода. Такое окисление называется дегидрированием. Чаще всего это происходит следующим образом. Ферменты дегидрогеназы отщепляют от субстрата атомы водорода и переносят их на коферменты, которые связаны в этот момент с дегидрогеназой. Коферменты свободно отщепляются и связываются с другой дегидрогеназой. Эта дегидрогеназа связывается с субстратом, который является акцептором протонов. Коферменты отдают водород субстрату-акцептору.

Известны два кофермента, которые могут принимать протоны водорода и переносить их на другие молекулы. Это никотинамид-

адениндинуклеотид (НАД) и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ). Эти коферменты называют переносчиками водорода. У них несколько разные «адреса» переноса водорода. НАДН₂ переносит водород в основном на предшественников конечных продуктов брожения или же передает водород в дыхательную цепь. НАДФН₂ участвует главным образом в восстановительных этапах процессов биосинтеза.

Ферменты делят на конститутивные, т. е. всегда присущие данному организму независимо от условий роста, и индуцибельные, которые синтезируются клеткой только в присутствии определенного субстрата.

Организм может синтезировать ферменты, которые катализируют реакции внутри клетки, — эндоцеллюлярные ферменты. Помимо этого, многие организмы, преимущественно микробы, могут выделять ферменты в окружающую среду. Это экстрацеллюлярные ферменты, которые расщепляют сложные молекулы субстрата (целлюлозу, белки, лигнин, хитин, липиды) во внешней среде. Клетка может синтезировать много такого фермента и выделять его в среду. При этом поддерживается высокая активность процесса превращения субстрата, который участвует в реакции, катализируемой ферментом. В результате, переработка большого количества субстрата осуществляется при малых объемах и биомассе самих микроорганизмов.

По типу катализируемых реакций ферменты подразделяются на 6 классов согласно иерархической классификации ферментов (Enzyme Commission code). Классификация была предложена Международным союзом биохимии и молекулярной биологии (International Union of Biochemistry and Molecular Biology). Международная система классификации ферментов, включающая классы и подклассы, выглядит следующим образом:

Класс 1. Оксидоредуктазы. Катализируют окислительно-восстановительные реакции.

Подклассы:

- 1.1. действие на СН–ОН-группы;
- 1.2. действие на С=О-группы;
- 1.3. действие на С=СН-группы;
- 1.4. действие на СН–NH₂-группы;
- 1.5. действие на СН–NH- группы;
- 1.6. действие на НАДН и НАДФ.

Класс 2. Трансферазы. Катализируют перенос отдельных атомов или групп атомов с одной молекулы на другую.

Подклассы:

- 2.1. перенос атома углерода;
- 2.2. перенос альдегидной или кетонной группы;
- 2.3. перенос ацильной группы;
- 2.4. перенос гликозильной группы;
- 2.5. перенос фосфатной группы;
- 2.6. перенос серосодержащих групп.

Класс 3. Гидролазы. Катализируют гидролитический разрыв химических связей.

Подклассы:

- 3.1. гидролиз эфирных связей;
- 3.2. гидролиз гликозидных связей;
- 3.4. гидролиз пептидных связей;
- 3.5. гидролиз С–N-связей;
- 3.6. гидролиз ангидридов кислот.

Класс 4. Лиазы. Катализируют реакции разрыва химических связей, не являющиеся гидролизом или окислением.

Подклассы:

- 4.1. разрыв углерод–углерод-связей;
- 4.2. разрыв углерод–кислород-связей;
- 4.3. разрыв углерод–азот-связей;
- 4.4. разрыв углерод–сера-связей.

Класс 5. Изомеразы. Катализируют реакции внутримолекулярного перемещения атомов, атомных группировок, а также изменения их пространственного расположения.

Подклассы:

- 5.1. осуществляют изомеризацию углеродной цепи или замещающего атома (группы атомов) в углеродной цепи (рацемизация и эпимеризация);
- 5.2. цис–транс-изомеризация.

Класс 6. Лигазы. Катализируют реакции образования химических связей, сопровождающиеся распадом АТФ.

Подклассы:

- 6.1. образование С–О-связей;
- 6.2. образование С–S-связей;
- 6.3. образование С–N-связей;
- 6.4. образование С–С-связей.

4.2. ПОЧВЕННАЯ КАТАЛИТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Почва, подобно живой клетке, имеет собственный специфический обмен веществ, который следует рассматривать как совокупность химических и биохимических реакций между минеральной фракцией почвы и живым, а также неживым органическим веществом. Примером таких реакций являются сложные преобразования, которым подвергаются остатки растений и животных в почве. Помимо этого в почве осуществляются ключевые реакции циклов азота, углерода, серы и других элементов. Прохождение всех этих трансформаций, включающих реакции разложения и синтеза огромного количества веществ, обеспечивается действием почвенных катализаторов.

Почвенная каталитическая система состоит из двух групп компонентов: ферментов и абиотических катализаторов.

Абиотические катализаторы представляют собой органические соединения, органоминеральные компоненты и структуры, а также минералы. Так, абиотическими катализаторами являются железо- и марганецсодержащие соединения, глины, органоминеральные комплексы. Почвенные минералы могут служить катализаторами и ингибиторами реакций. В частности, сера может быть ингибитором полимеризации и прерывать этот процесс. Несмотря на низкую каталитическую способность, почвенные минералы, по-видимому, вносят существенный вклад в катализ благодаря их высокому содержанию в почве.

Совокупная ферментативная активность почв обеспечивается:

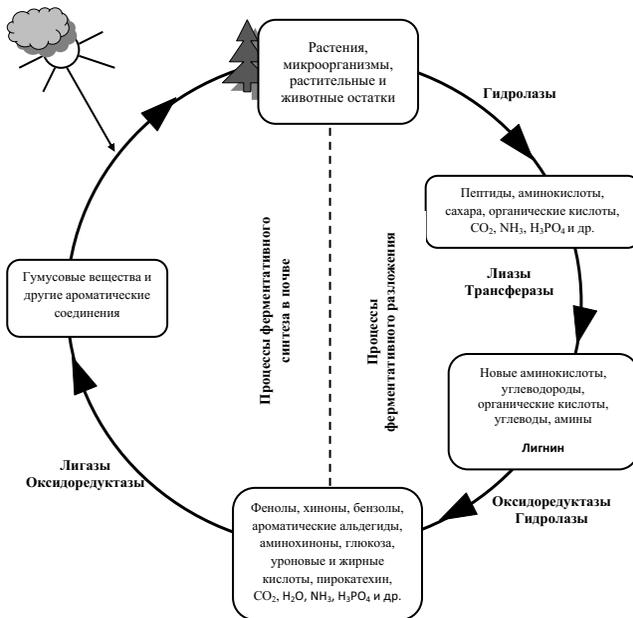
- 1) внутриклеточными ферментами;
- 2) внеклеточными иммобилизованными ферментами;
- 3) внеклеточными свободными ферментами, находящимися в почвенном растворе;
- 4) внеклеточными ферментами, связанными с поверхностью клеток микроорганизмов.

Установлено, что в верхних горизонтах почв ферментативная активность, как правило, составляет 98–100% общей каталитической активности. Исключение составляют почвы, верхние горизонты которых содержат повышенные количества Fe, Mn и Al. Если в верхних горизонтах почвы основная масса реакций катализируется ферментами, то с углублением по профилю на первое место выходят абиотические катализаторы. Однако иногда наблюдаются инверсии активности ферментов. Например, в верхних горизонтах солончаков активность каталазы ниже, чем в средних горизонтах (20–60 см). То же самое отмечено для погребенных горизонтов почвы, где активность ферментов выше, чем в вышележащих горизонтах.

Ферментативная активность почвы складывается в результате совокупных процессов поступления, иммобилизации и действия ферментов. Накапливаясь в почве, ферменты становятся неотъемлемым реактивным компонентом экосистемы. Почва является самой богатой системой по ферментному разнообразию и ферментативному пулу, в котором представлены энзимы всех шести классов.

В почве функционируют системы ферментов, которые катализируют биохимические реакции превращения веществ и энергии и выполняют как синтетические, как и деструктивные функции (рисунок).

Деструктивная функция ферментов осуществляется при разложении поступающих в почву органических веществ. Биохимический распад органических соединений представляет собой цепь реакций, в которых участвуют отдельные ферменты. Продукты определенных ферментативных реакций служат исходным субстратом для новой цепи биохимических процессов. По современным представлениям, при разложении поступающего в почву органического вещества деструктивное действие ферментов осуществляется следующим образом. Остатки растений и животных, попадая в почву, подвергаются действию гидролитических ферментов, таких, как пептидазы, протеазы, карбогидразы, нуклеазы, липазы. При этом образуются промежуточные продукты гидролиза (пептиды, аминокислоты, органические кислоты, сахара) и конечные продукты минерализации (CO_2 , H_2O , NH_3 , H_3PO_4 и др.). Одна часть этих соединений иммобилизуется растениями и микроорганизмами, а другая часть становится субстратом для других почвенных ферментов. Таким образом, процессы разложения дают материал для синтеза новых химических



Функции почвенных ферментов.

соединений, которые также подвергаются со временем разложению. Например, аминокислоты под воздействием лиаз подвергаются дезаминированию или декарбоксилированию и превращаются в органические кислоты, углеводы, амины. Лиазы могут отщеплять карбоксильную группу у органических кислот и осуществлять их распад до CO₂ и H₂O. Аминотрансферазы переносят аминогруппы от аминокислот на органические кислоты, что приводит к образованию новых аминокислот. Промежуточным звеном между ферментами, катализирующими реакции разложения, и ферментами, катализирующими процессы синтеза, являются оксидоредуктазы. Так, фенолы, образующиеся при разложении лигнина, под действием оксидоредуктаз окисляются до хинонов, которые соединяются с аминокислотами, полимеризуются и превращаются в гумус. Под действием ферментов в почве происходят и другие синтетические реакции, приводящие к образованию сложных соединений и простых веществ. Все эти биохимические ферментативные реакции

происходят в почве одновременно и в целом обеспечивают почвенный метаболизм.

Особенно следует отметить значение ферментов в тех случаях, когда в почве складываются экстремальные для жизнедеятельности биоты условия, в частности при загрязнении тяжелыми металлами. В этих случаях метаболизм в почве остается в известной мере неизменным благодаря действию почвенных ферментов.

4.3. ИСТОЧНИКИ ФЕРМЕНТОВ

Поскольку энзимы синтезирует вся почвенная биота, ферментный пул почвы представляют собой смесь, компоненты которой поступают из разных источников. Количество поступающих ферментов зависит от биомассы и метаболической активности биоты.

В почвенных процессах преимущественно принимают участие экстрацеллюлярные ферменты организмов, обитающих в почве.

Экстрацеллюлярные энзимы предназначены для разложения почти всех имеющихся на Земле макромолекул, включая белки, органические фосфаты и лигнин. Наиболее активными продуцентами ферментов в почве являются микроорганизмы. Почвенные бактерии и грибы выделяют ферменты, обеспечивающие трансформацию веществ, содержащих все известные макроэлементы питания — азот, углерод, фосфор. Кроме того, микроорганизмы синтезируют те ферменты, без которых невозможна трансформация органического вещества в почве.

Как правило, неизвестно, какими именно микроорганизмами выделяется в почву тот или иной фермент. Большинство современных методов изучения микробного сообщества основано на гРНК-сиквенсах, которые дают мало информации о способности конкретных микроорганизмов трансформировать те или иные соединения в естественной среде обитания. Поэтому большая часть информации о таксономической принадлежности отдельных экстрацеллюлярных ферментов получена при культивировании микроорганизмов на питательных средах. Тем не менее, обобщая имеющийся материал, можно заключить, что широкий набор почвенных бактерий и грибов способен выделять гидролазы, тогда как способностью к синтезу оксидоредуктаз обладает ограниченное число представителей почвенной микрофлоры.

Следует отметить, что синтез внеклеточных ферментов координируется микробным населением почвы и зависит от связей, складывающихся в почве между различными группами микроорганизмов. Таким образом, экстрацеллюлярные ферменты можно рассматривать как фактор, интегрирующий функционирование почвенного микробного сообщества.

С физиологической точки зрения, ферментный катализ инициирует начальные стадии катаболизма, включающие трансформацию полимерных соединений в растворимые субстраты, которые могут поглощаться микроорганизмами в процессе роста.

Корни растений также выделяют экзоцеллюлярные ферменты, в число которых входят фосфатазы, инвертазы, амилаза и протеазы. При этом количественно преобладают фосфатазы. Считается, что ферменты, выделяемые растениями, преимущественно участвуют в процессах трансформации соединений, содержащих фосфор и только в некоторой степени — углерод. Ферментативная активность корней зависит от обеспеченности почвы элементами питания. Так, показано, что при низком уровне неорганического фосфора в почве продукция фосфатаз в корневой зоне возрастает более чем в 2 раза.

Ферментативная активность корней может сопровождаться деятельностью энзимов, выделенных микоризными грибами. Эндомикоризные грибы, благодаря выделяемым фосфатазам, участвуют в поглощении растениями фосфатов. Показано, что 48–59% поступающего в растения фосфора обеспечивается деятельностью фосфатаз эндомикориз, если этот элемент питания присутствует в почве в органической форме. Если же источник фосфора — неорганические фосфаты, то вклад эндомикориз уменьшается и составляет 22–33%. Участие эндомикоризных грибов в минерализации азота значительно меньше. Способность эктомикоризных грибов получать элементы питания из сложных органических соединений изучена гораздо хуже. Однако известно, что эти грибы проявляют протеолитическую активность в экосистемах, где ограничены процессы минерализации азота. Помимо этого у эктомикориз обнаружена фосфатазная и полифенолоксидазная активность.

4.4. ИММОБИЛИЗАЦИЯ ФЕРМЕНТОВ

В естественных условиях постоянный синтез биотой экстрацеллюлярных ферментов обновляет и пополняет их запасы в почвах. Один из важных вопросов почвенной энзимологии — устойчивость ферментов. При выделении энзимов в почву значительная их часть подвергается протеолизу при участии микроорганизмов или необратимой денатурации. Однако большое количество экстрацеллюлярных ферментов долгое время остается в почве в активном состоянии благодаря процессам иммобилизации. По современным представлениям, иммобилизованные почвенные ферменты устойчивы к действию протеаз микроорганизмов, сильных кислот, щелочей, высоких и низких температур. Пока нет однозначного ответа, в течение какого времени стабилизированные ферменты сохраняют активность. Предполагается, что период их активности может длиться от нескольких недель до нескольких месяцев, но, вероятно, и значительно дольше.

Иммобилизация (стабилизация) ферментов в почве происходит в результате их адсорбции или хемосорбции на различных носителях. Адсорбция приводит к изменению структуры энзимов, делая их более устойчивыми к факторам внешней среды. Основными адсорбентами являются глинистые минералы, целлюлоза, другие полисахариды и гумусовые вещества. При этом, по мнению многих исследователей, чаще всего экстрацеллюлярные энзимы адсорбируются гумусовыми кислотами. От субстрата, который стабилизирует фермент, зависят такие его кинетические параметры, как константа полунасыщения, энергия активации и реакционная способность. Иммобилизация происходит путем образования разнообразных связей между молекулами белка и поверхностью адсорбента. Взаимодействие экстрацеллюлярного фермента и адсорбента может проявляться в виде электростатического и гидрофобного притяжения, образования водородных, ионных и ковалентных связей. Например, если адсорбентом являются гумусовые вещества, то аминогруппы фермента вступают во взаимодействие с карбоксильными группами гуминовых кислот, в силу чего изменяется структура энзима. Адсорбция ферментов илистой или мелко-пылевой фракцией почвы осуществляется силами Ван-дер-Ваальса, гидрофобными, солевыми, водородными и ковалентными связями. В результате — иммо-

билизированные ферменты более устойчивы, по сравнению со свободными, находящимися в почвенном растворе.

Характер иммобилизации и степень стабилизации ферментов в значительной степени зависят от адсорбционных свойств почвы. В свою очередь, адсорбционные свойства почвы являются производным от ее минералогического, гранулометрического и химического состава. На способность почвы адсорбировать молекулы ферментов также влияют ее удельная поверхность, емкость и катионный состав почвенно-поглощающего комплекса. Кроме вышеперечисленного, на процессы иммобилизации ферментов оказывают действие специфические особенности органического вещества, такие как характер полидисперсности и состав функциональных групп гумусовых кислот. В значительной степени процессы стабилизации зависят от температуры и влажности окружающей среды.

Помимо создания в почве активного ферментного пула, иммобилизационные процессы предотвращают диффузию энзимов из почвенной среды. Выявлено, что для каждого типа почв существует определенный предел фиксации ферментов, поэтому их уровень в естественных условиях остается почти постоянным.

В последние годы в почвоведении получило распространение понятие почвенной матрицы. Согласно имеющейся концепции, почвенная матрица — поверхность твердых почвенных частиц, около которой определенным образом формируются слои адсорбированных частиц (органические и минеральные вещества, микроорганизмы, газы, ионы, молекулы). В силу этого матрица включает в себя три подсистемы: минеральную, органическую и органоминеральную. Важнейшее свойство активных центров почвенной матрицы — проявление каталитической активности в почвенных процессах. В данном случае речь идет о ферментах, иммобилизованных на минеральных, органических и органоминеральных компонентах почвенных частиц.

Глава 5. МНОГООБРАЗИЕ ТИПОВ ЖИЗНИ В БИОСФЕРЕ

Биосфера представляет собой открытую систему, для которой источником энергии является солнечный свет. Именно он обеспечивает постоянный приток энергии для всех живых организмов, заселяющих биосферу. Перед организмами стоит задача потребления энергии и запасаения ее в клетках. Эта задача решается при осуществлении в клетках катаболизма — процессов получения энергии.

Эволюционное развитие дало обитателям биосферы несколько путей катаболизма, которые позволяют использовать различные источники энергии. Доступными внешними источниками энергии являются энергия света (свет определенной длины волны) и химическая энергия.

Непосредственно использовать солнечный свет в качестве источника энергии могут только организмы, способные к фотосинтезу. Это фототрофы, к которым относятся зеленые растения, пурпурные и зеленые бактерии, а также цианобактерии и некоторые археобактерии. Остальные организмы используют энергию, которая заключена в химических связях различных веществ. Они относятся к группе гетеротрофов, в которую входят животные, грибы и большинство бактерий.

Независимо от того, какой источник энергии использует организм, реакции получения энергии являются окислительно-восстановительными, т. е. сопровождаются переносом электронов от донора к акцептору. Донором электронов в этих реакциях могут выступать органические и неорганические соединения.

Потребленная энергия используется клеткой в процессах анаболизма для синтеза органических макромолекул, основой которых

является углерод. Углерод, используемый организмами для синтетических процессов, может быть потреблен в органической или минеральной форме.

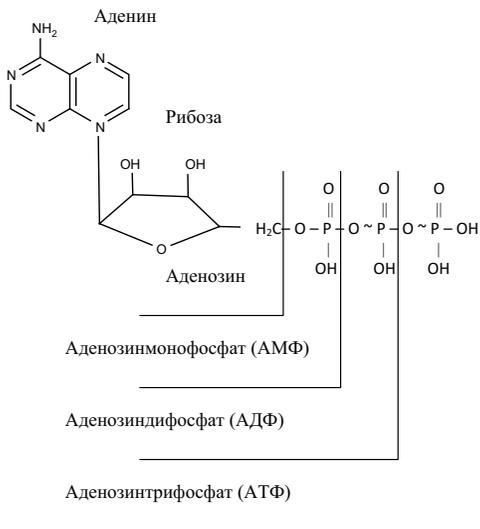
В зависимости от источника энергии, используемого углеродсодержащего субстрата и донора электронов, организмы разделяют на группы, которые характеризуются определенным типом метаболизма (таблица). Например, животные используют в качестве источника энергии органические соединения, для синтетических процессов они потребляют органические формы углерода, а донором электронов у них являются органические вещества. По этим признакам животных относят к хемоорганогетеротрофам. Растения, использующие энергию света, потребляющие углекислый газ для синтеза макромолекул и получающие электроны от неорганических соединений, относятся к фотолитоавтотрофам.

**Способы существования организмов
в зависимости от источников энергии, углерода и электронов**

Источник энергии	Донор электронов	Источник углерода	Способ существования	Представители живых организмов
Окислительно-восстановительные реакции	Неорганические соединения (H ₂ , H ₂ S, Fe ²⁺ и др.)	CO ₂	Хемолитоавтотрофия	Нитрифицирующие, тионовые, водородные бактерии
		Органические соединения	Хемолитогетеротрофия	Метанообразующие археобактерии, водородные бактерии
	Органические соединения	CO ₂	Хемоорганавтотрофия	Метилотрофы, окисляющие муравьиную кислоту
		Органические соединения	Хемоорганогетеротрофия	Большинство прокариот, все животные, грибы
Солнечный свет	Неорганические соединения (H ₂ O, H ₂ S, S ⁰ и др.)	CO ₂	Фотолитоавтотрофия	Высшие растения, цианобактерии, пурпурные и зеленые бактерии
		Органические соединения	Фотолитогетеротрофия	Некоторые цианобактерии, пурпурные и зеленые бактерии
	Органические соединения	CO ₂	Фотоорганавтотрофия	Некоторые пурпурные бактерии
		Органические соединения	Фотоорганогетеротрофия	Пурпурные и некоторые зеленые бактерии, галобактерии, некоторые цианобактерии

Разные сочетания указанных свойств создают огромное разнообразие физиологических типов, особенно у бактерий. Кроме этого, один и тот же микроорганизм может сочетать несколько путей катаболизма. Так, есть бактерии, способные переходить от автотрофии к хемоорганотрофии. Такие организмы называют миксотрофами.

Какой бы вид энергии не был использован организмом, ее необходимо запастись в клетке, т. е. перевести в энергию химических связей. Эта задача решается путем синтеза вещества с высокоэнергетическими связями — аденозинтрифосфата (АТФ):



Образование соединений с макроэргическими связями — основной механизм благодаря которому в клетках организмов запасается и сохраняется энергия. АТФ представляет собой универсальный переносчик энергии между реакциями, поставляющими энергию, и реакциями, потребляющими ее. Так, гидролиз (распад) 1 М АТФ дает 32 кДж свободной энергии, которая идет на образование белков, жиров, углеводов и др. Распад АТФ происходит последовательно путем отщепления фосфорного остатка. При разрушении одной макроэргической связи образуется АДФ, свободный фосфорный остаток и выделяется часть заключенной в молекуле АТФ энергии. Затем осуществляется гидролиз второй макроэргической связи с образова-

нием АМФ из АДФ. Синтез молекул АТФ в клетках происходит, как правило, в обратном порядке: к молекуле АДФ присоединяется фосфорный остаток с образованием макроэргической связи. Этот процесс сопровождается расходом энергии и поэтому осуществляется только сопряженно с энергетически полезными реакциями.

Образование молекул АТФ происходит в результате последовательных окислительно-восстановительных реакций фосфорилирования. У организмов, обитающих в биосфере Земли, встречаются три типа фосфорилирования.

1. Субстратное фосфорилирование.
2. Окислительное фосфорилирование.
3. Фотофосфорилирование.

Субстратное и окислительное фосфорилирование присущи хемотрофам, а фотофосфорилирование — фототрофам. Проявление этих типов запасаения энергии связано с ходом эволюции на планете. И если у высших организмов — растений и животных — преобладает один из типов этих реакций, то у более древних прокариот имеются все три.

Наиболее примитивным является субстратное фосфорилирование (брожение) — оно часто встречается у бактерий. Брожение представляет собой окислительно-восстановительные процессы превращения органических веществ, сопровождающиеся выходом энергии. Субстратное фосфорилирование протекает в анаэробных условиях (окисление анаэробного типа).

Фотофосфорилирование — получение энергии организмами в процессе фотосинтеза. У всех фотосинтезирующих эукариот один тип фотосинтеза — кислородный, т. е. тот, который идет с выделением кислорода. У микроорганизмов есть несколько типов фотосинтеза. Так, у цианобактерий — фотосинтез кислородный, а у пурпурных и зеленых бактерий — это бескислородный процесс.

Субстратное фосфорилирование и фотофосфорилирование — наиболее древние пути получения энергии. Они сформировались в те эпохи, когда в атмосфере планеты отсутствовал кислород. Появление в оболочке Земли кислорода в результате фотосинтеза привело к новому способу энергетического метаболизма, который основан на акцептировании электрона кислородом. Это окислительное фосфорилирование, в котором различают два типа в зависимости от акцептора электронов.

1. Аэробное дыхание — перенос электрона на молекулярный кислород.

2. Анаэробное дыхание — перенос электронов на неорганические акцепторы: сульфаты, нитраты, карбонаты.

Несмотря на разнообразие метаболических путей, все живые существа, обитающие на Земле, в биохимическом отношении сходны. Это сходство выражается в единообразии строительных блоков (аминокислот, органических кислот, пуриновых или пиримидиновых оснований), универсальном переносчике энергии (АТФ), универсальном генетическом коде, а также в единстве путей превращения сахаров и природы дыхательной цепи. У всех живых организмов почти идентичны главные метаболические пути (гликолиз, цикл Кребса, пентозофосфатный окислительный цикл, цикл Кальвина). В редких случаях схемы метаболизма модифицированы или укорочены.

Глава 6. ФОТОСИНТЕЗ (ФОТОФОСФОРИЛИРОВАНИЕ)

Солнечный свет — единственный источник энергии в биосфере Земли. Из всех организмов потреблять солнечную энергию способны только фототрофы, которые осуществляют фотосинтез. Основной вклад в этот процесс вносят высшие растения и водоросли. К фотосинтезу способны несколько групп бактерий, но их участие можно считать несущественным.

По сути, фотосинтез является каналом поступления солнечной энергии к гетеротрофным организмам. Фототрофы поглощают солнечную энергию, которая в процессе фотосинтеза преобразуется в энергию химических связей — образуется АТФ. Энергия, заключенная в макроэргических связях молекулы АТФ, используется фототрофами для синтеза органических веществ из неорганических (CO_2 , NO_3^- , NH_4^+ , SO_4^{2-} и др.), которыми снабжает автотрофные организмы абиотический компонент экосистемы. Синтезированные автотрофами органические соединения служат источником энергии и углерода для гетеротрофов. В процессе дыхания углерод и энергия в виде тепла высвобождаются.

Таким образом, все живое на земле зависит от фотосинтеза, поскольку именно этот процесс трансформирует солнечную энергию в доступную для организмов-гетеротрофов форму и обеспечивает выделение кислорода в атмосферу, что необходимо для всех аэробных форм жизни.

Из общего количества солнечной радиации, которое перехватывает наша планета, часть поглощается, отражается и рассеивается в атмосфере, вследствие чего до Земли доходит не более половины. Из этой половины только 25% лучей имеют длину волны, подходящую для фотосинтеза. По современным оценкам, не более 0,2–0,4% таких лучей используется растениями в фотосинтетических реакциях.

Главный фотосинтезирующий орган высших растений — лист. У эукариотов фотосинтез происходит в особых органеллах, называемых хлоропластами, которые рассеяны в цитоплазме клеток листа. Наиболее важными компонентами фотосинтетического аппарата являются пигменты — хлорофиллы и каротиноиды, локализованные в мембранах хлоропластов. Хлорофиллы поглощают главным

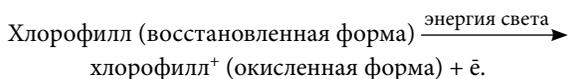
образом красный и сине-фиолетовый свет, а каротиноиды — сине-фиолетовый.

Фотосинтетический аппарат состоит из трех основных компонентов: 1) светособирающие пигменты, поглощающие энергию света и передающие ее в реакционные центры; 2) фотохимические реакционные центры, где происходит трансформация электромагнитной формы энергии в химическую; 3) фотосинтетические электронно-транспортные системы, обеспечивающие перенос электронов, сопряженный с запасанием энергии в молекулах АТФ.

У растений фотосинтетический аппарат состоит из двух фотосистем (ФС I и ФС II), каждая из которых представляет собой набор вспомогательных пигментов, передающих энергию на одну молекулу главного пигмента. Последняя называется реакционным центром, где энергия света используется для осуществления химической реакции.

Процесс фотосинтеза протекает в две стадии — световую и темновую.

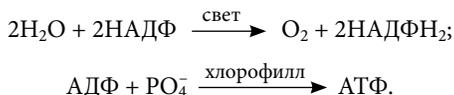
Световая фаза. Когда квант света падает на молекулу хлорофилла, порция энергии этого кванта поглощается одним из электронов, который перемещается на новый, более богатый энергией уровень. Хлорофилл переходит при этом в возбужденное состояние и теряет электроны, на месте которых в молекуле остаются положительные «дырки»:



Всякий потерянный электрон будет принят другой молекулой — акцептором электронов. При этом хлорофилл, являясь донором электронов, окисляется, а акцептор восстанавливается. Далее электрон переходит от одного акцептора к другому в каскаде окислительно-восстановительных реакций, постепенно теряя энергию, полученную от кванта света.

Выделенная энергия тратится на ряд химических реакций. Во-первых, происходит расщепление воды на кислород и водород. Выделившиеся протоны водорода присоединяются к переносчикам водорода НАДФ, восстанавливая их до НАДФН₂. Во-вторых, осуществляется синтез аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) путем присоединения фосфорного остатка к аденозиндифосфорной кис-

лоте (АДФ). Таким образом, при прохождении световой стадии синтезируется АТФ и НАДФН₂, а также выделяется кислород, который поступает в атмосферу. Схематично происходящие реакции можно представить следующим образом:

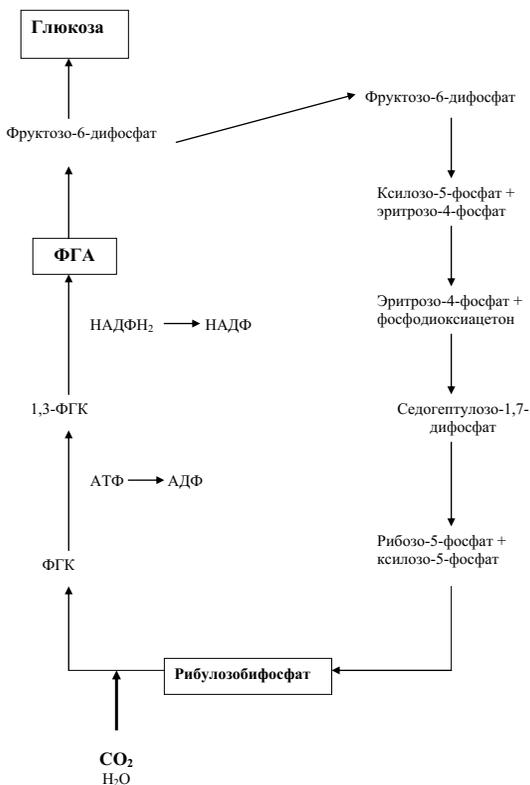


Восстановление НАДФ происходит в фотосистеме I вследствие фотоокисления воды, а фотоокисление воды осуществляет фотосистема II. Эти две системы функционируют одновременно и взаимосвязано.

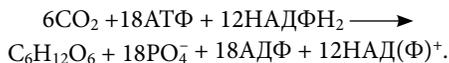
Темновая фаза. Для реакций, проходящих в этой фазе фотосинтеза, свет не требуется. На темновой стадии происходит восстановление CO₂ благодаря энергии АТФ и восстановительной силе НАДФН₂. В результате образуются углеводы. Темновые реакции контролируются ферментами.

У растений основной путь фиксации CO₂ — цикл Кальвина (восстановительный пентозофосфатный цикл). Последовательные ферментативные реакции цикла приводят к образованию молекулы гексозы из углекислоты (рисунок).

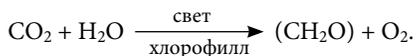
Акцептором CO₂ служит пятиуглеродный сахар — рибулозобифосфат. После присоединения к нему углекислоты образуется шестиуглеродный продукт, который крайне неустойчив и сразу распадается на две молекулы фосфоглицериновой кислоты (ФГК). Для восстановления ФГК в последующих реакциях используется восстановительная сила НАДФН₂ и энергия АТФ, полученных на свету. Реакция протекает в два этапа. Сначала расходуется часть АТФ и весь НАДФН₂. В результате этих реакций образуется первый углевод в процессе фотосинтеза — триозофосфат (трехуглеродный сахар с присоединенной к нему фосфатной группой). На втором этапе часть триозофосфата идет на регенерацию рибулозобифосфата, который используется в первой реакции. Именно здесь расходуется остаток АТФ. Остальной триозофосфат подвергается серии последовательных ферментативных превращений, ведущих к образованию молекулы глюкозы. Суммарное уравнение цикла Кальвина можно изобразить следующим образом:



Упрощенная схема цикла Кальвина.



Суммарно процессы, протекающие в световую и темновую фазы фотосинтеза, выражаются уравнением:



Помимо сахаров, из фосфоглицеральдегида (ФГА), образующегося в цикле Кальвина, синтезируются и другие вещества — жиры и органические кислоты (в том числе жирные кислоты и аминокислоты). При синтезе липидов фосфоглицеральдегид вступает на путь

гликолиза, превращаясь в ацетильную группу, которая присоединяется к коферменту А с образованием ацетилкофермента А. Из последнего образуются жирные кислоты. В процессе синтеза белков фосфоглицеральдегид и триозофосфат используются как источники углерода. Азот, серу и фосфор, необходимые для синтеза аминокислот, растения получают из почвенного раствора, а водные растения — из воды. Следует отметить, что высшие растения способны синтезировать все необходимые им аминокислоты.

Таким образом, солнечная энергия оказывается трансформированной в энергию химических связей веществ, из которых состоит растительный организм. По пищевым цепям эта энергия попадает к гетеротрофным организмам. Перед гетеротрофами стоит задача извлечения энергии химических связей и запасания ее в клетках в виде АТФ. Эти процессы осуществляются на путях субстратного и окислительного фосфорилирования. При прохождении означенных путей происходит распад питательных веществ на небольшие фрагменты, в результате чего выделяется энергия. Образовавшиеся низкомолекулярные соединения служат основой для синтеза (анаболизма) основных веществ в клетке. При этом происходит трата энергии в виде АТФ или восстановительных нуклеотидов (НАДН₂, НАДФН₂).

Глава 7. ДЫХАНИЕ (ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ)

7.1. АЭРОБНОЕ ДЫХАНИЕ

Дыхание — это окисление субстрата, приводящее к получению химической энергии в виде АТФ. Субстратами для дыхания служат органические соединения — углеводы, жиры и белки. Большинство организмов в первую очередь используют именно углеводы. Полисахариды вовлекаются в процесс дыхания лишь после того, как они будут гидролизованы до моносахаридов. В клетках растений гидролизу подвергается крахмал, а в клетках животных — гликоген. В обоих случаях образуется глюкоза. Жиры составляют в клетках «первый резерв» и становятся субстратом для окислительного фосфорилирования главным образом тогда, когда запас углеводов исчерпан. Белки, которые выполняют в клетках ряд других важных функций, используются лишь после того, как будут израсходованы все запасы углеводов и жиров, например при длительном голодании.

Окисление глюкозы при дыхании подразделяется на три фазы: гликолиз, окислительное декарбоксилирование (цикл Кребса) и окислительное фосфорилирование (дыхательная цепь, где происходит перенос электронов и водорода). Гликолиз — общая фаза в процессах получения энергии для аэробов и анаэробов. Две другие фазы имеют место только у аэробных организмов.

Гликолизом называют последовательность биохимических реакций, в результате которых одна молекула глюкозы расщепляется на две молекулы пировиноградной кислоты (рис. 7.1). При этом на первом этапе две молекулы АТФ расходуются на фосфорилирование, а на втором этапе образуются четыре молекулы АТФ. Поэтому чистый выход АТФ при гликолизе равен двум его молекулам. Кроме того, высвобождаются 4 атома водорода, которые подхватываются переносчиками НАД.

Суммарную реакцию гликолиза можно записать так:



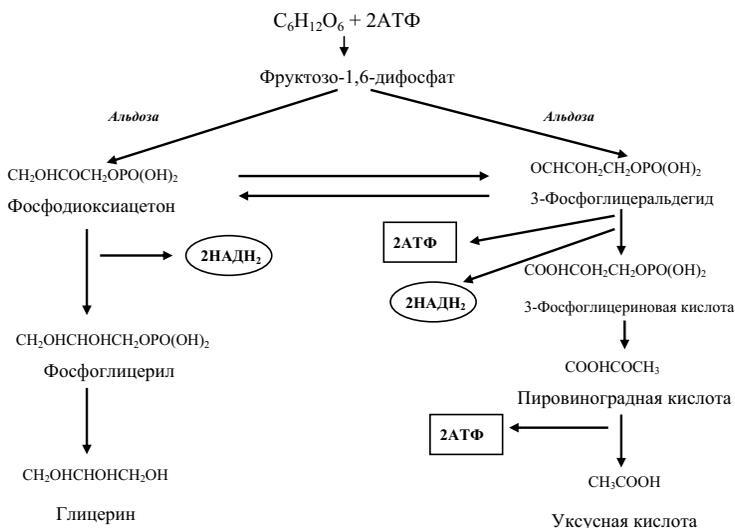
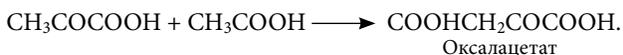


Рис. 7.1. Упрощенная схема гликолиза.

Во второй этап окислительного фосфорилирования (цикл Кребса) вступают продукты гликолиза — пировиноградная кислота и остаток уксусной кислоты (ацетат). Сначала пировиноградная кислота реагирует с ацетатом с образованием оксалацетата — остатка щавелевоуксусной кислоты (ЩУК):



Затем оксалацетат реагирует с ацетилкоэнзимом А с образованием лимонной кислоты, которая уже является трикарбоновой кислотой. Далее следует цепь превращений трикарбоновых кислот. Затем, в результате декарбоксилирования, идет потеря карбоксильных групп, что приводит к образованию дикарбоновых кислот: альфа-кетоглутаровой и, после потери атома углерода, янтарной. Далее идут превращения, которые приводят к образованию оксалацетата. Замыкается цикл Кребса образованием щавелевоуксусной кислоты (рис. 7.2).

Суть химических реакций цикла Кребса — окислительное декарбоксилирование, в результате которого от субстрата отщепляются

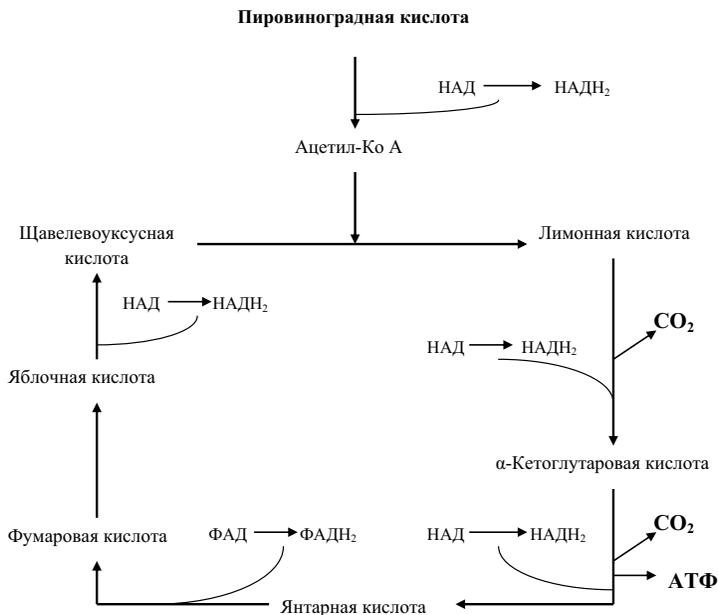


Рис. 7.2. Упрощенная схема цикла Кребса.

молекулы углекислоты. Выделяющаяся при этом энергия запасается в виде АТФ. Образующиеся атомы водорода присоединяются к переносчикам НАД и НАДФ. Окисление оксалацетата в цикле трикарбоновых кислот дает две молекулы CO₂, шесть молекул НАДН₂, одну молекулу АТФ. Цикл Кребса осуществляется у растений, животных и грибов в митохондриях, а у бактерий — на цитоплазматической мембране.

Цикл трикарбоновых кислот выполняет не только функцию конечного окисления, но и обеспечивает процессы биосинтеза различными веществами. Это оксалглутарат, оксалацетат и сукцинат.

На третьем этапе окислительного фосфорилирования протоны водорода и электроны, образовавшиеся в процессе гликолиза и цикла Кребса, поступают в дыхательную цепь (рис. 7.3). В дыхательной цепи происходят реакции, представляющие собой биохимический аналог сгорания водорода, который окисляется до воды. В ходе этих

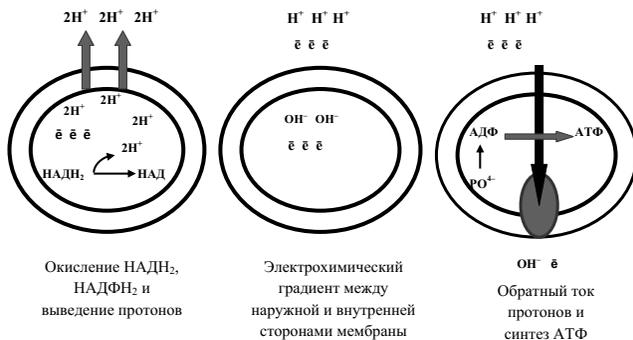


Рис. 7.3. Схема окислительного фосфорилирования.
Объяснение в тексте.

реакций протоны водорода переносятся на молекулы кислорода. Выделяющаяся при переносе энергия запасается в виде АТФ.

На рис. 7.3 приведена схема синтез АТФ. Коферменты НАДН_2 и НАДФН_2 освобождаются от протонов водорода, которые переносятся на внутреннюю сторону мембраны митохондрий или на внутреннюю сторону плазматической мембраны клетки. Протоны водорода и электроны в процессе переноса на кислород транспортируются через мембрану. При этом протоны водорода связываются на внутренней стороне мембраны, а освобождаются на внешней стороне. В этом участвует целый ряд переносчиков электронов и протонов водорода (флавопротеины, железосерные белки, цитохромы, хиноны), выполняющих определенные функции. Транспорт происходит таким образом, что на внутренней стороне мембраны скапливаются отрицательные ионы, а на внешней — положительные.

Возникает разность потенциалов. Эта система, транспортирующая электроны и протоны, получила название дыхательной или электронно-транспортной цепи. Разность потенциалов, возникающая при транспорте протонов и электронов на внешнюю поверхность мембраны, является движущей силой для синтеза АТФ. Мембрана содержит специальный фермент АТФ-синтетазу, которая синтезирует АТФ из АДФ и неорганических фосфорных остатков. Этот фермент выступает из мембраны с внутренней ее стороны. Синтез АТФ происходит на последней стадии транспорта. Он заключается в том, что протоны и электроны, выведенные на наружную сторону

мембраны, возвращаются на ее внутреннюю сторону с выделением энергии, которая запасается в синтезируемых при этом молекулах АТФ.

Следует помнить, что транспорт протонов и транспорт электронов — процессы эквивалентные. Поэтому дыхательная цепь может рассматриваться как цепь переноса электронов. Действительно, флавопротеины, железосерные белки, хиноны и цитохромы сначала принимают электроны, а потом переносят их на плазматическую мембрану или на кислород. Переносчики, принимающие электроны, восстанавливаются, отдающие — окисляются. Поэтому переносчики попеременно находятся то в окисленном, то в восстановленном состоянии. А это значит, что они обладают окислительно-восстановительным потенциалом, который служит количественной мерой способности соединения отдавать электроны. В системе, где два реагирующих вещества обладают различными значениями потенциалов и вступают в реакцию, разность потенциалов будет количественной мерой изменения свободной энергии. Именно такая ситуация складывается при переносе электронов в дыхательной цепи. Образующаяся разность потенциалов между переносчиками электронов и создает выход энергии.

Эффективность получения энергии при окислительном фосфорилировании, когда расщепление глюкозы сначала идет по пути гликолиза, а затем — в цикле трикарбоновых кислот, составляет тридцать восемь молекул АТФ на одну поступившую молекулу глюкозы. Таким образом, дыхание, при котором происходит перенос протонов водорода и электронов на молекулу кислорода, является самым эффективным способом получения энергии. Такой тип окислительного фосфорилирования возможен только в аэробных условиях, где в окружающей среде присутствуют свободные молекулы кислорода. Однако в анаэробных условиях организмы также способны к окислительному фосфорилированию, которое называется анаэробным дыханием. Такой тип фосфорилирования встречается у бактерий.

7.2. АНАЭРОБНОЕ ДЫХАНИЕ

При анаэробном дыхании электроны переносятся не на свободный, а на связанный кислород. Такой кислород может быть в составе нитратов, сульфатов, карбонатов или других соединений. При

переносе электронов кислородсодержащие соединения восстанавливаются. Донорами электронов являются органические вещества, образующиеся при гликолизе, или неорганические — присутствующие в окружающей среде. Эти вещества в процессе анаэробного дыхания окисляются.

В почве широко распространены бактерии, которые используют в качестве доноров водорода органические вещества, — хемолито-органототрофы. Они осуществляют нитратное, сульфатное и карбонатное дыхание.

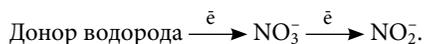
Нитратное дыхание. Денитрификация. При нитратном дыхании происходит перенос электронов (протонов водорода) на нитрат. В результате нитрат восстанавливается через нитрит до газообразной закиси азота и молекулярного азота. В отсутствие кислорода нитрат служит конечным акцептором водорода:



При восстановлении нитрата выделяется энергия, которая запасается в виде АТФ. По эффективности анаэробное дыхание соответствует 70% аэробного дыхания.

Процесс восстановления нитратов до закиси азота и молекулярного азота называется денитрификацией. В почве обитает множество бактерий, которые способны осуществлять денитрификацию. При этом все они факультативные анаэробы. В анаэробных условиях они получают энергию в результате нитратного дыхания. Если же условия меняются на аэробные — энергию обеспечивает аэробное дыхание. Среди облигатных анаэробов денитрификаторов нет.

При другом типе нитратного дыхания происходит восстановление нитрата до нитрита:



Донором протонов водорода в этом случае также выступает органическое соединение.

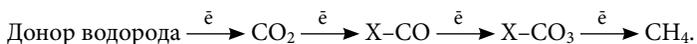
Сульфатное дыхание. Бактерии, осуществляющие сульфатное дыхание, способны переносить водород с субстрата на сульфат как конечный акцептор электронов. Сульфат восстанавливается до сульфида и далее до сероводорода. Донорами водорода служат низ-

комолекулярные органические соединения, образующиеся при анаэробном разложении биомассы:



Такие бактерии называют сульфатредуцирующими или сульфидогенными. Большая часть сероводорода в природе образуется благодаря этой реакции. Сульфатредуцирующие бактерии являются строгими анаэробами. Они встречаются главным образом в сероводородном иле. Именно сульфатредуцирующие бактерии считают ответственными за высокое содержание сероводорода в глубоких слоях Черного моря.

Карбонатное дыхание. При карбонатном дыхании водород и электроны переносятся на углекислоту. Донором протонов водорода выступают низкомолекулярные органические вещества:



В результате карбонатного дыхания образуется метан. Метанообразующие бактерии — строгие анаэробы, кислород их убивает. Они распространены в болотах (метан — болотный газ), на рисовых полях, в осадках на дне прудов и озер. Другое местообитание метанообразующих бактерий — рубец жвачных животных, где они участвуют в переработке растительной массы.

В почве обитают бактерии, которые способны окислять неорганические ионы, используя в качестве донора водорода и электронов неорганические соединения, а освободившуюся энергию запасать в виде АТФ. Такой способ запасаения энергии присущ как аэробам, так и анаэробам. При аэробном дыхании акцептором электронов выступает молекулярный кислород. В случае анаэробного дыхания акцептором протонов водорода является кислород, входящий в состав нитрата, нитрита, закиси азота, карбоната, сульфата и др.

Большинство бактерий с таким метаболизмом используют CO_2 в качестве единственного или главного источника углерода. Поэтому они являются автотрофами. Использование неорганического донора водорода позволило выделить их в особую группу — хемолитотрофов. Хемолитотрофные бактерии широко распространены в почве. Для некоторых из них такой образ жизни является облигат-

ным. Другие же являются факультативными хемолитотрофами, т. е. способными и к гетеротрофному образу жизни.

Окисление аммиака и нитрита (нитрификация). Превращение аммиака (аммония) в нитрат называется нитрификацией. В почве этот процесс осуществляют широко распространенные нитрифицирующие бактерии. Исследования показали, что в природе нет такой бактерии, которая бы прямо превращала аммоний в нитрат. В окислении аммония всегда участвуют две группы бактерий. Обе группы строго специализированы и осуществляют только в процессе нитрификации одну реакцию окисления.

Окисление аммиака идет в несколько стадий и образуется ряд промежуточных продуктов:



Сначала работают бактерии, которые окисляют аммоний до нитрита. В эту группу входят представители родов *Nitrosomonas*, *Nitrococcus*, *Nitrosospira*, *Nitrosolobus*. Нитрит является субстратом для второй группы прокариот, окисляющей его до нитрата. К нитри-тредуцирующим бактериям относятся виды, принадлежащие родам *Nitrobacter*, *Nitrospina*, *Nitrococcus*.

Электроны, высвобождающиеся при окислении, поступают непосредственно в дыхательную цепь, минуя гликолиз и цикл Кребса. Поскольку фосфорилирование при этом может происходить на одном-единственном этапе (в дыхательной цепи), выигрыш в энергии, соответственно, невелик.

Аналогичным способом получают энергию бактерии, которые окисляют восстановленные соединения серы, двухвалентного железа, молекулярный водород.

Глава 8. БРОЖЕНИЕ (СУБСТРАТНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ)

Наиболее примитивным способом получения энергии является субстратное фосфорилирование — анаэробное преобразование субстрата (брожение). Этот тип фосфорилирования возник в глубокой древности (1,5–2 млрд лет тому назад) вместе с появлением первых анаэробных бактерий, осуществляющих в бескислородных условиях окислительно-восстановительные превращения органических соединений, которые сопровождаются освобождением энергии.

Брожение — метаболический процесс, при котором образуется АТФ, а продукты распада органического вещества одновременно окисляются и восстанавливаются (рисунок).

Брожения состоит из двух стадий: гликолиза и собственно брожения. При гликолизе молекула шестиатомного углевода окисляется до пировиноградной кислоты (пирувата), которая затем подвергается сбраживанию. Реакции, приводящие к образованию АТФ, — это реакции окисления. В результате часть продуктов распада органического вещества полностью окисляется до воды и углекислого газа.

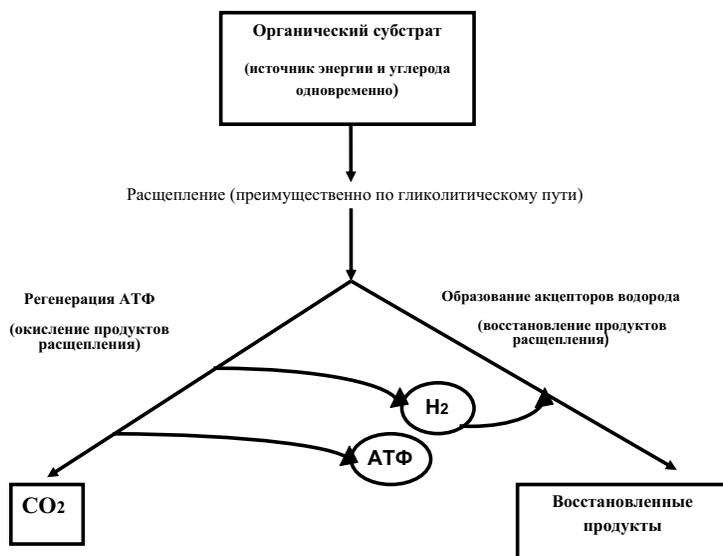


Схема окислительного фосфорилирования.

От углекислого газа клетка избавляется, выделяя его во внешнюю среду. Другая часть продуктов распада органического вещества восстанавливается путем присоединения водорода. Переносчиком водорода является кофермент НАД, который отдает присоединенный водород и регенерирует. Продукты восстановления также выводятся из клетки. Это могут быть водород, этанол, лактат, пропионат, бутират, сукцинат, ацетат, ацетон и др.

В зависимости от того, какие продукты преобладают, различают: спиртовое, молочнокислое, пропионовокислое, муравьинокислое, маслянокислое, уксуснокислое брожение и др.

Молекулярный кислород в процессах брожения не участвует, поэтому все окислительно-восстановительные превращения субстрата происходят за счет его внутренних резервов. По словам Пастера, «Брожение — это жизнь без воздуха». Многие микроорганизмы, осуществляющие брожение, — облигатные анаэробы, которые могут получать энергию только таким способом. Некоторые же являются факультативными анаэробами, способными расти как в присутствии кислорода, так и без него. В анаэробных условиях они осуществляют брожение. Если в их местообитание поступает кислород, он подавляет брожение, которое сменяется дыханием.

Получение энергии путем брожения низко продуктивно: при сбраживании одного моля глюкозы образуется 1–4 моля АТФ.

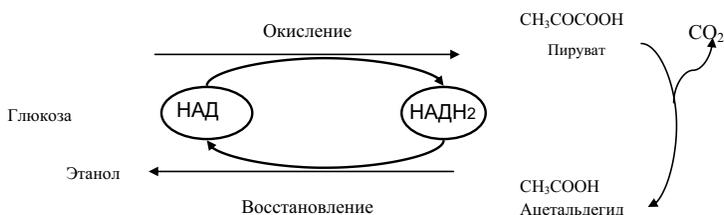
Большинство микроорганизмов, осуществляющих брожение, используют реакции, которые катализируют всего лишь два фермента — фосфоглицераткиназа и пируваткиназа.

Виды бактерий, получающие энергию в результате брожения, играют большую роль в природном круговороте веществ. Значительная часть целлюлозы, поедаемой травоядными животными, выводится непереваренной в виде фекалий. Эта целлюлоза попадает в анаэробные зоны почвы или донные осадки, где ее сбраживают анаэробные бактерии.

Спиртовое брожение. Этиловый спирт — один из широко распространенных продуктов сбраживания сахаров микроорганизмами. Удивительно, но даже растения в анаэробных условиях накапливают этанол. Многие грибы, будучи аэробами, способными к дыханию, в анаэробных условиях образуют этиловый спирт. Главным продуцентом этанола в природе и в производстве являются грибы — дрожжи. Наряду с этим очень многие анаэробные и факультативные

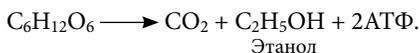
тивно-анаэробные бактерии в процессе брожения образуют этанол как основной или побочный продукт реакции.

Схема спиртового брожения:



В процессе гликолиза глюкоза превращается в пируват. Трансформация пирувата в этанол происходит в два этапа. Сначала пируват декарбоксилируется до ацетальдегида. Затем ацетальдегид восстанавливается до этанола при участии НАДН₂, который при этом окисляется.

Реакция спиртового брожения:



Маслянокислое брожение. В почве большое значение имеет маслянокислое брожение, которое осуществляют анаэробные бактерии рода *Clostridium*. Клостридии могут сбраживать целлюлозу, крахмал, декстрины, белки, этанол, аминокислоты. В результате образуются масляная кислота (CH₃CH₂CH₂COOH), ацетон (CH₃COCH₃), пропанол (CH₃CH(OH)CH₃), уксусная кислота (CH₃COOH), а также CO₂, H₂, NH₃ и другие продукты. При этом образуется одна молекула АТФ. Механизм маслянокислого брожения аналогичен механизму спиртового брожения.

Муравьинокислое брожение. В группу бактерий, способных осуществлять муравьинокислое брожение, объединяют микроорганизмы, которые синтезируют различные кислоты. Но для всех бактерий этой группы характерно образование муравьиной кислоты (НСООН). Помимо муравьиной кислоты такие бактерии могут выделять этанол (C₂H₅OH), янтарную кислоту (COOHС₂H₄COOH), молочную кислоту (СН₃СНОНСООН), уксусную кислоту (СН₃СООН), водород, углекислый газ.

Уксуснокислородное брожение. Некоторые клостридии способны переносить водород, отщепляемый на начальных стадиях от субстрата, только на углекислоту. При этом образуется уксусная кислота:



Гексоза окисляется обычным для клостридий гликолитическим путем до пирувата. Пируват под действием ферментов превращается в ацетат и углекислоту. Образуется молекула АТФ.

Помимо рассмотренных, в природе осуществляется много других типов брожения. Это связано с тем, что большинство природных соединений, состоящих из углерода, водорода, кислорода и азота сбраживаются в анаэробных условиях. Но есть вещества, которые в бескислородных условиях не сбраживаются или сбраживаются с большим трудом и очень медленно. Таковы насыщенные алифатические и ароматические углеводороды, стероиды, каротиноиды, порфирины. В аэробных условиях эти вещества поддаются расщеплению и полностью окисляются. Показано, что окисление таких веществ может происходить только в присутствии молекулярного кислорода. По-видимому, именно благодаря этой особенности углеводороды так долго сохраняются в нефтяных месторождениях.

Глава 9. ПОТОКИ ЭНЕРГИИ И КРУГОВОРОТ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Распределение энергии и веществ, заключенных в фотоавтотрофных организмах, осуществляется по трофическим цепям (рис. 9.1). Поедая растения, травоядные животные получают энергию, заключенную в химических связях их углеводов, жиров и белков. Кроме энергии, в организм травоядных поступают и вещества, которые используются для синтетических процессов. Травоядное животное может быть съедено хищником, который, в свою очередь, становится добычей другого животного и т. д. Таков путь переноса энергии через ряд организмов, включенных в трофическую цепь, — каждый последующий питается предыдущим, поставляющим ему энергию и сырье.

Первичные продуценты представлены в основном зелеными растениями. Небольшой вклад в продукцию органического вещества вносят некоторые фотосинтезирующие прокариоты, а именно сине-зеленые водоросли, пурпурные и зеленые бактерии, а также хемолитотрофные организмы. Первичными продуцентами питаются консументы первого порядка, т. е. травоядные животные. На суше типичные травоядные — многие насекомые, рептилии, птицы и млекопитающие. Консументы второго порядка питаются траво-

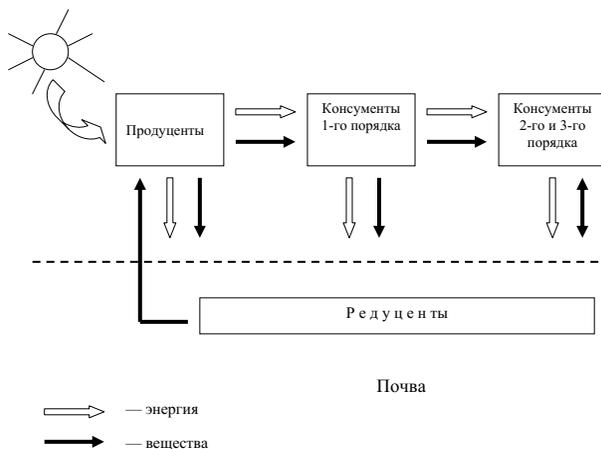


Рис. 9.1. Распределение энергии и веществ по трофическим цепям.

ядными. Это уже плотоядные животные, так же как и консументы третьего порядка, поедающие консументов второго порядка. Консументы второго и третьего порядков могут быть хищниками, питаться падалью или быть паразитами. На суше метаболиты продуцентов и консументов, а также их тела после гибели попадают в почву, где используются редуцентами как источник энергии и веществ. Редуценты представлены бактериями и микроскопическими грибами, которые способны полностью извлечь содержащуюся в органических остатках энергию, разлагая органические вещества до воды и углекислого газа.

В целом весь биогеоценоз можно уподобить единому механизму, потребляющему энергию и вещества для осуществления своей жизнедеятельности. Организмы в биогеоценозе связаны общностью энергии и питательных веществ. Питательные вещества изначально извлекаются из абиотического компонента экосистемы, в который, в конце концов, возвращаются в виде метаболитов, либо после гибели и разрушения организмов. Таким образом, в биогеоценозе постоянно осуществляется круговорот питательных веществ, в котором участвуют ее абиотические и биотические компоненты. Такие круговороты представляют собой биогеохимические циклы. Движущей силой этих круговоротов служит энергия Солнца. Фотосинтезирующие организмы непосредственно используют энергию солнечного света и затем передают ее другим представителям биотического компонента. В итоге создается поток энергии и питательных веществ через экосистему. Необходимо отметить, что такие абиотические факторы, как температура, движение атмосферы, испарения и осадки тоже регулируют поступление солнечной энергии.

Если движение питательных веществ в биогеоценозе представляет собой круговорот, то движение энергии — линейный поток (рис. 9.2).

Линейность энергетического потока связана с тем, что трансформация энергии в биогеоценозе подчиняется законам термодинамики. Согласно первому закону, энергия может претерпевать превращения, но не может быть уничтожена или создана. Второй закон утверждает, что при совершении работы часть энергии неизбежно превращается в тепло и рассеивается. Выделение тепла есть результат случайного движения молекул, тогда как работа всегда означает упорядоченное использование энергии. Понятие «работа» приложи-

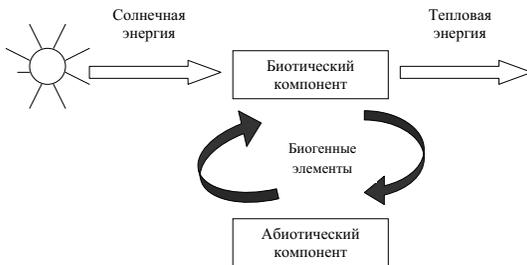


Рис. 9.2. Поток энергии и круговороты биогенных элементов в экосистеме.

мо к любому процессу, протекающему в живой системе с потреблением энергии, начиная с клеточного уровня и кончая целым организмом.

Таким образом, живые организмы в процессе «работы» осуществляют трансформацию энергии, сопровождающуюся постоянными тепловыми потерями, прежде всего, в результате дыхания. В итоге вся энергия, поступающая в биогеоценоз, рано или поздно, рассеивается в виде тепла. Использование тепловой формы энергии в биохимических процессах не обеспечивает круговорот тепла, так как процессы, в результате которых тепло выделяется, требуют больше энергии, чем ее может быть возвращено путем вторичного использования этого тепла. Видимо поэтому живые организмы для совершения работы не используют тепловую энергию — они используют свет и энергию химических связей.

Часть III

ГЛОБАЛЬНЫЕ БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ. ПРОЦЕССЫ И ПОТОКИ

Глава 10. ГЛОБАЛЬНЫЙ ЦИКЛ УГЛЕРОДА

Круговорот углерода — это циклическое перемещение углерода между живыми организмами и неорганической материей атмосферы, морей, пресных вод и почвы. Это один из важнейших биогеохимических циклов, включающий множество сложных реакций, в ходе которых углерод из воздуха и водной среды переходит в ткани растений и животных, а затем возвращается в атмосферу, воду и почву, становясь снова доступным для использования организмами. Поскольку углерод необходим для поддержания любой формы жизни, всякое вмешательство в круговорот этого элемента влияет на количество и разнообразие живых организмов, способных существовать на Земле.

Современный глобальный цикл углерода состоит из двух меньших циклов. Первый из них заключается в связывании диоксида углерода в ходе фотосинтеза и новом образовании его в процессе жизнедеятельности растений и животных, а также при разложении органических остатков (рис. 10.1).

Фотосинтез — основной путь, посредством которого углерод из мира неорганического перемещается в мир живого. Этот процесс представляет собой цепь реакций, в ходе которых растения поглощают из атмосферы или воды диоксид углерода. При осуществлении фотосинтеза, идущего с потреблением солнечной энергии, происходит расщепление молекул воды и использование высвобождающихся ионов водорода и связанного CO_2 для синтеза богатых углеродом органических соединений. На каждую молекулу CO_2 , которую поглощает растение, чтобы синтезировать органические вещества, выделяется молекула кислорода, образованная при расщеплении воды

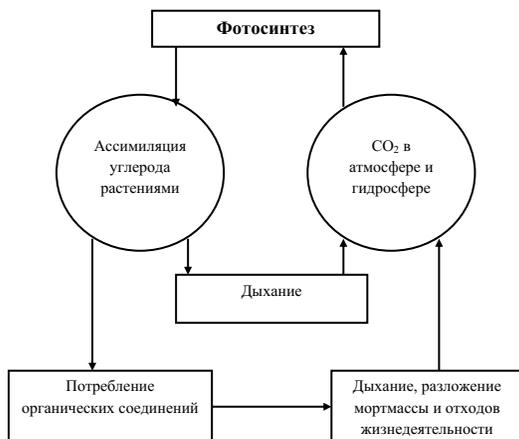


Рис. 10.1. Биологический круговорот углерода.

(см. главу 6). Предполагается, что именно таким путем образовался весь свободный кислород атмосферы. Если бы процесс фотосинтеза на Земле внезапно прекратился и нарушился углеродный цикл, то, согласно имеющимся расчетам, весь свободный кислород исчез бы из атмосферы примерно за 2000 лет. Диоксид углерода возвращается в активный неорганический фонд в результате дыхания растений и животных, жизнедеятельности микроорганизмов, обеспечивающих процессы разложения и гниения, а также благодаря окислению гумуса почв, торфа и лесных подстилок, лесных и степных пожаров и т. п.

Таким образом, жизнедеятельность растительных фотосинтезирующих организмов и их взаимодействие с животными, микроорганизмами и неживой природой являются наиболее общим способом фиксации, накопления и перераспределения космической энергии, поступающей на Землю.

Второй цикл обусловлен взаимодействием диоксида углерода атмосферы, природных вод и живых организмов. Атмосфера и вода океанов представляют собой резервуары активного неорганического фонда углерода, который содержится в виде двуокиси в свободном и растворенном виде. Между атмосферой и океаном постоянно происходит обмен диоксидом углерода. Повышение концентрации и парциального давления CO₂ в атмосфере и охлаждение вод (ре-

гиональное или сезонное) сопровождаются соответствующим увеличением концентрации диоксида углерода в воде и образованием растворов бикарбонатов металлов с последующим их выпадением в осадок. Таким образом формируются осадочные карбонатные породы, и углерод уходит из кругооборота в длительный геологический цикл. В целом Мировой океан действует как огромный насос, поглощая углекислый газ в высоких широтах, где вода имеет низкую температуру, и выделяя его в тропиках, где температура воды повышается, при этом отмечается соответствующее увеличение парциального давления CO_2 в атмосфере.

Процесс демобилизации углерода в форме органических соединений начался на Земле намного позже геохимического связывания углерода в виде карбонатов. В настоящее время оба цикла углерода тесно сплетены между собой.

Цикл углерода обеспечивает стабильность углерод-кислородной системы планеты и поэтому является основополагающим в биосфере. Он дает начало циклам всех других элементов и обеспечивает стабильное состояние наземного покрова и атмосферы. Благодаря растениям и микроорганизмам происходит замыкание биогеохимического цикла углерода и совершается циклическое превращение веществ и энергии в биосфере.

10.1. РЕЗЕРВУАРЫ УГЛЕРОДА В БИОСФЕРЕ И ЗЕМНОЙ КОРЕ

Углеродные ресурсы на Земле сосредоточены в ряде основных резервуаров (табл. 10.1).

1. Неорганические карбонаты в осадочных породах и осадках.
2. Органический восстановленный углерод биогенного происхождения в виде ископаемых — каменного угля, природного газа, нефти.
3. Карбонаты, бикарбонаты и CO_2 , растворенный в морской воде.
4. Органический углерод в составе почвенного гумуса.
5. CO_2 в атмосфере.
6. Органический углерод в составе живой и отмершей биомассы.

В круговороте углерода участвуют главным образом последние четыре пула.

Таблица 10.1. Основные резервуары углерода в биосфере

Резервуары	Масса углерода, $\cdot 10^9$ т
Атмосфера, CO_2	700
Суша	
Биомасса растительности	900
Педосфера	2500
Океан	
Биомасса фотосинтетиков	1,7
Биомасса консументов	2,3
Органическое вещество (растительное и взвешенное)	2100
Растворенные гидрокарбонат-ионы	38500
Земная кора	
Осадочная оболочка	
$\text{C}_{\text{орг.}}$	15000000
$\text{C}_{\text{карб.}}$	81000000
Гранитный слой	
$\text{C}_{\text{орг.}}$	4000000
$\text{C}_{\text{карб.}}$	18000000

Общая масса углерода в живых организмах, в которых происходит превращение углерода, равна примерно $600\text{--}900 \cdot 10^9$ т. В основном углерод биомассы представлен таковым растительных организмов. На консументов и минерализаторов приходится только около 2% этого элемента.

В атмосфере находится $2450 \cdot 10^9$ т CO_2 , что соответствует приблизительно $700 \cdot 10^9$ т углерода.

В педосфере содержится $2500 \cdot 10^9$ т углерода, причем в высокоустойчивых формах гумуса — $300 \cdot 10^9$ т. Всего углерода в гумусовых веществах — $1500 \cdot 10^9$ т. Остальное количество углерода в почве представлено детритом и неспецифическими органическими веществами.

Значительным резервуаром углерода в биосфере является осадочная толща земной коры. Концентрация карбонатного и органического углерода в осадочном слое примерно на порядок выше по сравнению с таковой в гранитном и базальтовом слое. Именно в осадочном слое содержится 75% карбонатного и органического углерода земной коры. Основная масса органического углерода находится в рассеянном состоянии. В концентрированных скоплениях органический углерод представлен в виде залежей нефти ($0,2 \cdot 10^{12}$ т)

и каменного угля ($6 \cdot 10^{12}$ т). Это на три порядка меньше массы углерода рассеянного органического вещества. Карбонатный и органический углерод земной коры создан жизнью. Связующим звеном между ними является CO_2 , который необходим как для фотосинтеза, так и для образования карбонатов организмами.

Океан является основным резервуаром CO_2 на поверхности Земли. Масса углекислоты в Океане в 60 раз превышает его массу в атмосфере. Средняя концентрация углерода растворенных органических соединений составляет в Океане 1,5 мг/л, дисперсного взвешенного органического вещества — 0,02 мг/л, HCO_3^- — 143 мг/л. Количество углерода в живых организмах океана не превышает 0,1–0,2% от количества углерода, которое находится в организмах Суши, и составляет $4 \cdot 10^9$.

Обобщая изложенные сведения, можно заключить, что наименьшее количество углерода находится в атмосфере, несколько больше — в живом веществе Суши, еще больше — в неживом органическом веществе педосферы. Значительная масса углерода содержится в Океане в составе гидрокарбонатов — в 10 раз больше, чем в живом веществе, атмосфере и педосфере взятых вместе.

10.2. ФОРМЫ НАХОЖДЕНИЯ УГЛЕРОДА В БИОСФЕРЕ

Углерод образует множество органических и минеральных соединений на Земле. Он является основным элементом любого органического вещества и может находиться в твердом, жидком и газообразном состоянии. Наиболее подвижной формой этого элемента является CO_2 . Однако формы нахождения углерода в различных сферах биосферы различны.

В атмосфере углерод присутствует в виде CO_2 , CO, CH_4 . В гидросфере он содержится в форме CO_2 , поглощенного водой, в виде ионов HCO_3^- , CO_3^{2-} , водорастворимого органического вещества и углерода в составе органических взвесей и осадков, а также карбонатов на дне.

В биомассе растений и животных углерод входит в состав сложных органических молекул: белков, аминокислот, жиров, углеводов, витаминов, гликозидов, ферментов, гормонов, РНК, ДНК и др.

В педосфере углерод присутствует в твердой фазе почвы в составе гумина, гумусовых кислот, карбонатов, детрита, раститель-

ных и животных остатков. В почвенном растворе углерод находится в ионах CO_3^{2-} , HCO_3^- . В почвенном воздухе, так же как и в атмосфере, углерод присутствует в виде CO_2 , CH_4 , CO .

Наибольшие запасы углерода педосферы сосредоточены в органическом веществе — неспецифические и специфические соединения. К неспецифическим органическим соединениям относят негумифицированные органические вещества: углеводы, углеводороды, органические кислоты, спирты, эфиры, альдегиды, смолы, аминокислоты, полисахариды, уроновые кислоты, полифенолы и др.

Специфические гумусовые вещества почвы называются гумусовыми. Это комплекс органических соединений черного, коричневого, бурого и желтого цвета, выделяемых из почвы растворами щелочей, нейтральных солей или органическими растворителями. Гумусовые вещества делят на гуминовые, фульвокислоты, прогуминовые вещества и негидролизующий остаток (гумин).

Гуминовые кислоты представляют собой полидисперсную группу высокомолекулярных азотсодержащих оксикарбоновых кислот и имеют средний состав: С — 37%, Н — 39, О — 20, N — 3%. Они содержат ароматические ядра, боковые цепи и периферические функциональные группы: $-\text{COOH}$, $-\text{OH}$, $-\text{OCH}_3$, $\text{C}=\text{O}$. Боковые цепи представлены углеводами и аминокислотами. В состав ядра входят пяти-шестичленные кольца, в том числе гетероциклы типа пиридина.

Гуминовые кислоты плохо растворимы в воде. Однако они образуют в почве различные соли: гуматы NH_4^+ , Na^+ , K^+ , которые хорошо растворимы и входят в состав органических соединений, растворенных в почвенной воде и в гидросфере. Напротив, гуматы Са и Mg не растворимы в воде, поэтому накапливаются в почве и в осадках Океана. С окисями железа и алюминия гуминовые кислоты образуют хелатные комплексы (хелаты), подвижность которых зависит от насыщения свободных групп молекулы катионами щелочных металлов.

Фульвокислоты в отличие от гуминовых кислот хорошо растворимы в воде и очень подвижны. В их структуре установлено наличие алифатических и ароматических частей с преобладанием алифатических компонентов, несущих кислые функциональные группы. Фульвокислоты дерново-подзолистых почв имеют средний состав: С — 33%, Н — 39, О — 0,25, N — 2%. Водные растворы этих кислот

имеют рН 2,6–2,8 и оказывают разрушающее действие на минералы. Фульвокислоты легко мигрируют в почве. В химической структуре фульвокислот присутствуют два ароматических кольца, шесть групп —СООН, две группы С=О, два фенильных и шесть спиртовых гидроксильных групп.

Негидролизуемый остаток (гумин) представляет собой конгломерат сложных эфиров гумусовых кислот и их органо-минеральных компонентов с глинистыми минералами. Он составляет от 35–40 до 50–60% общей массы гумуса. Гумин очень устойчив в почве, слабо разлагается биотой,

Наиболее активно разлагаемой частью гумуса являются детриты — не полностью гумифицированные фрагменты растительного и животного происхождения, которые не связаны с минеральной частью почв. Период полного разложения детритов длится от нескольких месяцев до нескольких лет.

10.3. ПОТОК СО₂ ИЗ АТМОСФЕРЫ В ПОЧВУ. ПРОЦЕССЫ ФОТОСИНТЕЗА, ХЕМОСИНТЕЗА, ГЕТЕРОТРОФНОЙ ФИКСАЦИИ, МЕТАНОГЕНЕЗА

Из углекислоты создается вся первичная органическая продукция биосферы. Биологическое связывание СО₂ атмосферы происходит в процессах фотосинтеза, хемосинтеза и гетеротрофной фиксации. Фотосинтез в основном происходит в наземном слое биосферы, два последних процесса — преимущественно в почве.

Среди перечисленных процессов, наибольшее значение в биологическом перемещении СО₂ имеет фотосинтез (см. главу 6). Годовая фиксация углерода в результате деятельности фотосинтетиков составляет 75·10¹² кг. Именно фотосинтез делает углерод и энергию доступными для живых организмов и обеспечивает выделение кислорода в атмосферу. Человечество зависит от этого процесса еще и потому, что использует ископаемое энергетическое топливо, которое образовалось за миллионы лет благодаря фотосинтетической фиксации углерода.

10.3.1. ФИКСАЦИЯ АТМОСФЕРНОГО CO₂ В ПРОЦЕССАХ ХЕМОСИНТЕЗА

По сравнению с фотосинтезом количество CO₂, усваиваемое в процессах хемосинтеза, значительно меньше.

Потребление CO₂ из атмосферы в процессах хемосинтеза осуществляют бактерии, для которых источником энергии служат процессы окисления неорганических соединений. По типу питания — это хемолитоавтотрофы, использующие большое количество неорганических соединений, которые они окисляют при дыхании. К хемосинтетикам относятся тионовые бактерии, железобактерии, нитрифицирующие бактерии, водородные бактерии, карбоксидобактерии, сульфатвосстанавливающие бактерии. Донорами электронов у них могут быть H₂S, S⁰, SO₃²⁻, Fe²⁺, NH₄⁺, NO₂⁻, H₂, CO, а акцепторами — O₂, NO₃, NO₂, SO₄²⁻. Конечные продукты таких реакций: SO₄²⁻, N₂, Fe³⁺, NO₂⁻, NO₃⁻, H₂O (если акцептор O₂), CO₂, H₂S. Все хемосинтетики получают энергию и запасают ее в виде АТФ в процессах окислительного фосфорилирования (подробно см. главу 7). Часть энергии АТФ тратится для образования восстановителя НАДН₂. Энергия, выделяющаяся при окислении H₂, CO, H₂S, Fe²⁺ и др., используется для фиксации CO₂ в цикле Кальвина (восстановительный пентозофосфатный цикл).

10.3.2. ФИКСАЦИЯ CO₂ ИЗ АТМОСФЕРЫ ПРИ ОБРАЗОВАНИИ МЕТАНА

Фиксация углекислого газа биологическим путем может происходить при образовании метана. Этот процесс называется метановым брожением (подробно см. главу 8). Метановое брожение происходит в болотах, торфяниках, илах, метантенках, заболоченных почвах. Экосистемы, образующие метан, — это тундра, рисовые поля, лиманы, марши, эстуарии, шахты. В почвах этот процесс протекает там, где образуются анаэробные зоны и выделяется водород при анаэробном разложении органических веществ. Метан может образовываться и в нормально аэрируемых почвах внутри почвенных агрегатов.

Метанобразующие бактерии (метаногены) относятся к вторичным анаэробам, так как перерабатывают продукты, поступающие от

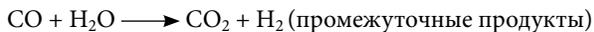
других анаэробов. Для роста метаногенов необходимы CO_2 и H_2 , поэтому распространение метаногенов в природе связано с развитием бактерий, образующих эти субстраты, — первичных анаэробов. Такими бактериями являются организмы, анаэробно разлагающие органические соединения, в основном целлюлозу. В анаэробных условиях органические вещества сбраживаются (через ряд промежуточных продуктов) до ацетата, CO_2 , H_2 . Эти продукты используются метанобразующими организмами для продуцирования метана.

Метанобразующие бактерии — археи — обособленная группа микроорганизмов, отличается от других физиологическими особенностями, физическими условиями жизнедеятельности (есть виды, растущие при температуре 90–97°C) и особенностями метаболизма. В качестве единственных источников углерода и энергии они используют CO_2 и H_2O . Энергию археи получают, осуществляя реакцию:



CO_2 — единственный источник углерода и конечный акцептор электронов при окислении H_2 . Восстановление CO_2 до CH_4 сопровождается синтезом АТФ и включает семь коферментов, обнаруженных только у архей. На образование метана идет 90% поглощенного CO_2 и только 10% — на синтез биомассы клеток. К метаногенным бактериям относят представителей родов *Methanobacterium*, *Methanococcus*, *Methanosarcina*.

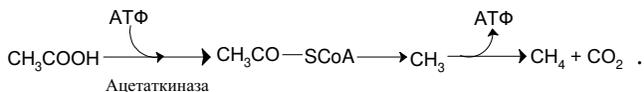
Некоторые метанобразующие бактерии могут превращать в метан окись углерода (CO):



Другие метаногены в качестве исходного субстрата используют метанол:



Но чаще всего метан образуется из уксусной кислоты:



Декарбоксилирование ацетата с образованием CH_4 и CO_2 — это внутримолекулярный окислительно-восстановительный процесс, который осуществляют археи только двух родов — *Methanosarcina* и *Methanotherix*.

Археи, образующие метан, находятся практически во всех экосистемах Земли, где есть анаэробные условия и органическая биомасса. Более 20% мировых запасов метана имеют биогенное происхождение. Совместно с первичными анаэробами метаногены выполняют важный биосферный процесс — анаэробное разложение органических соединений.

10.3.3. ГЕТЕРОТРОФНАЯ ФИКСАЦИЯ CO_2

Некоторое количество CO_2 может ассимилироваться гетеротрофно (помимо фото- и хемосинтеза). Это присоединение CO_2 к готовым углеродным цепям. К гетеротрофному связыванию CO_2 способны растения, животные, микроорганизмы. Акцепторами CO_2 выступают различные органические кислоты, чаще всего пировиноградная:



В основе этого процесса лежат реакции карбоксилирования. Гетеротрофная фиксация CO_2 составляет 2–6% от общего потребления углерода клеткой. Таким путем удлиняются углеродные скелеты и поддерживается окислительно-восстановительный потенциал среды.

10.4. ФОТОСИНТЕЗ И МИНЕРАЛИЗАЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ОКЕАНЕ

Поглощение CO_2 Океаном составляет $308 \cdot 10^9$ т/год, выделение — $264 \cdot 10^9$ т/год. Биота океана поглощает $1/2 \text{ CO}_2$, поступающего из атмосферы. Продукция фотосинтеза в Океане меньше, чем на Суше, и она составляет в среднем $40 \cdot 10^9$ т/год сухого органического вещества. Хотя масса фитопланктона на три порядка ниже массы растительности Суши, годовая продукция фотосинтеза в Океане меньше только в 1,5 раза таковой на континентах. Это объясняется более короткими жизненными циклами фотосинтетиков Океана (1–2 суток) по сравнению с оборачиваемостью биомассы растений Суши (в среднем 15–20 лет). Обновление всей биомассы фитопланктона Океана происходит примерно за 1 месяц. Продукция фитопланктона почти полностью захватывается консументами, и на дно опускается незначительное количество отмершей биомассы. Гораздо больше органического углерода поступает в Океан с речным стоком в растворенном и адсорбированном на взвешях состоянии.

В Океане фотосинтез и минерализация взаимно сбалансированы, поэтому содержание CO_2 в морской воде довольно стабильно.

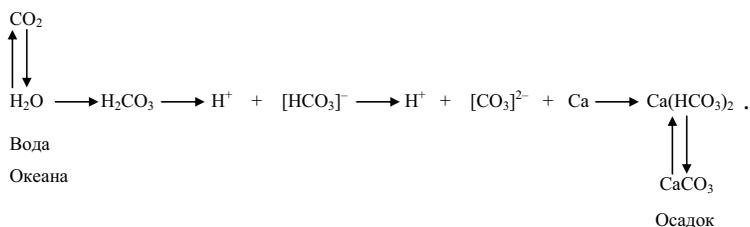
В глубинах Океана минерализация органических осадков осуществляется на основе хемосинтеза в результате анаэробного разложения. Участвуют бактерии-анаэробы цикла серы, метаногены и др. Анаэробы проводят окислительно-восстановительные превращения органических соединений дна океана по типу брожений, в процессе которых происходит расщепление углеродного скелета молекулы субстрата. Сбраживанию подвергаются вещества, содержащие не полностью окисленные (или восстановленные) углеродные атомы. Продуктами брожения выступают различные органические кислоты, спирты, а также CO_2 и H_2 , которые растворяются в воде.

Половина поглощаемого из атмосферы углекислого газа расходуется на образование карбонатов на дне Океана. Атмосфера является основным источником диоксида углерода, однако частично CO_2 может поступать из мантии в процессе дегазации.

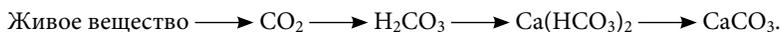
Между CO_2 тропосферы и поверхностными водами Океана существует подвижное равновесие. Океан и атмосфера тесно связаны интенсивным обменом углекислого газа. CO_2 хорошо растворяется в холодных приполярных водах. При этом увеличивается плот-

ность воды, она опускается на глубину и течениями перемещается к экватору. Здесь вода нагревается, что приводит к уменьшению ее плотности. В результате вода поднимается вверх и освобождается от избытка CO_2 . Таким образом, происходит поглощение CO_2 из атмосферы холодными водами и выделение теплыми в условиях тропического климата.

Образование карбонатов в Океане основано на взаимодействии CO_2 атмосферы с водой океана и участии в этом процессе водных организмов. В основе образования карбоната кальция лежит карбонат-гидрокарбонатная система Океана:



Эта система — своеобразное депо углекислоты. В дневное время, когда при интенсивном фотосинтезе фитопланктона углекислота расходуется, карбонаты служат дополнительным источником ее образования. Ночью при увеличении содержания свободной углекислоты в результате дыхания растений и животных значительная ее часть снова входит в состав карбонатов:



Известную роль в накоплении карбонатов на дне Океана играют так называемые кальциевые организмы, концентрация кальция в которых достигает 10% и больше (бактерии, водоросли, простейшие, моллюски, брахиоподы, иглокожие, мшанки, кораллы). При отмирании они пополняют запасы карбонатов на дне Океана. Карбонатные толщи на дне иногда достигают 400 метров. Считается, что, по крайней мере, 2/3 дна Океана покрыты осадками карбонатов высотой 40–60 метров.

Образование карбонатов, а также аккумуляция органического углерода происходят и на Суше. Взаимодействие CO_2 почвы с по-

членным нейтральным или щелочным раствором (аридные ландшафты) приводит к образованию карбонат-гидрокарбонатной системы с образованием CaCO_3 .

Фотосинтез и карбонатообразование, направленные на удаление CO_2 из атмосферы, являются одним из основных глобальных процессов в цикле углерода. Эти процессы имеют большое значение, особенно в последнее время в связи с увеличением CO_2 в атмосфере и парниковым эффектом.

10.5. ПОТОК CO_2 ИЗ ПОЧВЫ В АТМОСФЕРУ. ПРОЦЕССЫ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ

В почву постоянно поступают углеродсодержащие органические соединения в виде мортмассы — отмерших растений, животных и микроорганизмов. Углерод в этих веществах находится в составе углеводов, белков и жиров. Основная масса поступающего в почву органического вещества — скелетный материал наземных растений. Химический состав растительных остатков включает 2–15% белка и 10% растворимых соединений, которые содержат пектины, крахмал, фруктаны, мананы; 10–60% целлюлозы; 10–30% гемицеллюлоз (ксиланов); 5–30% лигнина. Также в состав растений в небольшом количестве входят такие вещества, как жиры, воска и углеводороды. По своему строению растительные остатки представляют собой волокна целлюлозы, которые армируют сеть из гемицеллюлоз. Между волокнами целлюлозы и гемицеллюлозами находится лигнин, инкрустирующий клеточные стенки и выполняющий механические функции. Все эти соединения, а также входящие в растительный материал ксилан, крахмал, пектины с химической точки зрения являются безазотистыми полимерами. Поступающие в почву органические остатки подвергаются трансформации под действием почвенной биоты. В результате биохимических реакций, органические вещества минерализуются — превращаются в неорганические. Конечными продуктами минерализации являются CO_2 и H_2O . Образовавшийся углекислый газ поступает из почвы в атмосферу. Поток CO_2 из почвы в атмосферу замыкает цикл углерода и поддерживает постоянную концентрацию углекислоты в атмосфере (рис. 10.2).

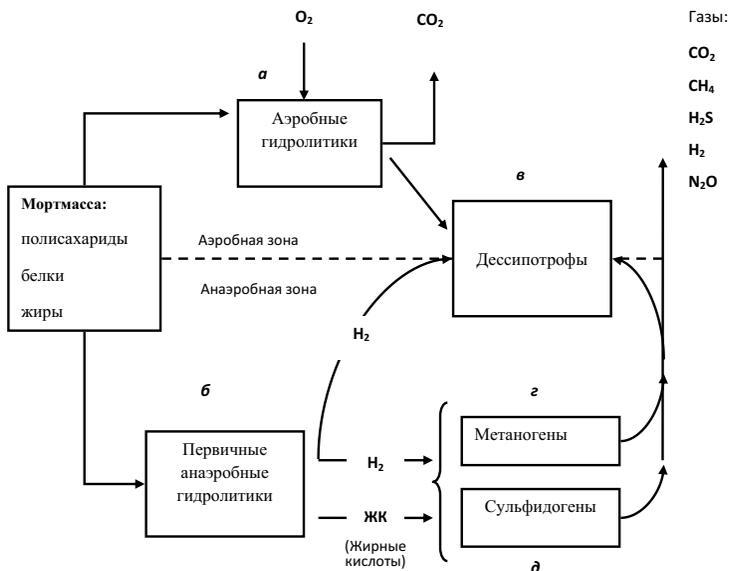


Рис. 10.2. Схема разложения растительных остатков в аэробной и анаэробной зонах почвы (а–д).
Объяснение в тексте.

Разложение мортмассы происходит как в аэробной, так и в анаэробной зонах почвы. Микробная трансформация белков и нуклеиновых кислот растительного происхождения представляет собой часть цикла азота в биосфере и будет подробно рассмотрена ниже.

Поступающие в почву жиры под действием липаз разлагаются до глицеридов и жирных кислот (рис. 10.2, а, б). В аэробных условиях глицерин быстро используется в метаболизме многих бактерий и грибов. В анаэробных условиях жирные кислоты и глицериды расщепляются до диоксида углерода, метана, водорода. Но каким бы биохимическим превращениям ни подвергались в почве белки, нуклеиновые кислоты и жиры, конечные продукты их разложения — вода и углекислый газ.

Разложение полисахаридов растительного происхождения (крахмала, целлюлозы, гемицеллюлозы, лигнина) представляет собой сложный многостадийный процесс.

В трансформации этих соединений основную роль играют экзоцеллюлярные ферменты почвенных микроорганизмов (см. рис. 10.2,

а, в). Наибольшую трудность для микробного разложения представляют сложные полимеры, такие как целлюлоза, гемицеллюлозы и лигнин. Как правило, деградация этих трудногидролизующих соединений осуществляется природными группировками микроорганизмов, которые формируют трофические цепочки. В таких цепочках каждый последующий микроорганизм усваивает тот субстрат, который является конечным продуктом (метаболитом) деятельности предыдущего. Характерной особенностью группировки следует назвать взаимозависимость и согласованность действий, что позволяет ей быстрее и полнее усваивать субстрат, чем отдельной популяции микроорганизма. Разложение безазотистых полимеров в почве и происходит в результате действия таких природных группировок, собранных в трофическую цепочку.

В трофической цепочке первыми деструкторами полимеров выступают микроорганизмы, которые обладают мощными гидролитическими ферментами, — группа гидролитиков. Гидролиз проводится внеклеточно, так как полимеры не могут проникнуть внутрь клетки. Под действием экстрацеллюлярных ферментов образуются короткие цепочки мономеров или димеров, которые для дальнейшего использования в энергетических или конструктивных целях должны попасть внутрь клетки. Разложение полисахаридов протекает в аэробной и анаэробной зонах.

В аэробных условиях активными микробами-гидролитиками выступают грибы и многие бактерии (см. рис. 10.2, *а*). На первом этапе из высокомолекулярных соединений образуются относительно небольшие молекулы, которые легко проникают внутрь микробных клеток и при доступе кислорода разлагаются гидролитиками до CO_2 . Лишь небольшая часть продуктов распада полимеров попадает к следующему звену трофической цепочки — микрофлоре рассеяния, которая представляет собой совокупность бактерий-дессипотрофов (см. рис. 10.2, *в*). Микрофлора рассеяния собирает продукты распада из среды, где они находятся в очень низкой концентрации. Дессипотрофы представлены в почве грамотрицательными бактериями, значительную часть которых составляют простекобактерии и гифомикробы. Именно олиготрофные микроорганизмы, обладающие литическими ферментами, завершают разложение полимеров до CO_2 и H_2O в аэробной зоне. Таков путь трансформации в аэробных условиях относительно легкогидролизующих компонентов рас-

тительных остатков. Исключение составляет лигнин, который представляет собой ароматический полимер и гидролизуется крайне тяжело. Он расщепляется в почве преимущественно под действием лигнолитических оксидоредуктаз, основными продуцентами которых являются почвенные грибы — макро- и микромицеты, входящие в блок аэробных гидролитиков (см. рис. 10.2, а). Продукты расщепления лигнина (различные фенокси-радикалы) под действием продуцентов гидролаза расщепляются до воды и углекислого газа.

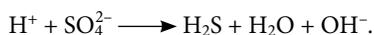
В анаэробной зоне гидролитики представлены бактериями, хотя имеются сведения, что деструкцию полимеров в этих условиях могут осуществлять и некоторые виды грибов. В анаэробных условиях первыми деструкторами полимеров являются бактерии, осуществляющие брожение. Они относятся к группе первичных анаэробов (см. рис. 10.2, б). В результате брожения образуются жирные кислоты (сукцинат, пропионат, бутират, ацетат, лактат, формиат), спирты, углекислый газ и молекулярный водород. Основными разлагателями целлюлозы в анаэробных условиях являются представители рода *Clostridium*, которые сначала с помощью целлюлазы расщепляют субстрат до глюкозы, затем поглощают этот углевод. Под действием эндоцеллюлярных ферментов из глюкозы образуются масляная кислота, ацетат, этанол, водород и углекислый газ. Помимо целлюлозы в реакциях брожения исходными субстратами могут выступать крахмал, декстрины, лактат, пектин. Продукты реакций частично потребляются самим бродильщиками, а частично поступают к вторичным анаэробам.

К группе вторичных анаэробов относятся метанобразующие (метаногены) и сульфидообразующие (сульфидогены) бактерии (рис. 10.2, з, д). Но эти микроорганизмы не выделяют углекислоту, а, напротив, используют CO_2 для синтеза метана. Чаще всего метан образуется в результате восстановления CO_2 водородом, поступающим от бродильщиков:



Метанобразующие бактерии (см. рис. 10.2, з) составляют последнее звено анаэробной пищевой цепи, в начале которой находятся полисахариды (целлюлоза, гемицеллюлозы, крахмал, хитин, пектин), липиды, белки.

Другая группа вторичных анаэробов представлена сульфидогенными бактериями (см. рис. 10.2, д), которые завершают разложение серосодержащих аминокислот, тиоспиртов, тиофенолов и тиоэфиров. Используя углерод и жирные кислоты, которые выделяют первичные анаэробы, сульфидогенные бактерии восстанавливают сульфаты до сероводорода:



Возбудители процесса сульфатредукции относятся к строгим анаэробам и представлены родами *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*, *Desulfonema*, *Desulfocarcina*, *Desulfobacter*, *Desulfococcus*. Распространены сульфатредуцирующие бактерии во всех почвах, но особенно много их в почвах с режимом, приводящим к длительному анаэробизму.

Ниже подробно рассмотрены процессы разложения веществ, входящих в состав растительных остатков.

Разложение целлюлозы. Целлюлоза — самое распространенное органическое соединение в природе. Ее создают в основном высшие растения, которые на 60–70% состоят из целлюлозы. Кроме этого, целлюлозу синтезируют грибы (класс Oomycetes), некоторые бактерии, термиты, моллюски, личинки жуков.

Молекула целлюлозы представляет собой линейный полимер, содержащий от 100 до 10 тыс. остатков глюкозы, соединенных β -1,4-связью. В полимерной цепи целлюлозы каждый остаток глюкозы повернут относительно соседнего на 180° . Такую повторяющуюся пару остатков в составе целлюлозы называют целлобиозой. Целлюлозные цепи, связанные между собой водородными связями, формируют нерастворимые в воде фибриллы, содержащие кристаллические структуры и аморфные рыхлые участки.

Целлюлозные микрофибрилы объединены в более толстые волокна, которые погружены в матрикс из гемицеллюлозы и лигнина, образуя с этими веществами единый комплекс.

Расщепление целлюлозы в естественных условиях происходит под действием группы ферментов с общим названием — целлюлазы. Главнейшими из них являются три фермента (рис. 10.3). Первый — эндоглюконаза — разрывает связи внутри макромолекулы, при этом образуются фрагменты со свободными концами. Второй фермент —

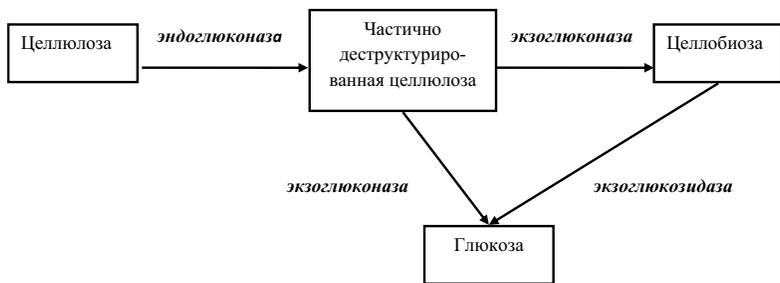


Рис. 10.3. Схема разложения целлюлозы.

экзоглюконаза — отщепляет от конца цепочки дисахарид — целлобиозу. Третий фермент — экзоглюкозидаза — осуществляет гидролиз с образованием глюкозы. Глюкоза в качестве питательного субстрата доступна для большинства почвенных микроорганизмов. Поступая в клетку, глюкоза вовлекается в многочисленные процессы, связанные, главным образом, с энергетическим обменом. В реакциях катаболизма происходит полное расщепление этого углевода до CO_2 и H_2O .

Ни животные, ни растения не способны разлагать целлюлозу. Только микроорганизмы синтезируют целлюлазы и выступают биогеохимическими агентами разложения целлюлозы, которое завершается возвратом углерода в атмосферу. Гены синтеза целлюлаз могут передаваться от одних микроорганизмов другим путем горизонтального переноса либо иным способом.

В аэробных условиях значительная роль в разложении целлюлозы принадлежит грибам. В этом отношении они эффективнее бактерий, особенно в кислых почвах, а также при гидролизе целлюлозы, инкрустированной лигнином (древесины). Показано, что наиболее активными разлагателями в большинстве типов почв выступают представители двух родов: *Fusarium* и *Chaetomium*. Целлюлозу также расщепляют *Aspergillus fumigatus*, *A. nidulans*, *Botrytis cinerea*, *Rhizoctonia solani*, *Trichoderma viride*, *Chaetomium globosum*, *Myrothecium verrucaria*, а также некоторые виды родов *Stachybotrys* и *Penicillium*. Помимо грибов в разложении целлюлозы в аэробных условиях участвуют бактерии. Их наибольший вклад в гидролиз этого полимера отмечен в почвах под травянистой растительностью в степных и луговых ландшафтах. Участвуют бактерии в раз-

ложении целлюлозы в почвах и других природных зонах, хотя везде главенствующую роль играют грибы. Наиболее активными разлагателями целлюлозы среди бактерий являются представители родов *Cytophaga* и *Sporocytophaga*. Кроме представителей этих родов, на целлюлозе могут расти миксобактерии родов *Polyangium*, *Sporangium*, *Archangium*. При осуществлении гидролиза эти бактерии тесно прилегают к волокнам целлюлозы, располагаясь параллельно их оси. По-видимому, они гидролизуют целлюлозу только при тесном контакте с волокном, и продукты гидролиза тотчас же поглощаются бактериями. Использовать целлюлозу как субстрат для роста могут и многие из тех бактерий, которые можно было бы назвать «всеядными» — представители родов *Pseudomonas* и *Cellvibrio*. Среди актиномицетов описано лишь немного целлюлозолитических организмов: *Micromonospora chalcea*, *Streptomices cellulosaе*, а также представители родов *Streptosporangium*, *Nocardia*. Актиномицеты разлагают целлюлозу медленнее, чем грибы. Наиболее выражена их целлюлозолитическая деятельность в каштановых почвах и сероземах.

В анаэробных условиях в почве целлюлозу расщепляют бактерии, которые осуществляют брожение и относятся к группе первичных анаэробов. Чаще всего это представители рода *Clostridium*, которые демонстрируют почти все переходные формы: от строгих анаэробов до почти аэротолерантных видов. Клостридии сильно различаются в отношении к субстратам, которые они могут сбраживать, но в целом можно заключить, что им доступно множество природных соединений. Они могут разлагать крахмал, гликоген, пектины, ксиланы, нуклеиновые кислоты, белки, аминокислоты, пурины и пиримидины. Виды, которые способны сбраживать полисахариды и сахара, объединены в группу сахаролитических клостридий. Есть предположение, что клостридии расщепляют целлюлозу не до глюкозы, а только до целлобиозы. Глюкоза образуется после поглощения дисахарида бактериальной клеткой под действием эндоглюкозидаз. Дальнейшая трансформация глюкозы, в зависимости от типа брожения, приводит к образованию органических кислот (уксусной, янтарной, масляной, муравьиной), этилового спирта, углекислого газа и водорода.

Следует отметить, что в естественных условиях синтез целлюлозы происходит одновременно с ее разложением микроорганизмами.

Минерализация крахмала. Крахмал — запасной полисахарид, содержится в семенах, корневищах, луковицах, клубнях растений. Его содержание в этих органах может достигать 30–70%. Крахмал относится к группе гомогликанов, так как состоит только из молекул глюкозы. Вследствие этого он разлагается биотой интенсивнее и быстрее по сравнению с лигнином и целлюлозой. Крахмал представляет собой смесь двух полисахаридов — амилозы и амилопектина. Амилоза — полимер с неразветвленной цепью, доля которой в крахмале составляет 20–25%. Амилопектин характеризуется разветвленной цепью, большой молекулярной массой и способностью образовывать очень вязкие растворы. Доля амилопектина в крахмале составляет 75–80%.

В естественных условиях вне микробной клетки крахмал подвергается гидролизу. Гидролитическое расщепление крахмала происходит под действием амилаз, которые представлены α - и β -амилазами. Исследования показали, что α -амилазу синтезируют растения, животные и многие микроорганизмы, в то время как β -амилазу синтезируют только растения. Амилазы расщепляют крахмал до декстринов, мальтозы и глюкозы. В аэробных условиях продукты расщепления крахмала быстро используются микроорганизмами с выделением CO_2 . В анаэробных условиях мальтоза и глюкоза сбраживаются с образованием органических кислот, спиртов, CO_2 , CH_4 и воды (рис. 10.4).

Способность к расщеплению крахмала с помощью амилаolitikеских экзоферментов распространена у микроорганизмов очень широко — поэтому не приходится говорить о существовании специфических микробов, расщепляющих крахмал.

В аэробных условиях продуцентами амилаз являются многие грибы. Среди активных разлагателей крахмала следует отметить представителей рода *Aspergillus*: *A. niger*, *A. oryzae*, *A. wentii*. Из числа бактерий можно назвать *Bacillus macerans*, *B. polymyxa*, *B. subtilis*, некоторые виды псевдомонад и различные виды актиномицетов. В природе продукты расщепления крахмала в аэробных условиях быстро используются самими амилаolitikескими и сопутствующей микрофлорой. Процесс расщепления крахмала заканчивается выделением CO_2 .

В анаэробных условиях в хорошо увлажненной почве крахмал разлагают, в основном, сахаролитические клостридии. Образовав-

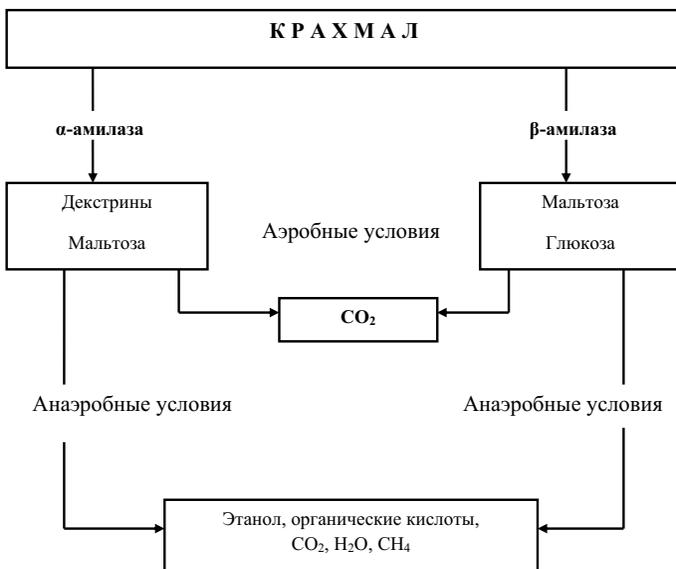


Рис. 10.4. Схема разложения крахмала в аэробных и анаэробных условиях.

шиеся при гидролизе мальтоза и глюкоза сбраживаются с образованием органических кислот, спиртов и газов. Поскольку клостридии способны к азотфиксации, анаэробное разложение растительных остатков, богатых полисахаридами, может вести к значительному обогащению почвы азотом.

Разложение пектинов. Пектины в растениях образуют межклеточное вещество, из которого состоят срединные пластинки, соединяющие между собой отдельные клетки. Особенно много пектина в ягодах и плодах. Характерной особенностью пектинов является их способность образовывать гель.

В химическом отношении пектины — это кислые полисахариды, представляющие собой неразветвленные полимеры галуктурановой кислоты, карбоксильные группы которой полностью или частично этирифицированы метанолом. Остатки галуктурановой кислоты соединены гликозидными связями. Пектиновые вещества — это смесь, в которую входят протопектин (нерастворим в воде), пектин (хорошо растворяется в воде), пектиновая и галуктурановая кис-

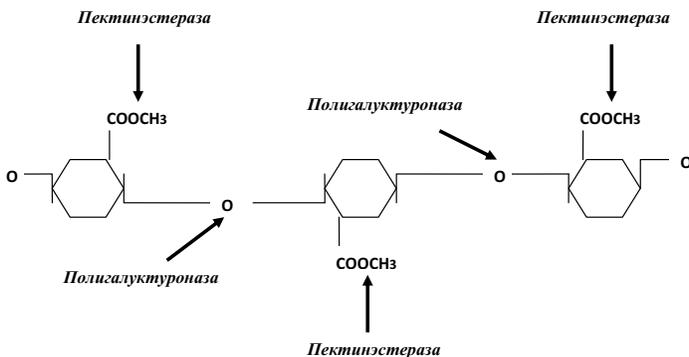


Рис. 10.5. Действие различных ферментов микроорганизмов на структуры пектина.

лоты, а также их соли. Разлагателями пектинов в почве выступают микроорганизмы, способные к синтезу ферментов, объединенных в группу пектиназ. На разные формы пектиновых веществ действуют различные пектиназы микроорганизмов (рис. 10.5).

1. Протопектиназы переводят нерастворимый протопектин в растворимую форму.

2. Пектинэстеразы разрывают эфирные связи, в результате чего образуются метанол и свободные пектиновые кислоты.

3. Полигалактураназы разлагают цепь пектина на молекулы D-галактурановой кислоты.

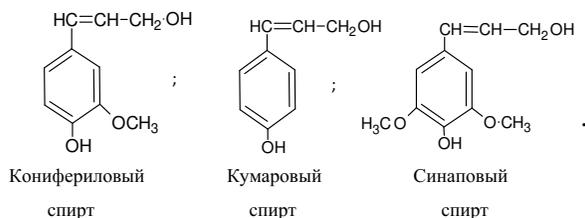
В итоге мономеры полигалактурановых кислот минерализуются до CO_2 и H_2O .

Способность расщеплять пектин присуща многим грибам и бактериям. В почве численность микробов, синтезирующих экстрацеллюлярные пектиназы, велика и достигает 10^5 организмов на 1 г почвы. К наиболее активным разлагателям пектина относятся *Bacillus macerans*, *B. polymyxa*.

Выделяют пектиназы и представители различных групп грибов. От способности разлагать пектины зависит патогенность различных микроорганизмов, поскольку разрушение этих веществ — первый этап «открывания ворот» для проникновения инфекции в растение.

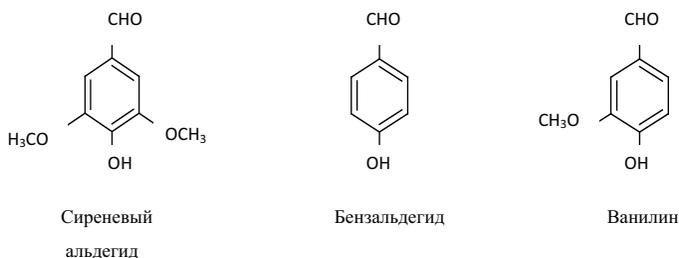
Разложение лигнина. Лигнин синтезируется высшими растениями и в количественном отношении уступает только целлюлозе. В древесине различных пород содержание лигнина колеблется от

18 до 30%. По своей химической структуре это вещество представляет собой полимер фенолпропаноидных мономеров. Лигнин связывается с целлюлозой и гемицеллюлозами, инкрустируя их, в результате чего образуется устойчивое соединение, которое не поддается прямому ферментативному гидролизу. Основным мономером лигнина хвойных деревьев — кониферильный спирт. В лигнине лиственных, помимо кониферильного спирта, есть еще синаповый спирт, а в солеме злаков — кумаровый спирт:

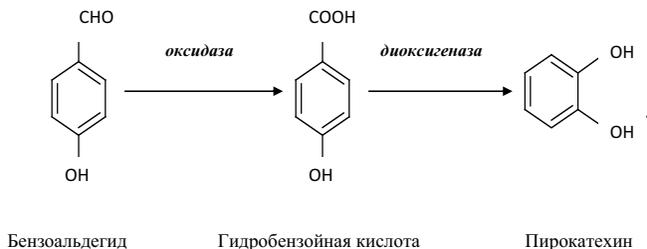


Фенолпропаноидные единицы в молекуле лигнина связаны между собой эфирными и углерод-углеродными связями, которые устойчивы к воздействию ферментов. Поэтому лигнин разлагается в почве гораздо медленнее, чем целлюлоза.

В разложении лигнина участвуют различные экстрацеллюлярные ферменты микроорганизмов и молекулярный кислород. Комплекс ферментов, разрушающих лигнин, называется «лигниназы». В него входят гемсодержащие лигнинпероксидазы, медьсодержащие лакказы и др. Все они катализируют реакции окисления с переносом одного электрона и образованием свободных радикалов. Первичное действие на лигнин осуществляют феноксидазы, которые разрушают лигнин до димеров и мономеров (спиртов). Далее под влиянием оксигеназ спирты расщепляются на простые ароматические соединения типа фенолов, бензолов и ароматических альдегидов:

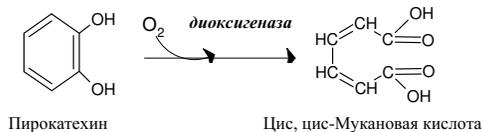


Затем эти соединения путем введения гидроксигрупп в кольцо преобразуются до пирокатехина:



Разрыв ароматического кольца осуществляется под действием диоксигеназ. При этом в субстрат включается молекулярный кислород.

При разрыве кольца может происходить орто-расщепление между двумя гидроксильными группами или мета-расщепление между гидроксильрованным и негидроксильрованным атомами углерода. Орто-расщепление приводит к образованию дикарбоновых кислот:



Образовавшиеся карбоновые кислоты очень быстро расщепляются многочисленной гетеротрофной микрофлорой до CO_2 и H_2O .

В природе разложение лигнина совершается сложным комплексом микроорганизмов. Основные деструкторы лигнина — базидиальные грибы, относящиеся к родам *Armillaria*, *Fomes*, *Polyporus*. Они поселяются на живой древесине и, будучи возбудителями гнилей, приводят дерево к гибели. На мертвой древесине появляются сапротрофные разлагатели из родов *Cladosporium*, *Ceratostomella*. Далее, в ходе сукцессии, полуразрушенную древесину заселяют грибы-сапротрофы из родов *Collybia*, *Marasmius*, *Mycena*. Окончательную деградацию осуществляют несовершенные грибы, относящиеся к родам *Fusarium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizoctonia*. На поздних стадиях разложения участвуют бактерии, принадлежащие

к родам *Flavobacterium*, *Agrobacterium*, *Pseudomonas*. Они способны выделять диоксигеназы, которые катализируют разрыв фенольного кольца.

В силу неспецифической природы лигнолитические ферменты являются также основными агентами деструкции гумуса, приводя его к нестабильному состоянию в биологически активном слое почвы. Воздействию почвенной микрофлоры наиболее доступна слабо связанная с ядром молекулы периферическая часть гумуса. В разложении этой богатой боковыми цепочками области могут принимать участие все микроорганизмы, обладающие способностью усваивать аминокислотный азот и использовать в качестве энергетического материала углеводы. При глубоком разрушении молекулы гуминовой кислоты микроорганизмам становится доступна ее центральная часть. Одними из наиболее активных минерализаторов гумуса являются микроорганизмы рода *Nocardia*, способные расщеплять даже концентрированные ядерные фрагменты молекул.

Минерализация углеводов. Углеводороды в почве представлены газообразными (метан, этан, этилен и др.), алифатическими и циклическими соединениями. Углеводороды могут поступать в почву с корневыми выделениями растений, например, многие крестоцветные выделяют фенолы. Другой источник углеводов — разлагающееся органическое вещество. Микроорганизмы и растения способны к синтезу этилена — неспецифического стимулятора почвенных организмов. Загрязнение окружающей среды нефтью и нефтепродуктами приводит к поступлению в почву циклических углеводородов. К ароматическим углеводородам относится и лигнин, разложение которого было рассмотрено выше. Углеводороды содержатся во многих организмах и непрерывно синтезируются бактериями и растениями. К ним, по-видимому, относятся воскообразные вещества, покрывающие листья растений. Таким образом, углеводороды — это не только сохранившиеся до наших дней продукты жизнедеятельности древних растений, это также вторичные метаболиты, и ныне синтезируемые зелеными растениями в значительных количествах.

Разложение углеводов в почве обеспечивается деятельностью преимущественно углеводородоксилирующих микроорганизмов. Они способны в конструктивном и энергетическом обмене оксигенировать углеводородные субстраты, минерализовывать их до

CO₂ и воды или превращать в соединения, утилизируемые другими группами микроорганизмов.

Начальные этапы микробного разложения углеводов происходят в присутствии молекулярного кислорода (аэробные условия). В анаэробных условиях возможна очень медленная деградация углеводов. При использовании углеводов бактериями в качестве единственного субстрата выход биомассы невелик, вероятно, из-за лимита азота и других элементов. Углеводы нерастворимы в воде. Поэтому большинство микроорганизмов, способных использовать алканы, например нефть, выделяют низкомолекулярные внеклеточные вещества — гликолипиды, липопептиды, жирные кислоты, фосфолипиды, обладающие поверхностной активностью для диспергирования углеводов. При этом образуются мелкодисперсные мицеллы, способные усваиваться микроорганизмами.

Низкомолекулярные углеводы (до C₈) окисляются и поглощаются микроорганизмами легко и быстро. Высокомолекулярные углеводы, плохо и медленно растворимые, проникают в клетки в виде микрокапель.

Алифатические углеводы в аэробных условиях быстро и эффективно окисляются. Для разложения этих алканов требуется активация молекулярным кислородом с помощью оксигеназ. Моноксигеназа окисляет кольцевой атом углерода алкана с образованием первичного спирта:



Эта и другие реакции гидроксирования и последующая реакция окисления алканов происходят в мембране. Во всех случаях конечными продуктами являются спирты или карбоновые кислоты, которые легко и быстро разлагаются аэробной микрофлорой до CO₂ и H₂O.

Алканы (алифатические углеводы) с длинной цепью используются очень многими бактериями. Решающее значение при этом имеет длина цепи: по мере удлинения цепи парафинов растет число видов, способных использовать эти соединения, а также активность разложения. В разложении алканов участвуют микобактерии, нокардии и коринебактерии. Многие микроорганизмы окисляют

углеводороды настолько полно, что не происходит накопления промежуточных продуктов.

Циклогексан и другие незамещенные циклоалканы также окисляются микроорганизмами. На бензоле и толуоле развиваются бактерии *Bacterium benzolicum*, *Bacterium toluolicum*. Однако в случае бензола, вероятно, происходит не трансформация его молекулы, а ассимиляции этого углеводорода в качестве источника углерода микроорганизмами родов *Nocardia*, *Mycobacterium*, *Pseudomonas*. Среди культур, относящихся к этим родам, многие окисляют бензол до фенолов.

Микроорганизмы рода *Pseudomonas*, коринобактерии и спорные бактерии разрушают молекулу нафталина, используя ее в качестве источника углерода.

Даже такие устойчивые химически вещества, как парафины, нефть и каучук, подвергаются разложению при воздействии микробов. Заметного их распада не происходит только в отсутствие O_2 (например, в нефтяных месторождениях или, при особых условиях, в пластах каменного угля).

В состав нефти входят алифатические, циклические насыщенные и циклические ненасыщенные углеводороды. Согласно современным данным, бактерии, расщепляющие нефть, распространены очень широко и могут быть выделены из любой полевой, лесной или луговой почвы. Способность использовать нефть в качестве источника энергии присуща не единичным специализированным формам, а многим грибам и бактериям. Наиболее активные бактериальные штаммы относятся к родам *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Achromobacter*, *Rhodococcus*, *Acinetobacter*, *Flavobacterium*, *Corynebacterium*, *Xanthomonas*, *Alcaligenes*, *Nocardia*, *Brevibacterium*, *Mycobacterium*, *Bacillus*, *Enterobacteria*, *Klebsiella*, *Micrococcus*. Среди актиномицетов внимание привлекает многочисленный род *Streptomyces*.

Метан занимает особое положение среди углеводородов, трансформирующихся в почве. Этот газ образуется в результате анаэробного сбраживания органических соединений первичными анаэробами. Метан используют и окисляют бактерии, не способные расщеплять углеводороды с длинной цепью. Поэтому бактерии, окисляющие метан, относят вместе со всеми бактериями (и дрожжами), способными использовать метанол, метилированные амины, диметилвый эфир, формальдегид и формиат, к метилотроф-

ным организмам. В накопительных культурах с метаном как единственным источником углерода и энергии развиваются бактерии, относящиеся к родам *Methylomonas*, *Methylococcus*, *Methylosinus*, *Methylovorus*, *Methilovibrio* и др. Они характеризуются рядом особенностей строения, спецификой биохимии и физиологии. Живут метилотрофы на границе раздела аэробной и анаэробной зон в донных осадках, заболоченных почвах. Некоторые из них растут только на средах, содержащих метан, метанол или диметиловый эфир, и не могут использовать сахара, органические кислоты или спирты (кроме метанола). К окислению этана способно довольно значительное число видов бактерий, обитающих в почве. Большинство микроорганизмов, окисляющих этан, принадлежит к родам *Mycobacterium*, *Flavobacterium* и *Nocardia*. Некоторые из бактерий, использующих этан, могут также окислять газообразный водород. Были выделены также бактерии, способные окислять пропан и бутан (роды *Mycobacterium* и *Pseudomonas*).

Общая схема окисления метана включает образование нескольких одноуглеродных соединений:



Превращение метана в CO_2 осуществляется в четыре этапа, которые представляют собой последовательное окисление CH_4 через метанол, формальдегид и формиат. Эти реакции, соответственно, катализируют ферменты метан-монооксигеназа, метанолдегидрогеназа, формиат-дегидрогеназа и формальдегид-дегидрогеназа.

10.6. ВЫХОД УГЛЕРОДА ИЗ ГЛОБАЛЬНОГО ЦИКЛА

Цикл углерода в биосфере не является полностью замкнутым. В связи с этим происходит постоянное удаление углерода в виде органического вещества и карбонатов (табл. 10.2).

В педосфере 2–3% углерода из минерализуемой биомассы расходуется на образование почвенного гумуса. Эта величина приблизительно составляет $1,5 \cdot 10^9$ т/год и представляет собой тот углерод, который ежегодно выводится из глобального цикла.

Сток углерода в Океан в форме CaCO_3 осуществляет карбонат-карбонатная система. Помимо этого в Океане происходит

Таблица 10.2. Миграция масс углерода в биосфере

Процессы массообмена	Масса углерода, ·10 т/г.
Суша	
Биологический круговорот (фотосинтез–деструкция органического вещества)	64
Связывание в стабильных формах гумуса	0,5
Массообмен между Сушей и тропосферой ионами $[\text{HCO}_3]^-$: поступление в тропосферу; вымывание с осадками из тропосферы	0,136
	0,139
Вынос с речным стоком: растворенных неорганических ионов; растворенного органического вещества; взвешенного органического вещества	0,47
	0,28
	0,2
Океан	
Круговорот фотосинтетиков планктона	50
Растворение CO_2 Океаном	30
Выделение CO_2 Океаном	30
Удаление в осадке $\text{C}_{\text{орг}}$	0,08
Удаление в осадке $\text{C}_{\text{к}}$	0,16

формирование органических осадков без их полной минерализации в зонах шельфов (87%), глубоководной части (3%) и краевой части ложа (10%).

В анаэробных условиях из любого вида органического вещества образуются каустобиолиты — нефть, уголь, сланцы, торф. Углерод, вышедший из биологического круговорота, в форме каустобиолитов составляет всего 0,36% органического углерода планеты.

Из недр Земли на протяжении геологической истории было дегазировано $96,04 \cdot 10^5$ т углерода.

Таким образом, фотосинтез, карбонатообразование и минерализация органической массы — генеральные процессы в глобальном биогеохимическом цикле углерода. Они осуществляются живыми организмами, поддерживают взаимодействие всех сфер биосферы и контролируют распределение углерода между ними.

Глава 11. ГЛОБАЛЬНЫЙ ЦИКЛ КИСЛОРОДА

Кислород — самый распространенный элемент на Земле. Он составляет большую часть массы гидросферы — 85,7%. В атмосфере в составе газов содержится 21%, в земной коре — 47%, в составе живых организмов — 70% кислорода. Свободный молекулярный кислород атмосферы имеет биогенное происхождение. Его появление связано с возникновением окислительного фотосинтеза, при котором в качестве донора электронов используется вода. До появления фотосинтезирующих эубактерий единственным источником свободного кислорода была реакция фотолиза паров воды в атмосфере, происходящая под действием коротковолнового ультрафиолета. Его количество было очень небольшим. Этот кислород использовался для окисления газов первобытной атмосферы и элементов в восстановленной форме, входящих в минералы земной коры.

Первыми организмами, осуществлявшими фотосинтез с выделением O_2 , были цианобактерии и прохлорофиты. Появление свободного кислорода в атмосфере сделало возможным осуществление окислительных реакций в масштабах планеты и привело к глобальным химическим изменениям в геосферах. Так, благодаря кислороду возник процесс интенсивного окисления восстановленных газов, в результате чего атмосфера из восстановленной стала окисленной. На континентах окислились восстановленные соединения серы, марганца, железа и окись углерода, появившаяся в результате вулканической деятельности.

Возникновение автотрофных организмов, осуществляющих фотосинтез, стало новой ступенью в развитии жизни и эволюции всей биосферы. Только после появления фотосинтезирующих организмов и накопления в атмосфере достаточного количества свободного кислорода для образования озонового экрана живые организмы смогли выйти на Сушу. С этого момента началась новая эпоха в развитии биосферы.

Кислород необходим для дыхания животных, растений, микроорганизмов в атмосфере, почве и воде. Использование кислорода при дыхании в качестве акцептора электронов обеспечивает наиболее эффективное получение энергии. В отсутствие свободного кислорода анаэробные организмы используют кислород, входящий в состав минеральных соединений (нитратов, сульфатов, гидро-

окислов железа и др.), хотя это менее эффективный способ получения энергии.

Молекулярный кислород участвует во многих метаболических реакциях всех организмов. Большое число ферментов катализирует реакции с участием кислорода. Эти ферменты содержат в активном центре простетические группы в виде атомов металлов (Fe, Cu, Mn), флавина или гемма, которые взаимодействуют с O_2 . Оксидазы катализируют окислительно-восстановительные реакции с переносом электронов на O_2 . Продуктами таких реакций являются H_2O либо H_2O_2 . Оксигеназы участвуют в реакциях включения O_2 в молекулу субстрата. Диоксигеназы расщепляют молекулу O_2 и переносят два атома кислорода в молекулу субстрата. Моноксигеназы (гидроксилазы) катализируют включение в субстрат только одного атома кислорода из молекулы O_2 , восстанавливая второй до воды. Каталазы катализируют восстановление H_2O_2 до H_2O и O_2 , используя вторую молекулу H_2O_2 в качестве восстановителя.

Огромна роль кислорода в педосфере — более 90% органического вещества минерализуется микробами с использованием свободного кислорода для получения энергии при аэробном окислении субстратов. Большой выход АТФ в процессе аэробного разложения органических веществ обусловлен высокой положительной величиной окислительно-восстановительного потенциала O_2 как акцептора электронов. Это приводит к более полному окислению органических веществ до CO_2 и H_2O .

Кислород также необходим для нитрификации, окисления сероводорода и метана — процессов, участвующих в сохранении стабильности биосферы.

Микробное разложение инертных субстратов, таких как нефть, лигнин, бензолы, фенолы, начинается с включения в их молекулы атома кислорода при участии моно- или диоксигеназ. Все реакции гидроксилирования — включения гидроксильных групп OH^- в состав ароматических или циклических углеводородов, а также клеточных компонентов — содержат атом кислорода, происходящий из O_2 .

В современную геологическую эпоху кислород участвует в химических реакциях окисления, происходящих в горных породах, почвах, илах, водоносных горизонтах.

В биосфере осуществляется биогеохимический цикл кислорода. Растительный мир ежегодно выделяет в процессе фотосинтеза око-

ло 430–470 млрд т кислорода. Весь кислород атмосферы проходит через живое вещество примерно за 2000 лет. Полный круговорот воды (источника кислорода, выделяемого при фотосинтезе) проходит в биосфере примерно за 2 млн лет. Таким образом, за время существования фотосинтезирующих организмов вся вода нашей планеты, весь ее кислород и водород прошли много циклов фотосинтетических превращений и обратных процессов — окисление органических веществ свободным кислородом.

В настоящее время наибольшее влияние на круговорот кислорода в биосфере оказывает деятельность человека. Огромное количество кислорода расходуется на сжигание топлива, работу двигателей автомобилей, самолетов, теплоходов и т. д. Расширение площадей, занимаемых зеленой растительностью, повышение ее фотосинтетической деятельности и продуктивности — основные условия сохранения постоянства содержания O_2 в атмосфере.

11.1. КРУГОВОРОТ КИСЛОРОДА В БИОСФЕРЕ

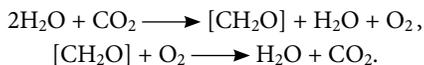
Биогеохимический цикл кислорода — это взаимообмен кислородом, который осуществляется между атмосферой, гидросферой, земной корой и живыми организмами. Он происходит в такой последовательности:

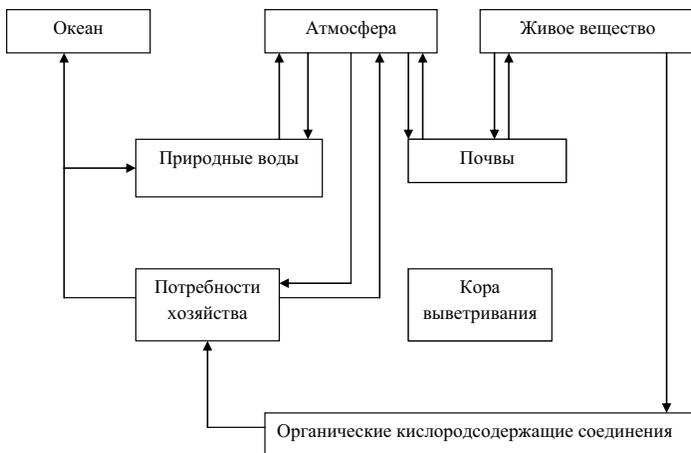
— образование свободного кислорода в процессе фотосинтеза в зеленых растениях;

— потребление образованного кислорода всеми живыми организмами для выполнения дыхательных функций, а также в реакциях окисления органических остатков и неорганических веществ;

— другие химические превращения, приводящие к образованию таких окисленных соединений, как двуокись углерода и вода, и последовательному их привлечению в новый цикл фотосинтетических превращений (рисунок).

Кислород образуется при разложении молекулы H_2O в процессе фотосинтеза и вновь включается в воду при биологическом окислении во время дыхания:





Круговорот кислорода в биосфере.

Образование свободного кислорода осуществляется растительным покровом Земли, а его связывание протекает в основном в почве в результате окислительных превращений органических веществ почвенными микроорганизмами («дыхание почвы» — выделяется CO_2 и поглощается O_2).

Круговорот кислорода тесно связан с круговоротом углерода, поскольку оба элемента входят в состав углекислого газа и являются важнейшими компонентами всех органических соединений — углеводов, жиров и белков, нуклеиновых кислот, макроэргических соединений. Взаимодействие между круговоротами кислорода и углерода осуществляется при фотосинтезе, дыхании и разложении органических веществ. В процессе фотосинтеза углекислый газ поглощается (фиксируется) организмами, и углерод, содержащийся в нем, используется для синтеза органических веществ. Образование органических соединений сопровождается потреблением кислорода в процессе дыхания для обеспечения синтетических процессов энергией. Выделение кислорода происходит в результате расщепления воды при фотосинтезе. Углекислый газ выделяется при дыхании и разложении органических соединений.

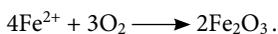
Кислород содержится во всех геосферах Земли: в литосфере — $18\,500 \cdot 10^{15}$ т, в гидросфере — $1200 \cdot 10^{15}$ т, в атмосфере $0,2 \cdot 10^{15}$ т, в живом веществе планеты — около $0,009 \cdot 10^{15}$ т.

В атмосфере кислород представлен газообразной формой — в виде молекулярного кислорода (O_2), в составе диоксида углерода (CO_2) и небольшого количества озона (O_3), который образуется в результате фотохимических реакций в тропосфере. В воде кислород содержится в растворенном виде, но, кроме того, он в соединении с водородом входит в состав самой воды (H_2O). В литосфере кислород встречается в форме оксидов (Fe_2O_3 и др.) и солей (главным образом в виде $CaCO_3$).

Скорость перехода элемента из одного неорганического соединения в другое и его доступность в неорганической форме живым организмам сильно варьируют. Самый большой фонд кислорода, в который входит свыше 90% этого элемента, находящегося у поверхности Земли, — карбонат кальция осадочных пород, в частности известняков. За исключением небольших количеств, освобождаемых в результате вулканической деятельности, кислород, входящий в состав известняков и других осадочных пород, совершенно недоступен живым организмам.

11.2. ПОТОКИ КИСЛОРОДА НА СУШЕ

Литосферный кислород находится только в составе сложных соединений, 95% которых представляют силикаты, алюмосиликаты и карбонаты (например, Na_2SiO_3 , $K[AlO_2(SiO_2)_3]$, $CaCO_3$). Эти атомные группировки сохраняются преимущественно химически неизменяемыми при выветривании горных пород и в этих формах переходят в океаны и в донные осадки. В ходе преобразований пород в верхних частях земной коры под действием океана, атмосферы, биосферы происходит перестройка кристаллической структуры части алюмосиликатов с поглощением солнечного излучения. При захоронении этих веществ в недрах Земли осуществляется их перекристаллизация. Предполагается, что при этом высвобождается аккумулированная энергия, и происходит обмен энергией между поверхностью коры и верхней мантией. Атмосферный O_2 тоже участвует в геохимических процессах. Многие металлы окисляются атмосферным кислородом и переходят в нерастворимое состояние:



Образование нерастворимых соединений приводит к долговременному связыванию кислорода. Напротив, окисление восстановленных форм ряда других элементов (например, сульфидной серы) обеспечивает образование более растворимых и подвижных соединений:



В этом случае кислород возвращается в круговорот быстрее.

Растения Суши в процессе фотосинтеза ежегодно образуют $336 \cdot 10^9$ т O_2 . Примерно половина этого количества ($168 \cdot 10^9$ т O_2) расходуется на дыхание самих растений. Органическое вещество, образующееся в результате фотосинтеза, входит в состав биомассы, детрита (остатков живых организмов) и органических соединений почвы. Гетеротрофные организмы окисляют эти вещества, потребляя при этом $154 \cdot 10^9$ т O_2 . Следует отметить, что вклад наземных животных в этот поток ничтожен. Наибольшее количество кислорода расходуется в процессах почвенного дыхания, причем животные (членистоногие, дождевые черви и т.д.) потребляют 3% кислорода, грибы — 50–60%, остальной кислород используют бактерии. К почвенному дыханию относится и корневое дыхание, которое осуществляется растениями. Часть органических веществ окисляется при пожарах — $11 \cdot 10^9$ т $\text{O}_2/\text{год}$. В целом с учетом образования и потребления кислорода биота Суши выделяет в атмосферу около $3 \cdot 10^9$ т O_2 в год.

11.3. ПОТОКИ КИСЛОРОДА В ОКЕАНЕ

Количество O_2 , растворенного в Мировом океане, оценивается в $7,5 \cdot 10^{12}$ т (около 0,6% от содержания его в атмосфере). Его концентрация в поверхностных водах составляет обычно 2–8 мг/л и зависит от скорости физических и химических процессов — газообмена между океаном и атмосферой, переноса кислорода водными массами, интенсивности фотосинтеза и потребления кислорода.

Обмен кислородом между атмосферой и гидросферой зависит от уменьшения его растворимости при повышении температуры воды. Холодные воды приполярных районов поглощают кислород, а теплые тропические воды отдают его в атмосферу. При этом потоки

поглощения и выделения примерно равны. В поверхностных водах до глубин распространения солнечного света (до 200 м) фитопланктон осуществляет фотосинтез, при котором выделяется $288 \cdot 10^9$ т O_2 в год.

Следует отметить, что биомасса океанического фитопланктона на несколько порядков меньше биомассы растений на Суше, однако вследствие высокой скорости продукции фитопланктона количество фотосинтетического кислорода, образующегося в океанах, сопоставимо с континентальным.

Суммарное дыхание автотрофов (водорослей) и гетеротрофов (животных, микроорганизмов) освещенной зоны Океана приводит к поглощению $258 \cdot 10^9$ т O_2 . Часть органического вещества, образуемого в этой зоне, осажается в глубинные воды (детритный дождь) и разлагается гетеротрофами. На их дыхание ежегодно расходуется $30 \cdot 10^9$ т кислорода, транспортирующегося из поверхностных слоев воды. Таким образом, годичные потоки кислорода в Океане хорошо сбалансированы.

Из Океана в атмосферу ежегодно выделяется $3 \cdot 10^9$ т O_2 , а от наземной биоты — $1 \cdot 10^9$ т O_2 .

Основная роль в регуляции поступления и потребления кислорода в биосфере принадлежит педосфере. Именно почвенная биота регулирует соотношение процессов фотосинтез–дыхание и, соответственно, содержание кислорода в атмосфере. Если бы почвенные организмы не поглощали кислород при окисления органического вещества, его содержание в атмосфере быстро бы увеличилось. Однако количество кислорода в атмосфере стабильно, поскольку окисляется (разлагается) почти столько же органических соединений, сколько их образуется при фотосинтезе. Это условие легче обеспечивается на Суше благодаря обилию элементов питания растений. Иное положение в океане, где из-за дефицита питания продукты отмирания фотосинтезирующих организмов не выпускаются из сферы биологического круговорота, вновь и вновь захватываясь разными группами консументов.

Следует учесть, что 23% отмершей биомассы не окисляется, а переходит в труднорастворимые соединения гумусовых веществ и на время выходит из биологического круговорота. На окисление той части биомассы, которая перешла в гумус, кислород не тратится. Таким образом, усиление процесса гумификации и образование устой-

чивых к разложению органических соединений способствуют накоплению кислорода в атмосфере. Эти дополнительные количества кислорода могут компенсировать его траты на окисление различных видов топлива при сжигании. Поэтому увеличение гумусированности почв имеет глобальное значение.

Влияние человека на круговорот O_2 в результате хозяйственной деятельности реализуется через сжигание ископаемого топлива и способы землепользования. На сжигание нефти, газа, угля затрачивается $20,8 \cdot 10^9$ т O_2 в год, причем распределение этого расхода по странам весьма неравномерно. Так, на США приходится 25% мирового потребления, Европейские страны — 21, Китай — 11, Россию — 7,5, страны Африки (кроме Северной Африки) — 1,6%. При сведении лесов, сельскохозяйственной обработке почвы, осушении болот и т. д. происходит окисление биомассы и органического вещества почвы (разложение растительных остатков, минерализация почвенного гумуса, пожары, палы на сельскохозяйственных землях). На это расходуется $4,5 \cdot 10^9$ т O_2 /год, учитываемые по статье расходов кислорода биотой суши.

Поступление кислорода в атмосферу не компенсирует антропогенное потребление этого элемента, что, в первую очередь, связано со сжиганием топлива. Следовательно, общий баланс кислорода в биосфере — отрицательный, в отличие от такового в ситуации, имевшей место миллионы лет назад, когда происходило формирование кислородной атмосферы и биосферы современного типа. В настоящее время идет снижение запасов атмосферного кислорода ($14\text{--}20 \cdot 10^9$ т/год). Но в относительном выражении это снижение незначительно и составляет 0,0019% от его запаса в атмосфере. При нынешних темпах потребления кислорода человечеству нужно более 600 лет, чтобы уменьшить содержание O_2 в атмосфере на 1%. Из атмосферы будет израсходовано не более 2% кислорода даже при полном исчерпании запасов ископаемого топлива. Следует отметить, что в процессе формирования кислородной атмосферы на Земле произошло захоронение органического вещества, которое рассредоточено в осадочных породах и практически недоступно для возвращения в круговорот. Именно недоступность углерода органического вещества осадочных пород и объясняет столь малую потенциальную возможность человека влиять на содержание кислорода в атмосфере.

Глава 12. ГЛОБАЛЬНЫЙ ЦИКЛ АЗОТА

В эпоху формирования геохимических оболочек Земли азот отделился от остывающей планеты и стал основным газом атмосферы. Вначале цикл азота был относительно простым: из недр Земли газообразные соединения азота поступали в тропосферу и в процессе фотохимических реакций трансформировались в нитраты и аммоний, которые вымывались атмосферными осадками на Землю.

Главным фактором изменения глобального цикла азота стало появление живых организмов. Следствием жизнедеятельности наземной биоты было образование первичной педосферы, трансформации органического вещества с высвобождением нитратного и аммиачного азота — основного элемента питания растений и тем самым воспроизводство растительности Суши, составляющей главную часть биомассы Земли.

Выделение газообразных соединений азота продолжается и сейчас при извержении вулканов, выносе гидротерм и газовых струй. Атомы азота в газообразной молекуле N_2 соединены очень прочной тройной связью, поэтому эта форма азота достаточно инертна и способна аккумулироваться в атмосфере практически без разрушения. В связи с этим атмосфера изначально явилась накопителем газообразного азота в форме N_2 .

12.1. РЕЗЕРВУАРЫ И ФОРМЫ НАХОЖДЕНИЯ АЗОТА В БИОСФЕРЕ

В живом веществе Суши, массу которого образуют в основном зеленые растения, содержание азота колеблется от 0,1–0,5 до 3–6% сухой биомассы. Концентрация азота в фитопланктоне Океана выше — от 3,5 до 8,5%, при этом в животных Суши — 7–8% сухой массы. В педосфере в верхнем гумусовом горизонте концентрация азота колеблется от 0,05% в песчаных и супесчаных почвах до 0,6–0,8% в тучных глинистых черноземах.

В осадочной оболочке земной коры содержание азота равно 2%, в гранитном слое — 0,002%.

Основная масса азота в биосфере находится в атмосфере и составляет $3870 \cdot 10^{12}$ т (табл. 12.1).

Таблица 12.1. Распределение масс азота в биосфере

Резервуары	Масса азота, $\cdot 10^9$ т
Атмосфера, N_2	3870000
Мировая суша	
Биомасса растений;	25
органическое вещество педосферы	110
Океан	
Биомасса фотосинтетиков;	0,20
биомасса консументов;	0,32
растворенное и взвешенное	
органическое вещество;	300
растворенные ионы NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ ;	685
растворенный газ N_2	20000
Земная кора	
Осадочная оболочка;	600000
гранитный слой континентального блока	165000

В биомассе суши и океана сосредоточено только $25,52 \cdot 10^9$ т азота, в органическом веществе биосферы и океана — $410 \cdot 10^9$ т. Значительное количество азота находится в гидросфере — $21\,000 \cdot 10^9$ тонн. Осадочная оболочка Земли содержит в 8 раз больше азота по сравнению с гранитным слоем.

В биосферных системах азот находится в различных формах. В атмосфере в составе газов: N_2 , NO, NO_2 , N_2O . В гидросфере в ионах NO_3^- , NH_4^+ , NO_2^- , а также в составе различных водорастворимых органических соединений: аминокислот, аминокислот, аминосоединений, аммиачных солей органических кислот, водорастворимых гуминовых и фульвокислот. Кроме того, молекулярный азот N_2 в виде газа растворен в водах гидросферы.

В педосфере 95–98% всего азота приходится на органические соединения. Это негумифицированные остатки растений и животных, а также специфические гуминовые вещества почвы: гуминовые и гиматомелановые кислоты, фульвокислоты, прогуминовые вещества и гумин, представляющий собой конгломерат сложных эфиров гумусовых кислот и их органо-минеральных комплексов с глинистыми минералами. Количество минерального азота в почвах не превышает 1–5% от общего (минерального и органического) и находится как в окисленной форме (NO_3^- , NO_2^-), так и в восстановленной (NH_4^+).

В подводных почвах — илах — азот входит в состав различных органических соединений и аммония, который образуется при анаэробной минерализации остатков растений и животных.

В земной коре основная масса азота сосредоточена в различных органических соединениях осадочной оболочки. В гранитном слое континентального блока азот находится в рассеянном состоянии в молекулах газов, а также органических соединений и минералов.

Азот относится к группе биофильных элементов, составляющих химическую основу биосферы. Он является необходимым элементом белков и нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) растений и животных. Этот элемент также входит в состав ферментов, многих витаминов, аминокислот, сложных эфиров, алкалоидов, гликозидов, гормонов и других органических веществ. Для синтеза этих соединений растения нуждаются в значительных количествах азота, который они берут из почвы в виде нитратного и аммиачного ионов.

12.2. КРУГОВОРОТ АЗОТА

Круговорот азота в природе складывается из нескольких основных звеньев, в которых главными агентами выступают микроорганизмы. Азот в нем участвует в газообразной форме, в виде минеральных и органических соединений (рис. 12.1).

При фиксации азота атмосферой почвенными микроорганизмами происходит его восстановление до аммиака с последующим включением

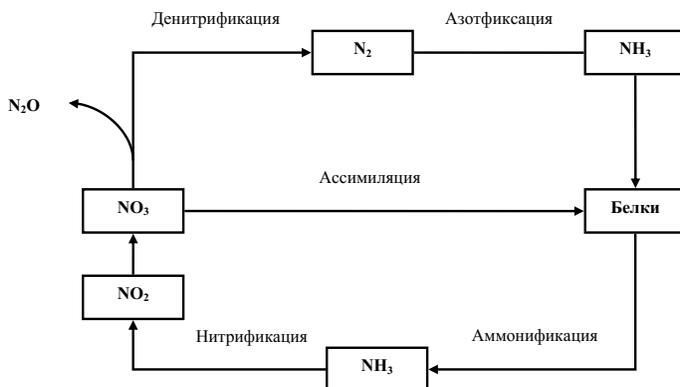


Рис. 12.1. Круговорот азота в природе.

нием в аминокислоты и далее — в белки растений. Разложение этих азотсодержащих соединений (аммонификация) приводит к освобождению азота в форме аммиака. Далее происходит последовательное окисление аммиака до нитритов и нитратов (нитрификация). Окисленный азот вновь восстанавливается до N_2 в процессе денитрификации. Аммонийные и нитратные соединения азота ассимилируются растениями и микроорганизмами, что приводит к временному закреплению азота в органических веществах и его иммобилизации в микробной биомассе. Образующиеся при денитрификации газообразные формы азота поступают в атмосферу, тем самым сохраняя ее состав.

Таким образом, жизнеобеспечивающий массообмен азотом между организмами и окружающей средой происходит в основном в почве, водной среде и других биокосных системах. Растения, водоросли, многие бактерии и грибы поглощают азот в виде нитратов и аммония. Бактерии-гетеротрофы и все эукариоты потребляют аминокислоты и другие азотсодержащие органические соединения.

Микроорганизмы, участвующие в круговороте азота, образуют трофическую цепочку, звенья которой «скреплены» метаболит-субстратным взаимодействием. Первым звеном цепочки выступают азотфиксирующие микроорганизмы, которые преобразуют молекулярный азот в восстановленную форму. В растениях этот азот включается в белки, аминокислоты, нуклеиновые кислоты и другие содержащие азот соединения. Следующее звено — это аммонификаторы, разлагающие азотсодержащие вещества с выделением аммония, который представляет собой субстрат для нитрификаторов. Замыкают трофическую цепочку денитрификаторы, восстанавливающие окисленный азот до его газообразных форм. С биохимической точки зрения, трансформация азота в биосфере — это ряд последовательных реакций, которые осуществляют определенные функциональные группы микроорганизмов.

12.3. ПОТОК АЗОТА ИЗ АТМОСФЕРЫ В ПОЧВУ. АЗОТФИКСАЦИЯ

Азотфиксация — главное звено в цикле азота, так как именно этот процесс определяет все остальные звенья превращения соединений азота. Фиксация атмосферного азота обеспечивает вовлечение этого элемента в биогеохимический круговорот.

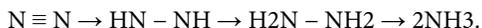
С химической точки зрения процесс биологической фиксации заключается в восстановлении молекулярного азота водородом с образованием аммиака. Восстановление происходит на ферментном нитрогеназном комплексе.

Для связывания молекулярного азота необходима энергия и восстановительные эквиваленты, которые могут быть получены в процессе фотосинтеза, брожения или дыхания. Источником энергии выступает аденозинтрифосфат (АТФ), восстановительными эквивалентами — восстановленные пиридиннуклеотиды и ферредоксины.

Биологический процесс восстановления N_2 представляет собой цепь ферментативных реакций, в которых главную роль играет фермент нитрогеназа. Нитрогеназа состоит из двух компонентов: белка, в состав которого входят молибден, железо и сера (Mo-Fe-S-белок), и белка, содержащего Fe и S (Fe-S-белок).

Поступающий в почву атмосферный молекулярный азот частично растворяется в почвенной воде. Именно в виде водного раствора азот поступает в азотфиксирующий центр. Но это молекулярный азот, а значит — чрезвычайно инертный. Поэтому нитрогеназный комплекс осуществляет активацию молекулы азота. В активации азота участвуют два атома молибдена нитрагеназного комплекса. Процесс активации происходит с переносом на Mo электронов, донором которых выступает фермент ферредоксин. Перенос электронов идет с затратами энергии, поэтому он сопряжен с расходом АТФ. Завершается процесс присоединения протонов водорода к азоту. Образование протонов водорода идет при участии дегидрогеназ, которые отщепляют водород от субстрата. Затем фермент гидрогеназа активирует водород, который реагирует с азотом с выделением аммиака.

В общей форме восстановление молекулярного азота может быть выражено уравнением:



Далее аммиак поступает в клетки растений, где реагирует с кетокислотами, образуя аминокислоты, которые связываются в белки. Включение ионов аммония в органические соединения катализируют ферменты глутаминсинтетазы и глутаматсинтетазы. В результате этих процессов формируется биомасса растений и микроорганиз-

мов. Ферментативная система поддерживает концентрацию аммония в клетке на низком уровне. Повышение концентрации ионов аммония подавляет образование глутаминсинтетазы и нитрогеназы.

Большое значение для эффективной азотфиксации имеет кислородная обстановка, поскольку фермент нитрогеназа подавляется молекулярным кислородом. У многих бактерий нитрогеназа индуцируется только тогда, когда она необходима — в отсутствии источника связанного азота в окружающей среде.

Способностью к азотфиксации обладают только прокариоты. Все эукариоты зависят от этого процесса. Азотфиксаторы обнаружены во всех таксономических группах бактерий. Фиксировать атмосферный азот могут гетеротрофные и фототрофные прокариоты, цианобактерии, факультативные анаэробы, хемолитотрофные, метилотрофные, сульфатредуцирующие и метанобразующие бактерии, а также актиномицеты. Широкое распространение способности к фиксации азота у прокариот связано с локализацией генов азотфиксации (*nif*-генов) не в хромосоме, а в плазмиде. Этот факт позволяет легко осуществлять передачу *nif*-генов другим видам бактерий путем горизонтального переноса. Многие растения проявляют азотфиксирующую активность в ассоциациях с микроорганизмами. Заметная азотфиксация отмечена в зоне корней риса, кукурузы, райграса, свеклы, сахарного тростника, тимофеевки, мятлика, пшеницы, борщевика.

Различают азотфиксацию симбиотическую, ассоциативную и фиксацию атмосферного азота свободноживущими микроорганизмами. Симбиотическая азотфиксация осуществляется клубеньковыми бактериями рода *Rhizobium*, которые образуют симбиоз с бобовыми растениями. Ассоциативные азотфиксаторы заселяют поверхность листьев и корней. Эта группа бактерий широко распространена в природе. Почвенные азотфиксирующие микроорганизмы концентрируются на поверхности корней в зоне выделения слизистых веществ или находятся в межклеточных пространствах корней, используя полисахаридный экссудат. Выделено более 50 видов таких бактерий из 12 различных семейств. Наиболее активный компонент микробных азотфиксирующих ассоциаций — *Spirillum leipoterum* (азоспирилла). Обитающие на корнях азотфиксирующие бактерии входят в группу ризобактерий — полезную микрофлору растений. В ризосфере находятся свободноживущие азотфиксаторы, боль-

шинство из которых относится к родам *Azotobacter* и *Clostridium*. У свободноживущих азотфиксаторов связь с растением меньшая, чем у симбиотических и ассоциативных. Азот, накопленный ассоциативными и свободноживущими азотфиксаторами, находится в их клетках в форме органических соединений, преимущественно белка. Он используется растениями только после отмирания бактерий и распада их клеток, что происходит относительно медленно.

Уровень азотфиксации определяется количеством доступной для азотфиксирующих микроорганизмов энергии (на 1 моль фиксируемого азота требуется 20 молей АТФ). Источник энергии для азотфиксаторов в почве — прижизненные экссудаты корневых систем растений, содержащих слизи, органические кислоты, полисахариды и др. Корневая экссудация растений за период вегетации может достигать 50% общего количества фотосинтезированного углерода. Процесс азотфиксации идет активно в тех случаях, когда микроорганизмы находятся в тесном контакте с растением, которое служит источником энергетического материала. Поэтому наибольшую эффективность проявляют симбиотические азотфиксаторы, в среднем фиксируя в год 80–300 кг/га азота. Несколько ниже эффективность у ассоциативных азотфиксаторов — 50–100 кг/га. Однако учитывая повсеместное распространение этих организмов в ризосфере растений, их общий вклад в баланс азота можно считать значительным. Минимальную эффективность показывают свободноживущие азотфиксаторы — 25–75 кг/га.

Установлено, что на интенсивность процесса азотфиксации оказывает влияние ряд факторов. Важнейшие из них: реакция почвенной среды, содержание связанного азота ($N-NH_4$; $N-NO_3$), количество органического материала и его качественный состав, содержание в субстрате фосфора, калия, кальция, магния и молибдена. Для несимбиотических азотфиксаторов большое значение имеет интенсивность фотосинтеза. Чем более развитым фотосинтетическим аппаратом обладает растение и, следовательно, чем больше энергии Солнца оно транспортирует в прикорневую зону, тем больше у него возможности для активизации процесса несимбиотической азотфиксации. Именно в этом и заключается важнейший экологический смысл большой масштабности корнепада и корневых выделений.

12.4. ПОТОКИ АЗОТА В АТМОСФЕРУ. АММОНИФИКАЦИЯ, НИТРИФИКАЦИЯ, ДЕНИТРИФИКАЦИЯ

Аммонификация. Это основной процесс минерализации азотсодержащих органических соединений. Аммонификации подвержены белки и их производные — пептиды и аминокислоты; нуклеиновые кислоты и их производные — пуриновые и пиримидиновые основания; мочевина, мочевая кислота, азотсодержащий полисахарид хитин и гумусовые кислоты. Процесс аммонификации носит универсальный характер и осуществляется многими микроорганизмами в широком диапазоне условий за исключением мест с очень жарким и сухим климатом. В результате этого процесса обеспечивается поток NH_3 и CO_2 из почвы в атмосферу.

Наиболее динамичное звено в цикле азота — аммонификация белков (рис. 12.2). После отмирания растения и животные попадают в почву, где их белки подвергаются воздействию почвенной аммонифицирующей микрофлоры. На начальном этапе происходит внеклеточное расщепление белковых молекул под действием экстрацеллюлярных ферментов (протеаз) почвенной биоты. При внеклеточных превращениях конечным продуктом служат аминокислоты, их накопление в почве — один из показателей ее биологической активности. В дальнейшем аминокислоты могут поступать в клетки микроорганизмов либо вовлекаться в химические реакции в почве или адсорбироваться глинистыми частицами. Если образо-

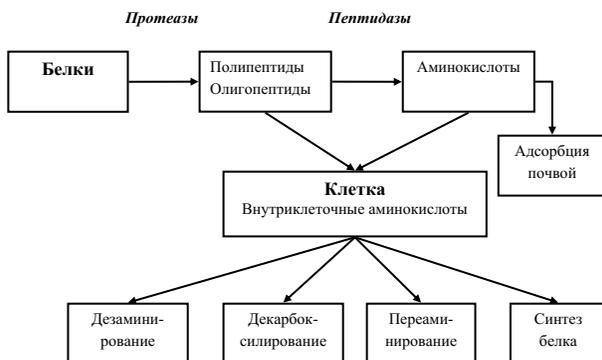
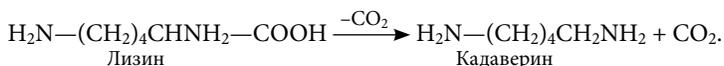


Рис. 12.2. Схема расщепления белков.

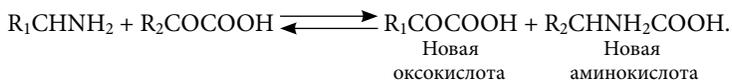
вавшиеся аминокислоты проникают в клетку, то включаются в ряд промежуточных реакций, большая часть которых ведет к образованию аммиака.

Внутриклеточные превращения аминокислот возможны по четырем направлениям: синтез белка, дезаминирование, декарбоксилирование, переаминирование.

Первой реакцией, затрагивающей аминокислоты, может быть декарбоксилирование, которое катализируется декарбоксилазами. Они представляют собой двухкомпонентные ферменты, содержащие в качестве активной группы фосфорилированное производное витамина В₆ — пиридоксальфосфат. Декарбоксилазы синтезируются клетками микроорганизмов главным образом в кислой среде. В результате реакций декарбоксилирования образуются СО₂ и первичные амины — кадаверин, путресцин, агматин и др. — соответственно из лизина, орнитина, аргинина. Первичные амины обнаруживаются при обычных гнилостных процессах в анаэробных условиях:



Реакции переаминирования направлены на образование аминокислот, которые не могут быть синтезированы путем прямого аминирования. При переаминировании аминогруппа аминокислоты переносится на оксокислоту, в результате чего образуется новая аминокислота:

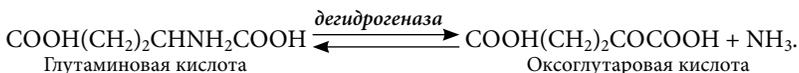


В реакциях переаминирования участвует кофермент пиридоксальфосфат. Роль реакционного центра в молекуле кофермента играет альдегидная группа, которая взаимодействует с аминогруппой. В процессе переаминирования аминогруппа остается связанной с пиридоксальфосфатом, а углеродный скелет аминокислоты отщепляется в виде оксокислоты.

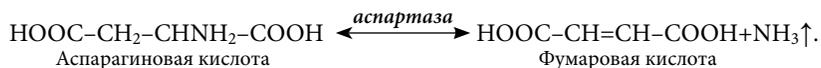
Только реакции дезаминирования приводят к выделению аммиака из клетки во внешнюю среду. Под дезаминированием понимают отщепление аммиака от аминокислоты. В зависимости от «судь-

бы» углеродного скелета аминокислоты, различают окислительное и восстановительное дезаминирование, гидролитическое дезаминирование, а также дезаминирование, приводящее к образованию ненасыщенных соединений.

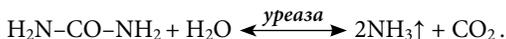
Окислительное дезаминирование — наиболее распространенный тип распада аминокислот в почвах, в результате которого происходит превращение азотистых веществ в безазотистые соединения. Последние подвергаются дальнейшему разрушению микроорганизмами почвенной среды до CO_2 и H_2O . Окислительное дезаминирование идет в две стадии. На первой стадии аминокислоты под действием дегидрогеназ дегидрируются и превращаются в соответствующие иминокислоты. На второй стадии к иминокислоте присоединяется вода и отщепляется аммиак. Например, глутаминовая кислота дезаминируется глутаматдегидрогеназой до оксoglутаровой кислоты:



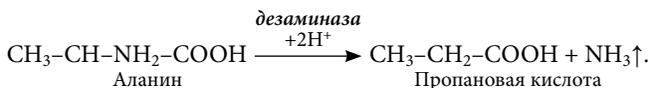
Примером дезаминирования, приводящего к образованию ненасыщенного соединения, служит превращение аспарагиновой кислоты в фумаровую, которое катализирует фермент аспартаза:



Гидролитическим дезаминированием является гидролиз мочевины. Бактерии используют мочевины в качестве источника азота. Мочевина расщепляется уреазой согласно следующей реакции:

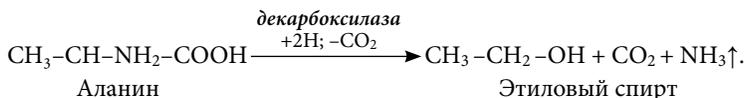


Ионы аммония подавляют синтез уреазы у большинства бактерий, поэтому количество образующегося аммиака не превышает того, что требуется для синтеза белка. Гидролитическое дезаминирование приводит к образованию оксикислот, спирта и аммиака.



Помимо перечисленных соединений при восстановительном дезаминировании образуются жирные кислоты и аммиак.

Если восстановительное дезаминирование сопровождается декарбоксилированием (анаэробный процесс), кроме жирных кислот и аммиака, выделяется углекислый газ:



В процессе аммонификации белков активно участвуют бактерии и грибы. Необходимые для этого ферменты синтезируют разнообразные аэробные и анаэробные бактерии из многих родов. Особенно активны представители родов *Bacillus* (*B. mycoides*, *B. cereus*, *B. subtilis*), *Pseudomonas* (*P. fluorescens*, *P. aeruginosa*), *Clostridium* (*C. sporogenes*, *C. putrificus*), *Proteus vulgaris* и др.

Для аммонификации большое значение имеет соотношение C : N в разлагаемом субстрате. Если содержание азота в субстрате меньше 2%, то весь азот пойдет на синтез белков микроорганизма-аммонификатора и будет полностью иммобилизован в микробной клетке. Только при более высоком содержании этого элемента в разлагаемом веществе (C : N > 25) будет выделяться аммиак.

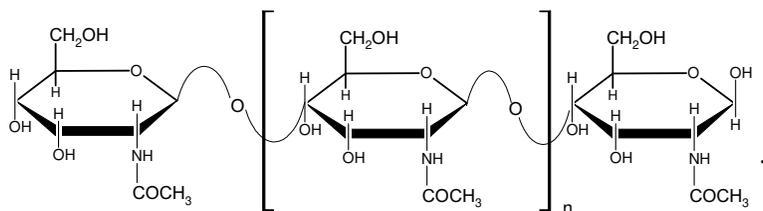
Аммонификация нуклеиновых кислот осуществляется под действием нуклеаз, выделяемых микроорганизмами во внешнюю среду. Аммиак выделяется при распаде пуриновых и пиримидиновых оснований, входящих в состав нуклеиновых кислот. Минерализация нуклеиновых кислот происходит последовательно: вначале от образовавшихся мононуклеотидов под воздействием нуклеотидаз отщепляется фосфорная кислота, затем сахар и в конце — пуриновые и пиримидиновые основания. Азотсодержащие основания разлагаются до мочевины и аминокислот, а в дальнейшем — до аммиака и органических кислот. Процесс расщепления РНК происходит при участии фермента рибонуклеазы, ДНК — дизоксирибонуклеазы. Эти ферменты синтезируются грибами, актиномицетами и многими бактериями.

Мочевая кислота представляет собой конечный продукт белкового обмена пресмыкающихся, насекомых, птиц. В моче млекопитающих концентрация мочевой кислоты незначительна. При аммо-

нификации мочевой кислоты образуются мочевины и тартроновая кислота.

Мочевина в дальнейшем разлагается на аммиак, воду и углекислый газ. В аридных областях аммиак, образующийся при разложении мочевой кислоты, окисляется нитрифицирующими бактериями с образованием залежей нитратов. Разлагают мочевую кислоту анаэробные спорообразующие бактерии из рода *Clostridium* (*C. acidurici*).

Хитин — азотсодержащий органический субстрат, постоянно присутствующий в почве и подвергающийся аммонификации. Это важнейший компонент клеточных стенок многочисленных групп грибов, наружного скелета членистоногих и многих других обитателей почвы. Структурными элементами хитина выступают остатки N-ацетилглюкозамина, соединенные между собой 1,4-гликозидными связями:



Почвенные микроорганизмы воздействуют на хитин с помощью экзоферментов хитиназы и хитобиазы. Расщепление хитина происходит в результате воздействия хитиназы на участки полимерной цепи. При этом образуются хитобиозы, хитотриозы и N-ацетилглюкозамин. Хитотриозы и хитобиозы расщепляются затем хитобиазой до мономеров, а N-ацетилглюкозамин до уксусной кислоты, глюкозы и аммиака.

В почвах известно 50 видов бактерий, разлагающих хитин, среди них представители родов: *Bacillus*, *Cytophaga*, *Pseudomonas*, *Streptomyces*, *Nocardia*, *Micromonospora*, *Flavobacterium*. Среди грибов способностью разлагать хитин обладают виды родов *Aspergillus* и *Mortierella*. Наибольшей активностью в разложении хитина обладают актиномицеты.

Таким образом, в результате процесса аммонификации органические азотсодержащие соединения, попадающие в почву с опадом

растений, биомассой грибов, бактерий, животных, под влиянием ферментов разлагаются до аммиака, CO_2 , органических кислот, спиртов и других мономеров. Образующийся аммиак частично уходит в атмосферу, а большая его часть адсорбируется почвой. В почве происходит трансформация аммиака в ион аммония (NH_4^+). Некоторое количество аммония поступает в почвенный раствор и с внутрипочвенным стоком мигрирует в гидрографическую сеть. Значительная часть аммония усваивается корневыми системами растений и осмотрофно поглощается клетками микроорганизмов. Большая часть аммиачного азота, образовавшегося в результате процесса аммонификации, окисляется в нитраты.

Нитрификация. Нитраты активно участвуют в азотном обмене между почвой и живыми организмами, гидросферой и атмосферой. Именно в этой форме азот преимущественно используется большинством высших растений и почвенной биотой. В этой же форме он подвергается значительным потерям из почвы — вымывается в грунтовые воды и денитрифицируется до N_2 , N_2O , NO , NO_2 .

Исходным материалом для процесса нитрификации служит аммиак. Нитрификация происходит в два этапа: окисление аммиака в нитриты и окисление нитритов в нитраты.

Общая схема нитрификации:



Первый этап окисления (до гидроксиламина) катализирует монооксигеназа. Атом кислорода в NH_2OH доставляется молекулярным кислородом.

Второй этап — образование азотистой кислоты (нитрита) — происходит по следующему общему уравнению:



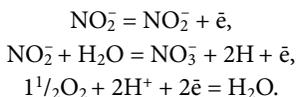
Этот этап идет при участии гидроксиламин-оксидоредуктазы. Образование азотной кислоты можно изобразить общим уравнением:



Механизм реакции — либо дегидрогенизация гидратированного нитритного иона:



либо два переноса электрона посредством фермента, содержащего металл:



Энергетический выигрыш дают только стадии окисления гидроксилamina в нитрит и нитрита в нитрат.

В природе нитрификацию осуществляют бактерии и грибы. При этом не обнаружено ни одного вида бактерий, который мог бы обеспечить обе стадии нитрификации и окислять аммиак до нитрата. Это означает, что у прокариот отсутствует способность синтезировать оба фермента, катализирующих окисление аммиака. Поэтому в окислении восстановленной формы азота всегда участвуют две группы бактерий: одни окисляют аммиак до нитрита, а другие — нитрит в нитрат. Наиболее известные продуценты монооксигеназы, которые проводят первую стадию нитрификации, — *Nitrosomonas europaea*, *N. oceanus*, *N. briensis*, *Nitrosolobus multiformis*. В почвах сельскохозяйственных угодий наиболее важными нитрификаторами этой группы являются виды рода *Nitrosolobus*. Первая группа нитрификаторов поставляет субстрат для второй группы, которая окисляет нитрит до нитрата, благодаря способности к синтезу гидроксилamin-оксидоредуктазы. Ко второй группе относятся *Nitrobacter winogradskaei*, *N. agilis*, *Nitrospina gracilis*, *Nitrococcus mobilis*. Обе группы нитрификаторов строго специализированы по отношению к окисляемой форме азота, что обусловлено продукцией определенного фермента. Описанные бактерии-нитрификаторы — хемолитоавтотрофы, которые получают энергию в результате проводимых реакций окисления и не используют органические субстраты. Процесс окисления аммиака, который осуществляют хемолитоавтотрофные бактерии, называют автотрофной нитрификацией. Следует учесть, что рост и метаболизм автотрофных нитрифицирующих

бактерий протекает оптимально лишь в области рН от 7 до 8. Поэтому в кислых почвах автотрофная нитрификация не происходит. Хемолитоавтотрофы не занимают монопольное положение в природе. Превращение аммиака в нитрат происходит также при участии гетеротрофных бактерий и грибов. В нейтральных и слабощелочных условиях окисление аммиака и других восстановленных азотсодержащих продуктов идет под действием ферментов гетеротрофных микроорганизмов — грибов и бактерий, которые также способны к синтезу монооксигеназы и гидроксилламин-оксидоредуктазы. Это явление названо гетеротрофной нитрификацией, поскольку образование нитратов сопровождается параллельно идущим окислением органических веществ. В отличие от автотрофной, гетеротрофная нитрификация не связана с ростом клеток и продукцией биомассы. Скорость нитрификации у гетеротрофов меньше, чем у автотрофов.

Довольно часто микроорганизмы, не способные к нитрификации, образуют ассоциации с нитрификаторами. В таких ассоциациях обнаруживаются бактерии родов *Sporangium*, *Bacterium*, *Pseudomonas*, которые способны переносить высокие концентрации нитритов. Образование ассоциации ускоряет процесс нитрификации, поскольку гетеротрофы используют избыток органических веществ, тормозящий процессы окисления азота.

Следует отметить, что нитрификаторы могут использовать только тот аммонийный азот, который не успевают потребить разнообразные почвенные организмы в ассимиляционных процессах.

Для нитрифицирующих бактерий оптимальны те же условия, что и для интенсивного роста растений: нейтральная реакция среды, аэробная среда, достаточное количество органических азотистых соединений. Оптимум влаги для нитрификаторов — 15–20 весовых процентов. При влажности 25 весовых процентов интенсивность нитрификации резко снижается. Нитрифицирующие бактерии — аэробы и нуждаются в большом количестве кислорода. Помимо кислорода хемоавтотрофный тип питания требует достаточное количество CO_2 . Однако лимитирующим фактором нитрификации может быть, в первую очередь, недостаток кислорода в почвенном воздухе. Оптимальная температура для нитрификаторов составляет +28–30°C.

Нитрификация — процесс, конкурирующий за аммиак с ассимиляцией азотистых соединений. Пока в почве есть лабильные органические соединения, преимущественно протекает ассимиляция азота.

Одновременно идет усиленное поглощение кислорода гетеротрофной микрофлорой. В этой ситуации нитрификаторы оказываются в невыгодном положении. Только после того, как органические вещества использованы, а деятельность гетеротрофной микрофлоры вышла на стационарный режим, нитрификаторы начинают потреблять аммиак. Скорость ассимиляционных процессов у бактерий определяется прежде всего количеством доступного углерода. Поэтому возможность нитрификации зависит от соотношением C : N в поступающих в почву веществах. Избыток углерода определяет преимущественное развитие процессов ассимиляции, когда имеющийся азот используется для построения тела различными организмами.

В щелочной среде избыток аммиака угнетает развитие нитробактера и поэтому осуществляется только первая фаза нитрификации, в результате которой в щелочных почвах происходит накопление нитритов. В кислых почвах азотистая кислота является токсичной для нитрификаторов, и их развитие останавливается. При нормальном протекании процесса нитрификации в почве может накапливаться до 200–300 кг/га NO_3^- .

Процессы аммонификации и нитрификации тесно связаны. Любые условия, неблагоприятно отражающиеся на образовании NH_3 , задерживают нитрификацию, например, слишком широкое отношение C : N. При C : N = 11 нитрификация протекает нормально, а при C : N = 13–15 она снижается.

Процесс нитрификации сопровождается выделением азота из почвы в атмосферу. Это связано с образованием аммиака и нестойких промежуточных продуктов нитрификации, таких как N_2O , NO, NO_2 (нитрозные газы).

Денитрификация. Денитрификация представляет собой сумму процессов, которые ведут к частичному или полному восстановлению нитратов до нитритов, а затем — до газообразных форм NO, N_2O , N_2 . При денитрификации одновременно происходит восстановление нитритов или нитратов и окисление вещества. Выделяющаяся энергия потребляется денитрификаторами. Денитрификация — единственный биологический процесс, благодаря которому связанный азот (нитраты) преобразуется в свободный N_2 .

Реакция денитрификации в общем виде:



В отсутствии кислорода нитрат служит конечным акцептором водорода. Окисленным в процессе денитрификации субстратом может быть как органическое, так и неорганическое вещество.

Различают денитрификацию прямую (с участием микроорганизмов) и косвенную (химический путь).

Прямая денитрификация. Микробиота последнего звена трофической цепочки, образующейся при трансформации азотсодержащих соединений, использует нитраты для двух целей. Во-первых, многие микроорганизмы способны извлекать из нитратов азот для синтеза азотсодержащих клеточных компонентов. Такой процесс носит название ассимиляционной нитратредукции (денитрификации). Во-вторых, возможна диссимиляционная нитратредукция (денитрификация), в результате которой восстановленные соединения азота выделяются во внешнюю среду. В обоих случаях нитрат сначала восстанавливается до нитрита.

При ассимиляционной денитрификации происходит ряд последовательных реакций восстановления нитрата до аммиака:



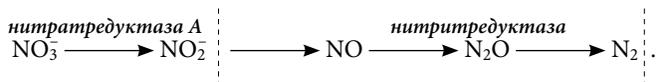
Восстановление нитрата до нитрита катализирует фермент нитратредуктаза В. Этот фермент находится в цитоплазме, и его синтез индуцируется в том случае, если нитрат оказывается единственным источником азота в окружающей среде. В состав энзима входят Mo-Fe-S-белки. Реакция восстановления нитрита до аммиака идет под действием нитритредуктазы. Это сложный фермент, каталитические центры которого содержат атомы железа, частично связанные с атомами серы. Образующийся аммиак используется для синтеза азотсодержащих компонентов клетки.

Ассимиляционные процессы восстановления нитратов до аммиака свойственны всем растениям и многим почвенным микроорганизмам, способным усваивать азот в окисленной форме. Ассимиляционная денитрификация протекает в аэробных и анаэробных условиях и имеет большое значение в процессах анаболизма.

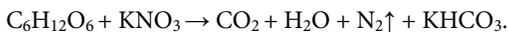
Диссимиляционная денитрификация обеспечивает микроорганизмы энергией в анаэробных условиях, но идет с потерей восстановленных соединений азота или молекулярного азота. Нитраты в анаэробных условиях выполняют функцию акцепторов электро-

нов, донором которых могут быть органические и неорганические субстраты. Денитрификация подавляется кислородом.

При диссимиляционной денитрификации нитраты восстанавливаются в следующей последовательности:

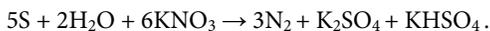


Полную денитрификацию, до газообразных продуктов, проводят только прокариоты. Процесс осуществляется как автотрофными, так и гетеротрофными микроорганизмами, хотя большинство составляют хемоорганотрофы. Последние используют нитрат в качестве акцептора водорода, образующегося при разложении сахара:



При этом выделяется много энергии — 420 ккал на 1 г-моль глюкозы.

Денитрификация, осуществляемая автотрофами, протекает следующим образом:



Высвобождающаяся энергия используется автотрофными бактериями для ассимиляции. Конечные продукты выделяются из клетки в газообразной форме в виде NO, N₂O, N₂. Ферменты диссимиляционной денитрификации очень сходны с таковыми при ассимиляционной нитратредукции. Процесс диссимиляционной денитрификации до сих пор был обнаружен только у факультативных аэробов. По-видимому, синтез энзимов, необходимых для этого процесса, индуцируется только в анаэробных условиях. Многие денитрификаторы могут расти, используя в качестве акцептора водорода не только нитрат, но и нитрит, а иногда даже закись азота.

Биологическая денитрификация — это нитратное (анаэробное) дыхание. Нитраты служат микроорганизмам источником кислорода в анаэробных условиях. Выход энергии всего на 10% меньше, чем при аэробном дыхании.

Косвенная денитрификация. Наряду с денитрификацией, осуществляемой биологическим путем, образование N₂O, NO, NO₂ мо-

жет быть результатом химических реакций. Хемоденитрификация происходит в кислой среде. При этом различают:

1. Саморазложение нитритов:
 $2\text{HNO}_2 \rightarrow \text{NO}_2 + \text{H}_2\text{O};$
 $3\text{HNO}_2 \rightarrow 2\text{NO} + \text{HNO}_3 + \text{H}_2\text{O}.$
2. Образование молекулярного азота при взаимодействии нитритов с солями аммония и аминокислотами:
 $\text{NH}_4 + \text{HNO}_2 \leftrightarrow \text{N}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{H}^+;$
 $\text{R-NH}_2 + 2\text{HNO}_2 \rightarrow \text{ROH} + \text{N}_2 + \text{H}_2\text{O}.$
3. Образование NO и N₂O из нитритов при участии ионов Fe²⁺ и Mn²⁺:
 $\text{NO}_2^- + 2\text{H}^+ + \text{Fe}^{2+} (\text{Mn}^{2+}) \rightarrow \text{Fe}^{3+} (\text{Mn}^{4+}) + \text{NO} + \text{H}_2\text{O};$
 $2\text{NO} + 2\text{H}^+ + \text{Fe}^{2+} (\text{Mn}^{2+}) \rightarrow \text{Fe}^{3+} (\text{Mn}^{4+}) + \text{N}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O}.$

Микроорганизмы, осуществляющие денитрификацию, широко распространены в почвах. Это нормальная микрофлора любой почвы. Число родов бактерий, представители которых способны к ассимиляционной денитрификации, весьма велико. При этом первый этап — восстановление нитратов до нитритов, помимо бактерий могут осуществлять водоросли и грибы. Но полную денитрификацию до молекулярного азота проводят только прокариоты. Большинство из них — факультативно анаэробные хемоорганотрофы многих родов, использующие нитраты как окислители органических субстратов. Наиболее распространенными представителями хемолитотрофных денитрификаторов в почве являются *Thiobacillus denitrificans*, *Thiomicrospira denitrificans*, *Paracoccus denitrificans*. Нитраты служат им как окислители неорганических веществ, например серы, водорода или тиосульфата.

Все бактерии, способные к диссимиляционной денитрификации, — факультативные анаэробы, осуществляющие восстановление нитратов только в отсутствии свободного кислорода. В аэробной обстановке они могут переключаться на дыхание для получения энергии, а нитриты использовать в процессах ассимиляционной нитратредукции как источники азота.

Исследования последних лет показали, что многие денитрификаторы, если не все, обладают способностью к азотфиксации. Таким образом, процессы ассимиляционной и диссимиляционной нитратредукции, азотфиксации и денитрификации взаимно связаны

и могут осуществляться одними и теми же бактериями, которые способны синтезировать весь набор ферментов, участвующих в цикле азота. Направление процесса будет зависеть от конкретных почвенных условий.

Из факторов, влияющих на интенсивность процесса денитрификации, следует отметить прежде всего органическое вещество почвы. Будучи сапротрофными бактериями, денитрификаторы окисляют и используют в синтетических процессах широкий набор углеродных соединений. Установлено, что наибольший выход молекулярного азота в почвах наблюдался при скоплении значительного количества органического вещества. Источником органического веществ для этих микроорганизмов служат корневые выделения, корневые остатки отмерших растений, их разлагающиеся наземные части. Поэтому наиболее интенсивна денитрификация в ризосфере растений благодаря постоянному поступлению органических веществ в виде корневых выделений. Динамика денитрификации совпадает с динамикой развития растений.

Другим фактором, влияющим на интенсивность денитрификации, является аэрация. Это связано с высокой чувствительностью ферментов, ответственных за восстановление нитритов до молекулярного азота, к присутствию кислорода в среде. Наиболее интенсивно денитрификация протекает в плохо аэрируемых почвах в условиях, близких к анаэробным.

Оптимум температуры для микробов-нитрификаторов колеблется от +27 до 30°C. Предельно возможные температуры от -4 до +60°C.

Большое значение имеет кислотность почвы. Оптимум составляет рН 6,0. При рН 4,5 денитрификация почти полностью прекращается. В интервале рН от 6 до 8 уровень денитрификации изменяется слабо.

Влажность также влияет на процесс денитрификации. Непременное условие активного протекания процесса — высокая влажность почвы. Показано, что при повышении влажности почвы с 10 до 30% денитрификация усиливается в 20 раз. Соответственно активность этого процесса увеличивается после выпадения атмосферных осадков.

В результате денитрификации в атмосферу ежегодно поступает 270–300 млн т молекулярного азота, что сравнимо с масштабами азотфиксации. Большая часть этого азота мигрирует из почвы.

Особое значение денитрификация имеет в агроценозах, где интенсивность ее протекания существенно влияет на уровень азотного питания возделываемых культур. Связано это с тем, что внесенные в почву минеральные азотные удобрения также подвергаются денитрификации, в результате чего азот удаляется из почвы. В опытах с ^{15}N установлено, что среднее значение потерь азота удобрений составляет 21–40% от вносимой дозы азота. Причем, потери из аммиачных удобрений на 3–15% больше, чем из нитратных. Это объясняется выделением нитрозных газов в результате процессов нитрификации аммонийного иона, а также с выделением газообразного аммиака. При этом газообразные потери азота практически не зависят от выращиваемой культуры и прямо пропорциональны дозам азотного удобрения.

Денитрифицирующая способность почвы меняется параллельно с изменением ее плодородия. Поэтому внесение органических удобрений усиливает этот процесс. Так, при заделке в почву бобовых сидератов эмиссия N_2 возрастает вдвое. Особенно велика потеря N_2 и N_2O из переувлажненных почв при внесении нитратов вместе с навозом и другими органическими удобрениями.

Известкование кислых почв усиливает денитрификацию и потерю азота, так как микроорганизмы-денитрификаторы интенсивно развиваются при кислотности почвы, близкой к нейтральной.

Основные приемы, снижающие денитрификацию в агроценозах, — рыхление почвы для усиления аэрации и все мероприятия, препятствующие переувлажнению пахатного слоя.

Таким образом, процесс денитрификации замыкает основной круговорот азота, в результате чего молекулярный азот возвращается в атмосферу. Этот цикл обеспечивается исключительно живыми организмами, в основном прокариотами. Круговорот азота не является совершенно замкнутым: частично этот элемент выходит из цикла и накапливается в почве в составе гумуса, растворяется в водах океана и входит в состав постоянно обновляющегося живого вещества биосферы.

12.5. МИГРАЦИЯ АЗОТА В БИОСФЕРЕ

Основные массы азота мигрируют между главными накопителями: атмосферой, педосферой, живым веществом и Океаном.

Абиогенные потоки. Газообразный азот поступает в атмосферу путем дегазации из недр Земли при извержении вулканов, выносе гидротермами и газовыми струями. Установлено, что количество азота, мигрирующего таким образом в атмосферу в настоящее время близко к $1 \cdot 10^6$ т в год.

Другой геохимический поток азота — выпадение с осадками из атмосферы нитратов и нитритов и их солей на Сушу и в Океан. В атмосферу постоянно поступают с Суши газообразные соединения азота, образующиеся в процессах аммонификации, нитрификации и денитрификации: NH_3 , N_2O , NO , NO_2 . Их накопления не происходит, так как при фотохимической диссоциации паров воздуха выделяется сильный окислитель (ОН), который вступает в реакцию с NO и NO_2 с образованием азотистой (HNO_2) и азотной (HNO_3) кислот.

Аммиак также реагирует с оксидами серы, что приводит к образованию сульфата аммония $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ или кислого сульфата аммония $(\text{NH}_4\text{HSO}_4)$. Все эти соединения легко вымываются из атмосферы с осадками на Сушу и в Океан. Концентрация аммония, нитратов и нитритов в атмосферных осадках в природных экосистемах составляет 0,5 мг/л. В экосистемах, особенно вблизи крупных промышленных центров, концентрация азота в атмосферных осадках достигает 20 мг/л. Вымываемый из атмосферы азот восполняется за счет нитрозных газов почвенно-микробиологического происхождения и дегазации из недр Земли.

Образующиеся в процессах аммонификации и нитрификации, а также выпадающие с атмосферными осадками аммоний, азот и нитраты поглощаются растениями и микроорганизмами, в результате чего вовлекаются в большой биологический круговорот азота.

Биогенные потоки. Биологический круговорот азота — это циклическая миграция азота в системе почва–растительность–почва. Он складывается из двух основных потоков: поступления минеральных соединений азота в корневые системы растений и органических соединений азота — в почву с растительным опадом.

Биологический круговорот азота лежит в основе двух процессов: фотосинтеза, в результате которого создаются органические азотсо-

держатся соединения (белки, нуклеиновые кислоты, аминокислоты и др.) и минерализации (окисления) созданной растительной биомассы почвенными микроорганизмами. В биологическом круговороте азота происходит глобальный обмен энергией и массами азота между растительным покровом планеты и педосферой. Этот обмен является жизнеобеспечивающим для всех организмов Земли, поскольку создает первичную белковую продукцию.

Биологический круговорот азота, так же как и других элементов, не полностью обратим. Наибольшая часть азота на некоторое время выходит из сферы взаимодействия с живым веществом в связи с изменением условий или с особенностями биохимических контактов с биотой. В результате часть азота выводится из биологического круговорота и аккумулируется в мертвом органическом веществе (лесные подстилки, торф, гумус).

Больше всего азота поступает в почву с опадом тропических лесов, на втором месте луговые степи, затем широколиственные леса, затем хвойные (табл. 12.2).

Таблица 12.2. Содержание и усвоение азота различными типами растительности

Тип растительности	Содержание азота, т/км ²	Поглощение азота из почвы, т/км ² в год
Влажнотропический лес	294,0	43,0
Дубовый лес	115,0	9,5
Еловый лес северной тайги	35,0	5,8
Еловый лес южной тайги	72,0	4,1
Степи луговые	27,0	16,1
Степи сухие	10,3	4,5
Пустыни полукустарниковые	6,1	1,8

Особенность лесных бореальных экосистем — продолжительное удержание азота в растениях и продуктах их отмирания. С этим связано замедленное движение масс азота в биологическом круговороте. Отмирающие части растений опадают на поверхность почвы и образуют мощную лесную подстилку, которая очень медленно разлагается в связи с напряженностью гидротермических факторов. Замедленное разложение подстилок выступает одним из важных факторов регулирования скорости биологического круговорота азота.

Другая особенность биологического круговорота азота в бореальных лесах — низкая биологическая активность биоты почвы в связи с длительностью холодного сезона. Поэтому полного разрушения растительного опада не происходит. Выход азота из биологического круговорота с неразложившимися растительными остатками может достигать 3500 т/км².

Особенность биологического круговорота азота в зоне широколиственных лесов — образование наибольшего количества азота в биомассе и годовой продукции среди лесных сообществ. Содержание азота в листьях (главный компонент опада) в два раза больше (3–5%) по сравнению с его количеством в хвое таежных лесов (1,5–2%). Содержание азота в биомассе дубовых лесов может достигать 120 т/км². Возврат азота в почву с продуктами опада составляет 4–7 т/км². Масса мертвого органического вещества, находящегося на поверхности почвы, уменьшается по сравнению с таковой хвойных лесов в связи с большей активностью почвенной биоты. Поэтому выход азота в виде гумуса, подстилки, торфа из биологического круговорота в зоне широколиственных лесов значительно меньше.

Тропические леса занимают огромную территорию, около 40% всей Суши. Они получают больше 50% всей поступающей на землю энергии Солнца и достаточное количество влаги. Такие условия обеспечивают высокую биологическую активность почв тропических вечнозеленых лесов. В связи с этим биологический круговорот азота, так же как и других элементов, протекает особенно активно. Тропические леса создают самую большую среди биоценозов Суши биомассу, достигающую 170 тыс. т/км² (в среднем 50 тыс. т/км²). В таких лесах биологический цикл азота замкнут. Почти все количество азота, необходимое для питания огромной биомассы, содержится в самих растениях. Подстилки нет, весь опад быстро минерализуется и поглощается растениями круглый год. Несмотря на то, что на поверхность почвы в течение года поступает до 1500 т/га сухой массы растительных остатков, большая ее часть минерализуется почвенной биотой с высвобождением минерального азота, который захватывается корневой системой многоярусного дождевого леса и вновь вовлекается в биологический круговорот. Особенность влажных тропических лесов — захват многочисленными эпифитами азота, содержащегося в опадающих листьях, и вовлечение его в биологический круговорот. Таким образом, азот поступает в круговорот, не

достигая почвы. В результате почвы тропических лесов практически не содержат доступного для растений азота, так же как и других элементов минерального питания растений и являются бесплодными. Весь азот и минеральные элементы находятся в биомассе растений.

В растительных сообществах степей и пустынь происходит более интенсивный массообмен по сравнению с таковым растительности лесной зоны. Его интенсивность максимальна в луговых степях и постепенно уменьшается к югу. Величина биологического круговорота азота и зольных элементов в луговых степях больше, чем в лесных ценозах, несмотря на меньшую биомассу степных ценозов.

В луговых степях надземная биомасса ежегодно полностью отмирает и почти полностью возобновляется. В связи с этим ежегодный захват азота растительностью и его возврат в почву с опадом практически равны (16,1 т/км² в год). Почвы под луговой растительностью характеризуются высокой биологической активностью. Огромное количество беспозвоночных, бактерий и грибов быстро перерабатывают растительные остатки. Трансформация органических веществ растительных остатков происходит полностью и приводит к образованию труднорастворимых гуминовых кислот и гумина, содержание азота в которых составляет 3–6%. В этой форме азот на время выходит из биологического круговорота, накапливаясь в почве в течение сотен и тысяч лет, образуя самые плодородные земли — черноземы.

Ежегодный захват азота растительностью полукустарничковых пустынь в 3 раза меньше (1,8 т/км² в год), чем растительностью сухих степей (4,5 т/км² в год) и в 9 раз меньше, чем растительностью луговых степей. Однако ежегодный возврат в почву азота с опадом равен ежегодному его поглощению растениями.

Потоки азота с речным стоком. Особенности биологического круговорота азота тесно связаны с другими миграциями его масс и в первую очередь с речным стоком. Речные воды создают мощный поток азота с Суши в Океан, несмотря на значительный захват его корневыми системами растений. Речные воды несут простые и комплексные ионы NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , азот в молекулярной форме ($(\text{NH}_2)_2\text{SO}_4$, NH_4Cl , NaNO_3 и др.). Помимо этих соединений, большое количество азота выносят реки в Океан на коллоидных частицах (< 0,1 мкм), на высокодисперсных (< 1–2 мкм) и крупных взвешенных частицах (< 10 мкм). Реки, текущие среди устойчивых лес-

ных фитоценозов, обеднены минеральными соединениями азота, их перехватывают корни деревьев, кустарников и трав по берегам. В таких реках преобладают растворимые органические соединения азота

в составе водорастворимых гуминовых и фульвокислот, а также азот, адсорбированный на взвесьях и коллоидах. Концентрация NO_3^- в незагрязненных речных водах 1–3 мг/л. Вынос минерального азота с речным стоком в Океан равен приблизительно 9 млн т в год.

Концентрация растворенных органических азотсодержащих соединений в реках равна 7 мг/л. Годовой вынос азота в составе растворенного органического вещества равен приблизительно 9 млн т, в составе взвешенного вещества — 6 млн т. Суммарный вынос азота реками в Океан равен 24 млн т в год.

12.6. ОСОБЕННОСТИ ЦИКЛА АЗОТА В ОКЕАНЕ

В Океане азот присутствует в тех же формах, что и в реках: в виде растворимых ионов (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+), в составе растворенного и взвешенного органического вещества. Масса азота в форме растворимых ионов в Океане равна $685 \cdot 10^9$ т. Молекулярный азот содержится в океанической воде в концентрации 8–14 мг/л.

Азот не образует нерастворимых соединений и поэтому не выпадает в осадки на дно Океана. Однако в составе органических соединений этот элемент образует значительные накопления. Установлено, что ежегодно в осадки на дно Океана удаляется 10 млн т азота.

Биологический круговорот азота в океане (фотосинтез–деструкция) происходит значительно быстрее, чем на суше. Через фотосинтезирующие организмы планктона в океане проходят большие количества азота, так как жизненный цикл фотосинтетиков планктона короткий — от 2–3 дней у одноклеточных фототрофов до 3–5 месяцев у многоклеточных водорослей. Интенсивность круговорота азота фотосинтетиков планктона Океана почти в два раза превышает интенсивность биологического круговорота азота высших растений на Суше. Через систему биологического круговорота Океана в год проходит $6 \cdot 10^9$ т азота, в то время как в цикле высших растений на Суше — $3,4 \cdot 10^9$ т азота.

Азот атмосферы и азот Океана находятся в динамическом равновесии, так же как азот атмосферы и азот почвы. Поток азота атмо-

сфера–Океан–атмосфера менее мощный, по сравнению с потоком атмосфера–Суша–атмосфера. Биохимические циклы азота на Суше и в Океане уравновешены. Выходом азота из цикла в Океане является накопление органических остатков отмерших растений и животных на дне. Здесь они используются в качестве питательных субстратов, главным образом микробами, которые их разлагают. Ток донных осадков, содержащих 3–5% азота, зависит от химических характеристик воды и состава планктона. В осадках преобладают микробные процессы анаэробного разложения органических остатков, в результате чего накапливаются восстановленные соединения, которые высвобождаются в толщу воды.

Процессы, происходящие на Суше и в Океане в цикле азота, обуславливают постоянные перемещения его масс в биосфере (табл. 12.3).

Таблица 12.3. Миграция масс азота в биосфере

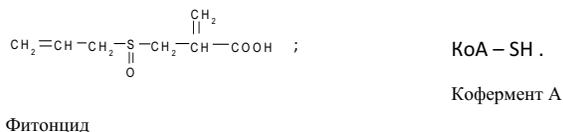
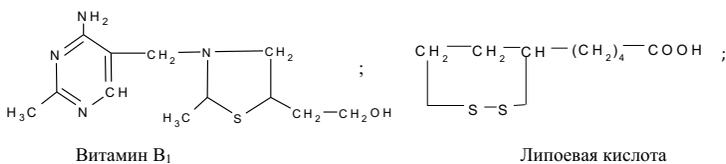
Процессы	Масса азота, ·10 ⁶ т в год
Суша	
Круговорот биомассы высших растений (фотосинтез–деструкция)	3400
Азотфиксация	170–200
Денинтрификация	190–200
Вымывание из атмосферы	50
Вынос с речными стоками	25–60
Дегазация из недр Земли	1–9
Океан	
Круговорот биомассы фотосинтезирующего планктона	6000
Азотфиксация	20
Денинтрификация	30
Вымывание из атмосферы	80
Удаление в осадки	1

Глава 13. ГЛОБАЛЬНЫЙ ЦИКЛ СЕРЫ

13.1. ФОРМЫ И РЕЗЕРВУАРЫ СЕРЫ В БИОСФЕРЕ

В различных сферах биосферы сера может находиться в твердом, жидком и газообразном состоянии. В атмосфере она представлена газообразными соединениями: SO_2 , SO_3 , H_2S , CS_2 . Гидросфера содержит SO_4^{2-} , HSO_4^- , HSO_3^- , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ и др. В литосфере сера находится в основном в виде сульфатов (SO_4^{2-}), сульфитов (SO_3^{2-}), сульфидов (S^{2-}). В почве она присутствует в виде неорганических соединений как окисленных (сульфаты, полиотионаты), так и восстановленных (сульфиды), а также в виде молекулярной серы. Также в педосфере много органических серосодержащих соединений, которые образуются при разложении остатков растений и животных: цистин, цистеин, метионин, тиоспирты, тиоэфиры, гетероциклические соединения (тиофен). Кроме этого, при деструкции органики (особенно белков) выделяется большое количество газообразных серосодержащих веществ.

Сера — обязательный компонент живых организмов. Она входит в состав белков, некоторых аминокислот (цистин, цистеин), витаминов, гликозидов, фитонцидов и коферментов:



Содержание серы в расчете на сухое вещество в среднем составляет: в растениях — 0,1–0,3%, в бактериях 0,3–0,5, в животных 0,4–1,5%. В организмах и органических веществах сера обычно находится в восстановленном состоянии в виде SH-групп.

Меньше всего серы присутствует в атмосфере (табл. 13.1). Это связано с тем, что газы, содержащие серу, при дегазации из недр Земли (извержения вулканов, вынос гидротерм, газовые струи) и прохождении через горные породы растворяются в подземных водах. В результате сероводород, активно реагируя с металлами, восстанавливает их до труднорастворимых сульфидов железа, меди и др. Двуокись серы (SO_2) связывается в сульфаты кальция, магния и др., которые так же плохо растворимы. Таким образом, газообразная сера переходит в труднорастворимые минералы и в атмосферу попадают ее незначительные количества. Так, сульфаты мигрируют в атмосферу с морскими брызгами в форме аэрозолей.

Практически все этапы цикла серы зависят от деятельности прокариот. Летучие метилированные сульфиды (метилмеркаптан, диметилсульфид и др.) образуются в основном в результате активности водорослей и прокариот. Более 50% общего выделения серы с поверхности Суши обусловлено деятельностью человека.

Таблица 13.1. Формы и резервуары серы в биосфере

Резервуар	Основные формы
Литосфера	FeS_2 , CaSO_4
Морские осадки	CaSO_4 , FeS_2 , FeS
Морская вода	SO_4^{2-}
Морская биота	S восстановленная
Почвенная и наземная биота	S восстановленная
Озера и реки	SO_4^{2-}
Атмосфера	OCS , SO_4^{2-} , SO_2 , ДМС, H_2S

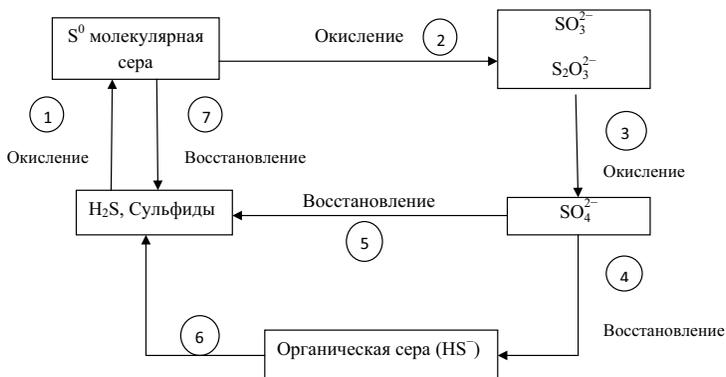
Основная масса серы находится в биосфере в осадочном слое литосферы и водах Океана. В гранитном слое земной коры серы меньше. Несоизмеримо меньше серы в почве и растительной биомассе Суши.

13.2. КРУГОВОРОТ СЕРЫ

Биогеохимический круговорот серы захватывает все сферы биосферы: атмосферу, гидросферу, педосферу, литосферу, живые организмы. В цикле серы микроорганизмы имеют первостепенное значение, обеспечивая его замкнутость.

Сера относится к элементам с переменной валентностью, что обеспечивает ее подвижность. В виде неорганических соединений сера бывает в окисленной форме (сульфаты, полисульфаты), восстановленной (сульфиды) и молекулярной, осуществляя активный окислительно-восстановительный цикл. В природе сера претерпевает разнообразные химические и биологические превращения, переходя из неорганических соединений в органические и обратно. Ее валентность при этом меняется в пределах от -2 до $+6$.

Цикл превращения серы включает окислительные и восстановительные звенья, а также превращение серы без изменения ее валентности (рисунок).



Окислительно-восстановительный цикл серы.
1–7 — последовательность реакций.

Окислительная часть круговорота серы состоит из стадий, которые в зависимости от условий могут протекать как чисто химически, так и с участием организмов, главным образом микроорганизмов. Восстановительная часть круговорота серы осуществляется преимущественно биологическим путем с доминирующей ролью прокариот. При этом происходит максимальное восстановление атома серы (-2) из состояния максимального окисления ($+6$). Однако не всегда этот процесс идет до конца, и в среде нередко обнаруживаются не полностью окисленные продукты: элементарная сера, полисульфаты, сульфит.

13.3. ПРОЦЕССЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ СЕРЫ

Растворимые сульфаты, присутствующие в почвенном растворе, используются в качестве источника серы и ассимилируются почти всеми растениями и микроорганизмами. Сульфат при ассимиляции восстанавливается:

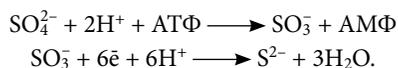


Восстановление сульфата обеспечивает включение серы в органические соединения, поскольку в живых организмах этот элемент встречается почти исключительно в восстановленной форме в виде сульфгидрильных ($-\text{SH}$) или дисульфидных ($-\text{S}-\text{S}-$) групп. В обоих случаях ассимилируется ровно столько питательных веществ, содержащих серу, сколько их необходимо для роста организма, поэтому никакие восстановленные продукты метаболизма серы не выделяются в окружающую среду. В результате биосинтеза, сера включается в основном в состав серусодержащих аминокислот: цистина, цистеина, метионина. Вовлечение сульфатов в состав серусодержащих органических веществ называется ассимиляционной сульфатредукцией.

При минерализации органических серусодержащих соединений (продуктов метаболизма живых существ, отмерших растительных и животных остатков) сера освобождается в неорганической восстановленной форме в виде H_2S . В этом принимают участие сапротрофные микроорганизмы, способные к аммонификации, в ходе которой серусодержащие белки и нуклеиновые кислоты разлагаются с образованием CO_2 , мочевины, органических кислот, аминов и, что важно для цикла серы, H_2S и меркаптанов (тиоспирты). Меркаптаны в аэробных условиях также окисляются с выделением H_2S . Разрушение белков микроорганизмами начинается как внеклеточный процесс. При этом белки гидролизуются протеолитическими экзоферментами до более мелких молекул, способных проникать внутрь клетки и расщепляться внутриклеточными протеазами до аминокислот, которые могут подвергаться дальнейшему расщеплению.

Следует отметить, что вышеописанные процессы вносят относительно небольшой вклад в поступление восстановленных соединений серы в ее круговорот. Образование сероводорода в биосфере

связывают в основном с деятельностью сульфатредуцирующих бактерий, имеющих большое значение для глобального круговорота серы. Сульфатредуцирующие бактерии осуществляют диссимиляционную сульфатредукцию, представляющую собой анаэробное дыхание, при котором сульфат служит конечным акцептором электронов (вместо кислорода) при окислении органических веществ или молекулярного водорода. Поэтому энергетический тип обмена у сульфатредуцирующих бактерий часто называют сульфатным дыханием. Схематически процесс восстановления сульфатов при диссимиляционной сульфатредукции можно представить следующим образом:



Ферментативная система, участвующая в восстановлении сульфата, состоит из двух частей: первая восстанавливает сульфат в сульфит в АТФ-зависимом процессе, а вторая восстанавливает сульфит в сульфид путем шестиэлектронного переноса. Именно последняя реакция, являясь диссимиляторной, снабжает клетку энергией.

Сульфатредуцирующие бактерии — преимущественно облигатные анаэробные прокариоты. Геохимическая роль сульфатредуцирующих бактерий чрезвычайно велика, поскольку благодаря их деятельности инертное соединение — сульфат — в анаэробной зоне в больших масштабах вовлекается в биологический круговорот серы.

Деятельность сульфатредуцирующих бактерий особенно заметна в иле на дне прудов и ручьев, в болотах и вдоль побережья моря. Так как концентрация сульфата в морской воде относительно высока, восстановление сульфата — важный фактор минерализации органического вещества на морских отмелях. Признаками такой минерализации служит запах H_2S и черный как смоль ил, в котором протекает этот процесс. Черный цвет ила обусловлен присутствием в нем больших количеств сульфида двухвалентного железа. Некоторые береговые области, где накопление органического вещества ведет к особенно интенсивному восстановлению сульфата, практически безжизненны из-за токсического действия H_2S .

Сульфатредуцирующие бактерии — это физиологическая, а не систематическая группа, так как к ним относятся бактерии из раз-

ных таксономических групп, способные осуществлять один физиологический процесс — анаэробное дыхание в присутствии сульфатов, например бактерии родов *Desulfovibrio* (вибрионы), *Desulfotomaculum* (спорообразующие палочки). Среди сульфатредуцирующих организмов обнаружены и археи. Сульфатредуцирующие бактерии могут осуществлять рост в результате восстановления не только сульфатов, но и тиосульфата, сульфита, элементарной серы и других соединений серы.

Сероводород может образовываться также при восстановлении элементарной серы. Известны два механизма образования сероводорода из молекулярной серы. В первом случае бактерии и археи используют серу как акцептор электронов при анаэробном дыхании (диссимиляционная сероредукция), в ходе которого синтезируется АТФ. Диссимиляционная сероредукция — это ферментативный процесс, осуществляемый как мезофильными, так и термофильными прокариотами. Во втором случае микроорганизмы (дрожжи и прокариоты) используют серу лишь для сброса электронов, освобождающихся при брожении. Такой сброс электронов не сопровождается синтезом АТФ.

Восстановление молекулярной серы в сероводород имеет большое значение именно для термофильных микроорганизмов, обитающих в гидротермах, где соединения серы имеют исходно вулканическое происхождение и элементарная сера является одной из наиболее значимых форм этого элемента. Биоценозы гидротерм представляют собой уникальные сообщества живых существ. Они образуются в основном прокариотами — бактериями и археями, которые способны развиваться при высоких температурах (от 45–50 до 100°C). Подавляющее большинство микроорганизмов, входящих в состав микробных сообществ гидротерм, не встречаются в других местах. Микробные сообщества гидротерм относят к наиболее древним биоценозам Земли.

13.4. ПРОЦЕССЫ ОКИСЛЕНИЯ ВОССТАНОВЛЕННЫХ СОЕДИНЕНИЙ СЕРЫ

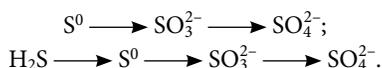
Окисление серы может происходить как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Для бактерий, окисляющих серу, субстратами служат H_2S , сульфиды металлов, тиосульфаты, политионаты, мо-

лекулярная сера и сульфит. В аэробных условиях окислительные процессы осуществляют хемоавтотрофные прокариоты — серные бесцветные бактерии и тионовые бактерии, архебактерии и некоторые типичные гетеротрофные бактерии. В анаэробных процессах участвуют фототрофные серные пурпурные и зеленые бактерии.

Серные бесцветные бактерии, окисляющие серу, относятся к родам *Thiobacterium*, *Thiospera*, *Thiobacillus*, *Sulfolobus* и др. Донором электронов для всех серных бактерий служит сероводород или недоокисленные соединения серы: S^{2-} , S^0 , $S_2O_3^{2-}$, FeS_2 , $S_4O_6^{2-}$ и др. Среди серных бактерий есть аэробы, денитрификаторы, автотрофы, гемолизогетеротрофы.

Бесцветные серные бактерии способны получать энергию в результате окисления восстановленных неорганических соединений серы. Конечным акцептором электронов может быть кислород. Некоторые серные бактерии развиваются в экстремальных условиях: pH 1–4, (ацидофилы), температура $> 95^\circ C$ (термофилы), концентрация NaCl — до 150 мг/л (галлофилы).

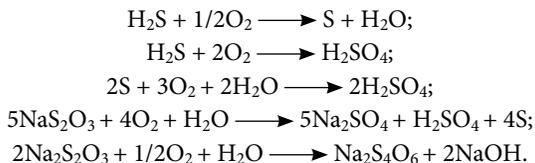
Тионовые бактерии (виды родов *Thiobacillus*, *Thiomicrospira*, *Sulfolobus*.) окисляют молекулярную серу и другие недоокисленные соединения до серной кислоты через сульфиты:



Промежуточный продукт окисления — молекулярная сера — всегда откладывается во внешнюю среду. В анаэробных условиях некоторые тионовые бактерии (*Thiobacillus denitrificans*) используют вместо O_2 нитраты, восстанавливая их до нитритов или N_2 . Представители рода *Sulfolobus* и *Thiobacillus ferrooxidans* способны окислять не только серу, но и двухвалентное железо (Fe^{2+}). Некоторые тионовые бактерии получают энергию благодаря окислению триоцианата (CNS^-), диметилсульфида (CH_3SCH_3) и сульфидов тяжелых металлов. Основное количество энергии тионовые бактерии получают в результате переноса в дыхательную цепь электронов, образующихся при окислении восстановленной серы. Конечным акцептором электронов в аэробных условиях выступает O_2 , а в анаэробных — кислород нитратов.

Фототрофные серные бактерии, окисляющие восстановленную серу, — фотолитоавтотрофы, которые осуществляют бескислород-

ный фотосинтез. Фототрофные серные бактерии окисляют соединения серы в следующих реакциях:



Известны две группы этих бактерий — пурпурные и зеленые.

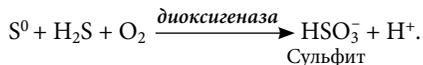
Для развития пурпурных бактерий необходимы свет, анаэробные условия, донор электронов — сульфид (H_2S) — и CO_2 как единственный источник углерода. Многие виды могут использовать молекулярную серу (S^0), сульфит (SO_3^{2-}), тиосульфат ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$), молекулярный водород. Пурпурные серные бактерии откладывают серу в виде капель внутри клетки. При дефиците H_2S они окисляют серу до H_2SO_4 .

Зеленые серобактерии делятся на две группы. Первая группа представлена строгими анаэробами, облигатными фототрофами. Донорами электронов им служит H_2S , молекулярная сера, $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$, H_2 . При окислении H_2S образуется молекулярная сера, которая выводится из клетки:



Вторая группа зеленых серобактерий может использовать некоторые, очень немногие, органические соединения: сахара, аминокислоты и органические кислоты в качестве дополнительного источника углерода. Органические соединения никогда не служат донорами электронов или основным источником углерода этим прокариотам. Большинство зеленых серных бактерий способно фиксировать атмосферный азот. Фототрофное окисление H_2S у зеленых и пурпурных бактерий сопряжено с ассимиляцией CO_2 в процессе бескислородного фотосинтеза.

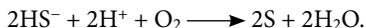
Восстановленные соединения серы подвергаются окислению архебактериями — термофильными бесцветными прокариотами родов *Sulfolobus* и *Acidianus*. Эти бактерии — факультативные хемолитотрофы. Археи также окисляют и молекулярную серу. Реакция может идти с образованием сульфита:



В других случаях образуются сульфит и сульфид:

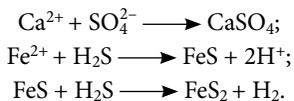


Сульфид при этом окисляется до молекулярной серы:



Большое количество серных бактерий обитает в донных отложениях, где они окисляют образующийся сероводород до сульфата. Вместо O_2 , которого в придонном слое почти нет, бактерии используют в качестве конечного акцептора электронов нитрат, присутствующий в морской воде.

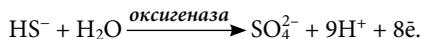
Много сульфидоокисляющих бактерий в зонах разломов земной коры, на дне Океана, где образуются гидротермальные венты — выходы теплой воды на больших глубинах. Эта вода выбрасывается в холодную морскую воду без смешивания. Из нее осаждаются соли железа и марганца в виде облаков черных частиц. Такие выходы называют «черными курильщиками». Температура в вентах колеблется от 2 до 350°C при высоком давлении. Здесь обитают необычные животные, которые могут существовать только на основе бактериальной хемосинтетической жизни, так как на этих глубинах царит полная темнота. В гидротермальных вентах соединения серы участвуют в реакциях:



Среди бактерий, осуществляющих эти процессы, доминируют окисляющие H_2S виды рода *Thiomicrospira*. Другие бактерии окисляют восстановленные соединения Fe, Mn и других металлов. Процессы происходят на глубине 2–3 км. Прокариоты, окисляющие сероводород, часто образуют симбиоз с различными животными. Так, двусторчатые моллюски содержат внутри жаберных клеток симбиотические бактерии, окисляющие H_2S . Моллюски питаются биомассой этих бактерий, достигая веса 800 г и длины 30 см. Сообщества животных и микроорганизмов в гидротермальных вентах вызыва-

ют огромный интерес, поскольку существуют на основе бактериальной хемосинтеза в полной темноте на океаническом дне.

Восстановленные соединения серы, которые находятся в отмершей массе растений и животных, а также в составе серосодержащих аминокислот, разлагаются при участии типичных гетеротрофов (роды *Bacillus*, *Pseudomonas* и др.):



В целом можно сказать, что за исключением ассимиляционной сульфатредукции почти все этапы цикла серы зависят от активности прокариот. В анаэробных условиях происходит восстановление сульфата до сероводорода. Окисление сероводорода осуществляют в отсутствие кислорода фототрофные и нитратредуцирующие бактерии, в присутствии кислорода — аэробные сульфидокисляющие бактерии. Некоторые фототрофные бактерии образуют молекулярную серу, которая может подвергаться восстановлению до сероводорода или окислению до сульфата. Летучие метилированные сульфиды (метилмеркаптан, диметилсульфид и др.) образуются в результате активности водорослей и прокариот.

13.5. ПОТОКИ СЕРЫ В БИОСФЕРЕ

Основная масса серы находится в воде, литосфере, донных отложениях. Выделение биосферой биогенных газов серы составляет $210 \cdot 10^9$ т/год. Благодаря образованию газов из твердых соединений серы при участии микроорганизмов существует обмен этого элемента между тропосферой и педосферой, тропосферой и Океаном (табл. 13.2).

В атмосферу поступают газообразные соединения серы из педосферы и Океана. Наибольшее количество газов мигрирует из океанических вод. Газообразные соединения серы, выделенные почвенными бактериями, частично потребляются растениями, но основное их количество поступает в атмосферу. Помимо этого в атмосферу мигрирует сероводород, выделяющийся в результате вулканической деятельности. Техническая эмиссия серы в воздушную среду количественно сопоставима с поступлением биогенных газов. Концентрация в атмосфере H_2S , SO_2 , SO_3 и других сернистых газов невелика

Таблица 13.2. Миграция масс серы в биосфере

Процессы массообмена	Масса серы, $\cdot 10^9$ т/г.
Мировая Суша	
Биологический круговорот	590
Массообмен между Сушей и тропосферой:	
выделение педосферой биогенных газов в тропосферу;	210
вымывание из тропосферы окисленных газообразных соединений	230
Вынос с речным стоком:	
растворенных неорганических ионов;	162
растворенного органического вещества;	2
взвешенного органического вещества	1
Перенос ионов $[\text{SO}_4]^{2-}$ с воздушными массами морского происхождения на Сушу	22
Океан	
Круговорот фотосинтетиков планктона	1320
Выделение газообразных соединений серы в тропосферу	310
Вымывание из тропосферы водорастворимых окисленных газообразных соединений	290
Удаление в осадки:	
серы сульфидов;	100
серы сульфатов	30
Техногенный вклад в миграцию масс	
Техническая эмиссия в тропосферу	110
Жидкие промышленные и бытовые стоки	60

и составляет всего $2 \cdot 10^{-8}\%$. Это связано с тем, что сера активно связывается в земной коре, гидросфере и живом веществе.

В атмосфере восстановленные сернистые газы окисляются кислородом с образованием сульфатов, которые вымываются с дождями на Сушу и в Океан и включаются в глобальный круговорот. В таких биогеоценозах, как лиманы, поймы рек, прибрежные зоны морей и океанов, рисовые чеки, гидроморфные почвы и другие переувлажненные и заболоченные места, сульфатвосстанавливающие бактерии трансформируют сульфат в H_2S . Сероводород растворяется в воде и реагирует с находящимися в растворе металлами. В результате образуются труднорастворимые сульфиды (FeS , FeS_2 , CuS и др.), которые надолго связывают большие массы серы в осадках морей и океанов.

В целом можно утверждать, что потоки серы Суша–атмосфера–Суша практически уравновешены, как и потоки Океан–атмосфера–Океан.

В глобальном цикле серы отчетливо выражена его незамкнутость в связи с выделением больших масс серы из круговорота в виде сульфидов и сульфатов. Сера постоянно выводится из биогеохимического цикла либо в форме труднорастворимых сульфатов Ca, Mg, либо в виде сульфидов. В связи с этим ее много накопилось в осадочной оболочке земной коры: сульфатной — $5,2 \cdot 10^{15}$ т, сульфидной — $4,1 \cdot 10^{15}$ т.

Глава 14. ГЛОБАЛЬНЫЙ ЦИКЛ ФОСФОРА

Фосфор является конституционным элементом всех живых тканей и играет важную роль в обмене веществ у растений и животных. Без фосфора невозможен азотный и углеводный обмен. Соединения фосфора в живых организмах разнообразны.

Фосфор — носитель энергии в синтезе клеточных протеинов, углеводном метаболизме, образовании различных полисахаридов. Обмен нуклеиновых кислот, биосинтез белков, углеводов, липидов осуществляется с участием нуклеотидов, к которым относятся аденозинмонофосфорная (АМФ), аденозиндифосфорная (АДФ), аденозинтрифосфорная (АТФ) кислоты.

Важной группой органических соединений фосфора выступают коферментные системы, осуществляющие преобразование веществ и энергии в процессе дыхания и фотосинтеза: НАД и НАДФ — флуксофенилпиримидиндинуклеотиды, а также коэнзим А (КоА), тиаминпирофосфат и др. С их участием идут практически все реакции в цикле гликолиза, реакции карбоксилирования, образование пептидных связей.

Фосфор непосредственно связан с образованием нервной ткани у животных, его недостаток снижает умственную деятельность.

Из почвы растения и микроорганизмы потребляют в основном соли ортофосфорной кислоты — в корень и клетку бактерий поступает только анион PO_4^{2-} . Проникая в растения и бактерии, фосфор образует различные органические соединения: фитин, кефалин, лецитин и др. Этот элемент входит также в состав нуклеиновых кислот и нуклеотидов. Первым этапом метаболизма многих веществ является их фосфорилирование.

14.1. РЕЗЕРВУАРЫ И ФОРМЫ ФОСФОРА В БИОСФЕРЕ

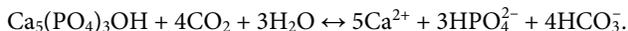
В природных средах фосфор существует исключительно в форме фосфата, т. е. имеет степень окисления +5.

Основные запасы фосфора сосредоточены в осадочных породах (табл. 14.1). Известно около 200 минералов, в состав которых входит фосфор, однако наибольшие его количества встречаются в виде нескольких ископаемых: апатитов, например $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$, $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{Cl}$, $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$, фосфоритов $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, фосфатов FePO_4 , AlPO_4 . В ми-

Таблица 14.1. Резервуары фосфора в биосфере и земной коре

Резервуары	Масса фосфора, ·10 ⁹ т
Биомасса растительности	5,00
Органическое вещество педосферы	7,00
Биомасса фотосинтетиков	0,04
Растворенные формы	120,0
Земная кора:	
осадочная оболочка;	1311000
гранитный слой	5768000

нералах фосфора содержится значительное количество тяжелых металлов (Cr, Cd, Hg, Pb, U), что связано с изоморфным замещением главных ионов природных минералов фосфора (Ca²⁺, Al³⁺, Fe²⁺, Fe³⁺) катионами следовых элементов. Поэтому выветривание фосфатных минералов сопровождается высвобождением этих токсичных элементов. Одна из реакций химического выветривания фосфора из апатитов происходит следующим образом:



В почве фосфор находится в составе первичных минералов, таких как фосфаты кальция, железа, алюминия и др.; в органической форме в составе фитина, нуклеиновых кислот, нуклеотидов, лецитина. В органические соединения этот элемент входит в окисленной форме. Ни растения, ни микроорганизмы фосфор не восстанавливают. Большинство соединений фосфора, участвующих в биогеохимическом цикле, образовались при выветривании фосфорсодержащих минералов.

В почве фосфор входит в состав гумуса, где его содержание колеблется от 0,10 до 0,3%. В кислых подзолистых почвах фосфор находится в основном в труднорастворимой форме фосфатов железа и алюминия (Fe₂(PO₄)₃, FePO₄, AlPO₄, Al₂(PO₄)₃), среднерастворимых фосфатов кальция и магния (Ca₃(PO₄)₂, Mg₃(PO₄)₂). В болотах или болотных почвах при некотором повышении pH и наличии PO₄³⁻ и Fe²⁺ выпадает минерал вивианит Fe₃(PO₄)₂ · 8 H₂O.

Самые подвижные формы фосфора — фосфаты одновалентных катионов: K₃PO₄, KHPО₄ и др. Для сульфидных месторождений характерно наличие таких соединений, как пироморфит [Pb₅(PO₄)₃Cl]

и отенит $[\text{Ca}(\text{UO}_2)_2(\text{PO}_4)_2 \cdot 8 \text{H}_2\text{O}]$. В кислых средах фосфор может образовывать хелатно-органоминеральные комплексы и увеличивать свою подвижность. Известны комплексообразования фосфора с нуклеотидами, нуклеиновыми кислотами, специфическими гумусовыми кислотами почв.

Вторым по значимости резервуаром фосфора является Мировой океан. В результате таяния ледников в Океан поступает около $1,5 \cdot 10^9$ т Р/год, с подземным стоком — $0,1 \cdot 10^9$ т Р/год, с атмосферными осадками — $1,7 \cdot 10^9$ т Р/год, в результате разрушения берегов — $0,4 \cdot 10^9$ т Р/год, благодаря вулканической активности на континентах — $3,3 \cdot 10^9$ т Р/год. Однако в настоящее время подавляющее количество фосфора — около $25 \cdot 10^9$ т/год — мигрирует в Океан с континентальным речным стоком. В водах Мирового океана содержание фосфора варьирует от 1 до 300 мкг/л; среднее содержание составляет около 70 мкг/л. Неорганический фосфор (около 90% от общего содержания) представлен в основном гидрофосфатами HPO_4^{2-} . На органические формы фосфора приходится около 10%. Больше всего соединений фосфора находится в глубинных слоях Океана (до 1–2 км), куда не проникает солнечный свет и где не может происходить усвоение этого элемента водорослями.

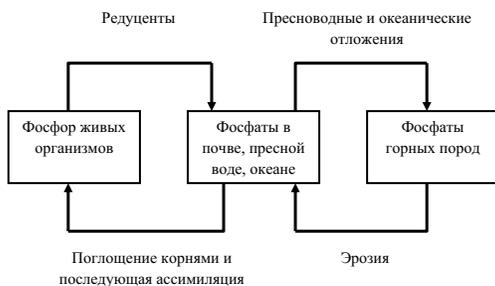
В речных водах фосфор находится в составе неорганических и органических растворенных и взвешенных веществ. Средняя концентрация растворенного минерального и общего фосфора в водах некрупных и крупных рек составляет 31 и 95 мкг/л, соответственно для малых рек — 38 и 108 мкг/л. В речных взвесах среднее содержание фосфора оценивается в 0,07–0,11%. Следует отметить, что фосфор в составе взвешенных частиц состоит из двух фракций. В составе частиц горных пород фосфор геохимически инертен, тогда как фосфор, связанный с органическим веществом и гидроксидами железа, геохимически реакционно-активен и вовлекается в различные процессы, являясь основным резервом для биологического круговорота.

В составе биоты континентов содержится не менее $3000 \cdot 10^9$ т фосфора. В наибольшей степени он связан в биомассе живых организмов по сравнению с другими элементами земной коры. В клетках прокариот содержится 0,5% фосфора в пересчете на сухое вещество. Некоторые организмы, например грибы, содержат 1,5% фосфора в пересчете на живую массу. В растительных тканях этот элемент

присутствует в форме кислых и средних солей фосфорной кислоты: NaH_2PO_4 , Na_3PO_4 , Na_2HPO_4 , $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, CaHPO_4 , $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, KH_2PO_4 , K_2HPO_4 , K_3PO_4 . В скелете высших животных содержание $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ составляет 60%. Раковины некоторых брахиопод (роды *Zingula*, *Obolus*) состоят на 100% из фосфата кальция. Богаты фосфором скелеты рыб и их чешуя.

14.2. КРУГОВОРОТ ФОСФОРА

Круговорот фосфора в природе очень отличается от биогеохимических круговоротов углерода, кислорода, азота и серы, так как газовая форма соединений фосфора (например, PH_3) практически не участвует в биогеохимическом цикле, т. е. фосфор к накоплению в атмосфере вообще не способен. Поэтому роль «резервуара» фосфора, из которого этот элемент извлекается и используется в биологическом круговороте, играет литосфера (рисунок).



Круговорот фосфора в биосфере.
Объяснение в тексте.

Фосфор в литосфере содержится в форме фосфатных соединений (солей фосфорной кислоты). Основная доля среди них приходится на фосфат кальция — апатит. Фосфатные соединения способны растворяться в воде, и фосфор в составе иона PO_4^{3-} может мигрировать в водных растворах. Из них фосфор и усваивается растениями. Для растений наиболее доступным является фосфор неспецифических органических соединений и гумуса, и именно он играет главную роль в локальном биологическом цикле фосфора. Животные являются еще большими концентраторами фосфора, чем растения.

Многие из них накапливают фосфор в составе тканей мозга, скелета, панцирей. Есть несколько способов усвоения фосфора организмами-консументами: 1) прямое усвоение из растений в процессе питания; 2) водные организмы-фильтраторы извлекают фосфор из органических взвесей; 3) органические соединения фосфора усваиваются организмами-илоедами при переработке ими биогенных илов.

Возврат фосфора в окружающую среду происходит при разложении органического вещества (мортмассы растений, животных и микроорганизмов). Но возврат этот оказывается далеко не полным. В целом для соединений фосфора характерна тенденция выноса в форме водных растворов и взвесей в конечные водоемы стока, в наибольшей мере — в Океан, где он и накапливается в составе осадочных отложений различного генезиса. Вновь вернуться в экзогенный круговорот эта часть фосфора может только в результате тектонических процессов, растягивающихся на сотни миллионов лет.

В естественных условиях сохранение баланса обеспечивается сравнительно слабой подвижностью соединений фосфора, в результате чего фосфор, извлеченный растениями из почвы, большей частью возвращается в нее в процессе разложения органического вещества.

В почвах и породах фосфор достаточно легко фиксируется. Фиксаторами фосфора являются гидроксиды железа, марганца, алюминия, глинистые минералы (особенно, минералы группы каолинита). Однако фиксированный фосфор может быть на 40–50% десорбирован и использован растениями. Этот процесс зависит от рН и Eh среды. Повышенная кислотность, образование угольной кислоты способствуют десорбции фосфора, усилению миграции фосфорных соединений. В восстановительной среде образуются соединения фосфора с двухвалентным железом, что также способствует выносу фосфора из почвы. Миграция фосфора возможна и в результате водной и ветровой эрозии. Поэтому биогеохимический цикл фосфора значительно менее замкнут и менее обратим, чем циклы углерода и азота, а загрязнение фосфором окружающей среды особенно опасно.

При интенсивной сельскохозяйственной эксплуатации земель потери фосфора в ландшафте становятся практически необратимыми. Компенсация возможна только благодаря применению фосфорных удобрений. Известно, что фосфорные удобрения — важное

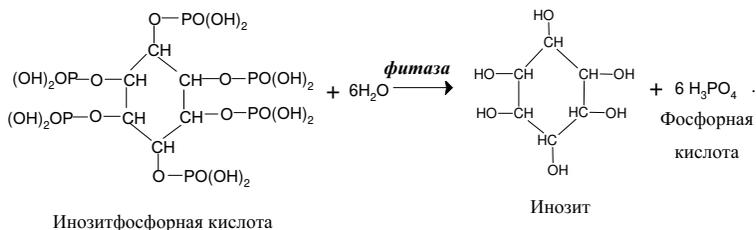
и необходимое звено в получении высоких урожаев сельскохозяйственных культур. Однако все известные запасы месторождений фосфатов ограничены и, по предсказаниям ученых, могут истощиться уже в ближайшие 75–100 лет. В то же время, вредные соединения фосфатов в последнее время становятся одним из важнейших факторов загрязнения речных и озерных вод.

14.3. МИНЕРАЛИЗАЦИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ ФОСФОРА

Возврат фосфора во внешнюю среду происходит при минерализации органических веществ, синтезированных живыми организмами. Подавляющая часть процессов деструкции протекает в почве под действием микроорганизмов-гидролитиков.

Органические соединения фосфора разлагаются бактериями родов *Pseudomonas*, *Bacillus*, грибами *Aspergillus*, *Phizopus*, актиномицетами и другими гетеротрофами.

Фитин (соль инозитфосфорной кислоты) разлагается под действием микробных ферментов — фитаз. При этом от фитина отщепляется шесть молекул H_3PO_4 и инозит:



Лецитины и другие фосфолипиды (сложные эфиры глицерина и фосфорной кислоты) входят в состав цитоплазматических мембран клеток. Лецитины расщепляются при участии внеклеточных ферментов фосфолипаз.

Фосфорные эфиры сахаров расщепляются фосфатазами, все почвенные микроорганизмы продуцируют их, выделяя вне клетки или на ее поверхность.

Нуклеиновые кислоты, содержащие остатки фосфорной кислоты, разлагаются при участии нуклеаз последовательно: сначала от-

щепляется остаток фосфорной кислоты, затем сахар (рибоза или дезоксирибоза) и последними минерализуются азотистые основания (цитозин, урацил, тимин) и пуриновые основания (аденин и гуанин).

Высвободившиеся при минерализации органических соединений анионы PO_4^{3-} или HPO_4^{2-} , H_2PO_4^- ассимилируются растениями и микроорганизмами. Ассимиляция фосфора происходит без его восстановления. В большинстве случаев переносчиком фосфора в клетку служит АТФ, которая выполняет также функцию универсального энергетического донора.

14.4. МОБИЛИЗАЦИЯ НЕОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ ФОСФОРА

Апатиты, оксиапатиты, фосфориты, фосфаты железа, алюминия, кальция, магния относятся к нерастворимым или малорастворимым соединениям фосфора. Многие организмы могут переводить нерастворимые соединения фосфора в растворимое состояние. Мобилизация неорганических соединений фосфора осуществляется под действием кислот, которые выделяют бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, лишайники и корневые системы растений. В почве в растворении фосфатов участвует CO_2 , выделяющийся при дыхании биоты или в других минерализационных процессах. В почвенном растворе диоксид углерода переходит в угольную кислоту, которая растворяет малорастворимый или совсем нерастворимый в воде фосфат, как, например, фосфат железа или алюминия:



Мобилизация неорганических соединений фосфора может происходить под действием органических кислот, которые накапливаются в результате анаэробных брожений или аэробных неполных окислений органических соединений. Много органических кислот продуцируют лишайники. Микоризные грибы — симбионты растений, выделяют органические кислоты, способные растворять нерастворимые в воде фосфаты, входящие в состав различных минералов, увеличивая не только потребление фосфора растениями, но и сток его в гидрографическую сеть, а затем в Океан.

Наиболее легко мобилизуются фосфаты кальция и магния, труднее — алюминия, еще труднее — фосфаты железа. Растворимые фосфаты (PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-) быстро поглощаются растениями и микроорганизмами, другая часть фиксируется в почве и небольшое количество подвергается внутрпочвенному или поверхностному стоку. Вынос фосфора в моря и океаны — однонаправленный. Возвращение фосфора из Океана на Сушу практически не происходит.

14.5. ВЫВЕДЕНИЕ МАСС ФОСФОРА В ОСАДОЧНЫЕ ТОЛЩИ ОКЕАНА

Особенностью глобального цикла фосфора является отсутствие потоков, возвращающих элемент на Сушу, если не считать добычу рыбы и других морских животных, в которых содержится фосфор. Поток фосфора в Океан осуществляется посредством речного стока и составляет до $23 \cdot 10^6$ т в год (табл. 14.2). Кроме его растворимых форм реки несут в Океан этот элемент в виде дисперсного органического вещества и минеральных взвесей. Это основной резерв для биологического круговорота фосфора в водной среде. В Океане фосфор осаждается главным образом в виде $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ и FePO_4 . На дне в восстановительных условиях железо осаждается в виде сульфидов:



Морские птицы, питающиеся рыбой, возвращают незначительное количество фосфора в прибрежные районы с гуано. Ничтожно мал и обратный поток фосфора с моря на Сушу в составе аэрозолей, например с морскими брызгами. Это количество фосфора совершенно несопоставимо с тем, которое выносится реками. В целом на континентах запасы этого биогенного элемента постепенно уменьшаются.

Закрепление масс фосфора в осадочных толщах Океана составляет примерно более двух миллионов т/год. Постоянное осаждение фосфора в Океане выводит его из биогеохимического круговорота. Поэтому единственный источник, из которого фосфор поступает в биогеохимические циклы на Суше, — выветривающиеся горные породы.

Выведение фосфора из Океана может происходить только при поступлении в зону гипергенеза осадочных пород, в которых был аккумулирован элемент. Это происходит не часто, через многие миллионы лет, когда имеют место различные тектонические процессы (например, трансгрессия–регрессия моря), во время которых обогащенные фосфором осадочные породы попадают в зону выветривания.

Таблица 14.2. Миграция масс фосфора в биосфере

Процессы массообмена	Масса фосфора, $\cdot 10^6$ т/г.
Мировая Суша	
Биологический круговорот	345
Вынос с речным стоком:	
растворимых неорганических ионов;	1,0
растворимого органического вещества;	2,0
минеральной взвеси	21,0
Океан	
Круговорот фотосинтезирующего планктона	1210

Фосфор, так же как азот и сера, значительно активнее вовлекается в биологический круговорот в Океане, чем на Суше. В морских экосистемах он многократно захватывается живыми организмами и задерживается ими в фотическом слое. Значительная часть потока мелкодисперсного органического материала (фрагменты тканей погибших водорослей и животных) не достигает океанского дна. Оседающие частицы заселяются микроорганизмами, которые быстро разрушают их и таким образом возвращают в биотический круговорот биофильные элементы, в том числе фосфор. В составе осадков ежегодно из океанской воды удаляется $2\text{--}10 \cdot 10^9$ т фосфора (некоторая часть его может возвращаться из них обратно в воду).

Перенос фосфора в атмосфере практически не влияет на общую картину глобального круговорота этого элемента. Потеря фосфора Сушей и водами Океана компенсируется только продолжающимся выветриванием осадочных пород в зоне гипергенеза.

По оценкам ученых, в доисторические времена в обмен между почвой и организмами вовлекалось около $350 \cdot 10^9$ т фосфора в год. Предполагают, что в результате хозяйственной деятельности человека эти потоки уменьшились примерно на $5 \cdot 10^9$ т/г. Кроме того, со-

временный речной сток различных форм фосфора стал в 1,5–2 раза выше доисторического. К таким последствиям привели вырубка лесов и эрозия почв.

Сельское хозяйство нарушает обмен фосфора между почвой и биотой, поскольку урожай увозят от тех мест, где он был выращен, в результате чего фосфор, вынесенный с урожаем, не возвращается в почву. Постепенно почвы агроценоза обедняются этим элементом до уровня, который не обеспечивает потребности возделываемых растений. Это приводит к необходимости применения фосфорных удобрений, значительная часть которых не усваивается растениями и выносится с поверхностным стоком.

Помимо этого, большое количество фосфора со сточными водами городов поступает в реки и озера. Результаты воздействия человека на биотические компоненты цикла фосфора иллюстрируют следующие данные: среднее содержание общего фосфора в лесных реках составляет 28 мкг/л, в реках сельскохозяйственных районов — 250 мкг/л, в реках городских районов — до 1500 мкг/л. В итоге наблюдается «фосфатизация» Суши, но процесс этот проявляется крайне неравномерно. Показано, что увеличивается содержание фосфора в окружающей среде больших городов. Напротив, страны, активно экспортирующие органические продукты и не применяющие фосфорных удобрений, теряют запасы фосфора в своих почвах.

Глава 15. ГЛОБАЛЬНЫЙ ЦИКЛ КАЛЬЦИЯ

Кальций — необходимый элемент всех органов и тканей живых организмов. Он входит в состав почти всех компонентов клетки — ядра, митохондрий, рибосом, пластид, цитоплазматических мембран, вакуолей и клеточной стенки. Недостаток кальция в клетках приводит к их гибели. В клетке кальций выполняет связующую роль между отдельными участками молекул или целыми макромолекулами. Этот элемент играет большую роль в регуляции активности ряда ферментов: липаз, фосфатаз, НАДФ-оксидаз, поддерживает структуру их молекул. Пектаты кальция представляют основу межклеточного вещества. Кальций необходим для избирательного поглощения ионов клетками корней растений, влияет на изменение проницаемости мембран и их регулируемую функцию. Кроме того, этот элемент участвует в окислительном и фотосинтетическом фосфорилировании, в синтезе белковых веществ, влияет на интенсивность обмена углеводов и жиров.

Кальций играет важную роль в процессах почвообразования. Он входит в состав почвенно-поглощающего комплекса, участвует в обменных реакциях почвенного раствора, обуславливая буферную способность почв в кислом интервале среды. Гуматы кальция в значительной степени обуславливают формирование структуры почвы. Кроме того, кальций активно участвует в процессах осаждения полуторных окислов, марганца, нередко образуя конкреции совместно с этими элементами и кремнеземом. В почвах кислого ряда, характеризующихся значительным проявлением процесса выщелачивания, наблюдается биогенное накопление кальция в подстилке и аккумулятивных поверхностных горизонтах почв.

Кальций входит в группу элементов-биофилов. Поэтому он активно участвует в биологическом круговороте, масштабы его вовлечения в который значительно варьируют в разных природных зонах.

15.1. РЕЗЕРВУАРЫ И ПОТОКИ КАЛЬЦИЯ В БИОСФЕРЕ

Кальций относится к главным элементам земной коры, составляя 3,6% от ее массы. Содержание этого элемента уменьшается от глубин к гранитному слою литосферы. В базальтовом слое средняя концентрация кальция — 5,8%, в гранитном слое — 2,7%. Масса кальция в осадочном слое континентальной коры равна $272,8 \cdot 10^{15}$ т, в гранит-

ном слое — $222,8 \cdot 10^{15}$ т (табл. 15.1). В связи с высоким содержанием в земной коре кальций входит в состав многочисленных минералов (385 видов), половину которых составляют силикаты. Например: карбонаты — кальцит, арагонит, доломит; сульфаты — ангидрит, гипс; галоиды — флюорит; фосфаты — апатит; силикаты — гранаты, пироксены, амфиболы, эпидот, плагиоклазы, цеолиты.

Таблица 15.1. Резервуары кальция в биосфере и земной коре

Резервуары	Масса кальция, т
Суша	
Биомасса живого вещества	$(22-45) \cdot 10^9$
Органическое вещество педосферы	$25 \cdot 10^9$
Океан	
Фотосинтетики	$34 \cdot 10^6$
Растворимое органическое вещество	$20 \cdot 10^9$
Растворенные катионы кальция	$559 \cdot 10^{12}$
Земная кора	
Осадочный слой	272,8-1015
Гранитный слой	$222,8 \cdot 10^{15}$

Другим резервуаром кальция в биосфере является почва, куда этот элемент поступает в результате разрушения горных пород. Среднее содержание кальция в почвах — 0,5–3%. Здесь он находится в составе первичных и вторичных минералов: кальцита, глинистых минералов и др. Кальций может в почвах связываться со специфическими гумусовыми кислотами и входит в состав простых солей: CaSO_4 , CaCl_2 , CaHPO_4 , $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, CaCO_3 , $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ и др. В органическом веществе почвы масса этого элемента составляет примерно $25 \cdot 10^9$ т.

Наибольшее количество растворимых катионов кальция содержится в Океане в связи с динамическим равновесием между CO_2 атмосферы и анионами бикарбоната и карбоната кальция. Это количество кальция на четыре порядка больше, чем в органическом веществе биосферы. Значительно содержание кальция в морской воде — 408 мг/л, а его общие запасы в морских водах составляют $559 \cdot 10^{12}$ т. Это в 30 раз больше, чем сносится в Океан с речным стоком. По-видимому, остальной кальций вымывается из наземных ландшафтов и также сносится в Океан. В Океане кальций поглощается планктоном и осаждается на дно. За геологическое время на дне Океана накопились значительные массы известняков, доломитов, мрамора и других кальцийсодержащих пород.

Содержание кальция в растительных организмах колеблется в пределах от 0,1 до 5%. В организмах животных кальция накапливается больше, поскольку этот элемент входит в состав массивных карбонатных скелетов и раковин. Масса кальция, содержащаяся в живом веществе Суши, равна $(22-45)^9 \cdot 10$ т. Это количество на три порядка больше количества кальция, находящегося в биомассе фотосинтетиков океана (34^6 т).

В природе кальций ведет себя как химически активный металл. Он легко окисляется с образованием CaO , в геохимических процессах выступает как двухзарядный катион Ca^{+2} . Кальций обладает относительно высокой миграционной способностью, во многом определяемой особенностями климата.

В глобальном массообмене кальция основное значение имеют биологический круговорот и водная миграция ионов в системе атмосфера–Суша–Океан (табл. 15.2). В процессе выветривания горных пород в первую очередь разрушаются кальциевые силикаты, и кальций интенсивно мигрирует в форме Ca^{2+} , включаясь в потоки к Океану.

Таблица 15.2. Основные потоки кальция в биосфере

Потоки	Масса кальция, $\cdot 10^9$ т/г.
Биологический круговорот на Суше	22–45
В педосфере	15,0
Биологический круговорот в Океане	0,034
Речной сток:	
в неорганических соединениях;	0,484
в твердых стоках	0,471
Ветровой перенос	0,048
Выпадения:	
над Океаном;	0,19
над Сушей	0,20
Перенос с Океана на Сушу	0,02

Частично высвободившийся из пород кальций мигрирует в почву, откуда с помощью корневой системы растений поступает сначала в ткани растений, а затем поглощается животными-консументами. Минерализация экскрементов и остатков живых организмов позволяет кальцию возвратиться в почву. Часть минерализованного кальция повторно включается в почву в биогенный круговорот, однако значительное количество этого элемента выносится с речным стоком

в Океан в виде взвесей карбонатов, сульфатов и бикарбоната в растворенном состоянии. Таким образом, ежегодно в Океан сбрасывается с континента около 5-108 т кальция. Поступая в воды, карбонат кальция довольно быстро растворяется и образует бикарбонат кальция:



Бикарбонат кальция обладает большой растворимостью и интенсивно включается в биологические циклы растений и микроорганизмов. Миграция кальция в Океане с участием живых организмов — наиболее важное звено в его круговороте. Живые организмы Океана концентрируют кальций в виде арагонита и кальцита. Арагонит, однако, неустойчив и со временем переходит в кальцит. В некоторых раковинах двустворчатых моллюсков встречаются кристаллы кальцита длиной более 7 см, в тропических морях обитают морские ежи, имеющие длинные иглы из кальцита. После гибели этих организмов их скелеты из углекислого кальция образуют осадки на дне морей. Помимо биогенного, осаждение кальция может иметь и хемогенное происхождение. Так, в аридном климате кальций легко выпадает из растворов в виде карбонатов, формируя толщи хемогенных карбонатных пород. Со временем происходит метаморфизация кальцийсодержащих осадков, в результате чего формируется порода — известняк. При регрессии моря известняк обнажается, оказывается на суше и начинается процесс его разрушения.

Значительная часть кальция мигрирует из океана на Сушу через атмосферу. В осадках, образующихся в течение года над Мировым океаном, содержится $164 \cdot 10^6$ т кальция, а общая его масса, поступающая на протяжении года из океана в атмосферу, составляет около $197 \cdot 10^6$ т. Примерно $22 \cdot 10^6$ т переносится с океаническими воздушными массами на Сушу, а остальной кальций вновь возвращаются в Океан. В осадках, выпадающих на протяжении года на поверхность Мировой суши, содержится $339 \cdot 10^6$ т этого элемента. Таким образом, общая масса кальция, участвующая в годовом обмене Суша–атмосфера, составляет $407 \cdot 10^6$ т.

Масса вовлеченного в годовой биологический круговорот кальция составляет $3,4 \cdot 10^9$ т/г. С континентальным стоком кальций выносится в форме катионов Ca^{2+} несколько более $0,5 \cdot 10^9$ т/г. Меньшее его количество удаляется с твердым стоком — $0,471 \cdot 10^9$ т/г.

Глава 16. ЦИКЛ ЖЕЛЕЗА В БИОСФЕРЕ

Железо входит в состав живых клеток всех организмов. Это необходимый компонент многих ферментов: нитратредуктазы, нитрогеназы, цитохромоксидазы, пероксидазы, каталазы и др. Двухвалентное железо входит в состав гемма, который представляет собой основу для образования гемоглобина и ряда дыхательных ферментов. Будучи компонентом определенных ферментов, этот элемент активизирует жизнедеятельность организма, принимая участие в таких процессах, как синтез углеводов, жирных и нуклеиновых кислот, гликогена, хлорофилла. Железо в ферментах в миллионы раз активнее неорганического: 1 мг железа в ферментах эквивалентен по каталитическому действию 10 т неорганического железа. Большая роль принадлежит железу в синтезе витаминов, хлоропластов, в восстановительных реакциях цикла Кальвина. Железо участвует практически во всех окислительно-восстановительных процессах благодаря окислению двухвалентного железа в трехвалентное и, наоборот, восстановлению трехвалентного железа в двухвалентное.

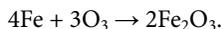
16.1. ФОРМЫ И РЕЗЕРВУАРЫ ЖЕЛЕЗА В БИОСФЕРЕ

Масса железа в литосфере составляет 4,65%, следовательно этот элемент занимает второе место среди металлов (после алюминия) по количеству. Накапливаясь в осадочных породах, железо образует около 300 минералов. В земной коре этот элемент содержится в значительном количестве в гранитах, диоритах, габбро, а также в песчаниках, шифере и других осадочных породах. В кристаллических породах оно входит в состав силикатов, а в осадочных — в состав силикатов и карбонатов (сидерит, железный шпат). Широко распространены также сульфиды железа (пирит, мирказит). Поверхностные слои земной коры содержат 3,39% FeO и 2,69% Fe₂O₃, т. е. окиси железа в земной коре больше, чем окиси.

В почве в аэробных условиях железо может присутствовать в форме гидроксида — Fe(OH)₃, карбоната — Fe₂(CO₃)₃, магнетита — Fe₃O₄, хлоридов — FeCl₂ и FeCl₃ и др.

Железо — элемент с переменной валентностью, следовательно оно обладает разной подвижностью в восстановительных и окислительных условиях. В анаэробных условиях при наличии органи-

ческих веществ Fe^{+3} восстанавливается до Fe^{2+} , становится подвижным и мигрирует. Основные формы миграции железа — $Fe(HCO_3)_2$, $FeSO_4$ и железо-органические соединения (хелаты). При наличии свободного кислорода железо окисляется и мигрирует очень слабо:



Реакция $Fe^{2+} \leftrightarrow Fe^{3+}$ широко распространена в ландшафтах. Благодаря деятельности Fe-окисляющих бактерий при окислении Fe^{2+} в Fe^{3+} образуются озерные железистые руды:



Железо почти не дает растворимых минеральных солей, так как при pH 2,5–4,5 выпадает в осадок в виде гидроксида.

Основная масса растворенных форм железа находится в воде Океана, небольшая часть — в растительности Суши и органическом веществе педосферы (табл. 16.1).

Таблица 16.1. Резервуары железа в биосфере

Резервуары	Масса железа, т
Растительность суши	$500 \cdot 10^6$
Океан (растворенные формы)	$4658 \cdot 10^6$
Земная кора:	
осадочная оболочка	$66\,720 \cdot 10^{12}$
гранитный слой	$295\,000 \cdot 10^{12}$

16.2. КРУГОВОРОТ И ПОТОКИ ЖЕЛЕЗА В БИОСФЕРЕ

В структуре глобального массообмена железа ведущую роль играют процессы, протекающие на Суше при участии живых организмов: биологический круговорот (фотосинтез–деструкция органического вещества); биологическое выветривание соединений железа из горных пород и вовлечение его в речной сток; потоки, обусловленные взаимопереходом окисленных соединений железа в восстановленные и наоборот (табл. 16.2).

Таблица 16.2. Потоки железа в биосфере

Потоки	Масса железа, ·10 ⁶ т
Биологический круговорот на Суше	34
Речной сток:	
в растворимых формах;	27
в адсорбированных на взвесьях	963
Перенос ветром с Суши в Океан	65
Перенос с Океана на Сушу	0,132
Биологический круговорот фотосинтетиков Океана	47

Трансформация железа идет по двум каналам:

- 1) минерализация органических соединений, содержащих железо, при участии гетеротрофных микроорганизмов;
- 2) окисление восстановленных закисных и окисных соединений железа.

Минерализацию железосодержащих органических веществ проводят многочисленные гетеротрофные организмы (бактерии, грибы, актиномицеты). Второй процесс способны осуществлять только специфические возбудители — хемолитоавтотрофные аэробные бактерии.

Совокупность указанных процессов составляет круговорот железа в природе. Циклический характер этих превращений связан с участием в них микроорганизмов. Они осуществляют основную работу по окислению закисных соединений железа и по концентрации его окислов в определенных местах земной коры.

В результате выветривания горных пород огромное количество растворимых форм железа попадает в подземные воды, которые выносят его в водоемы и почву.

Круговорот железа в пресных водах состоит в том, что его растворимые соединения поступают с водосборной площади в водоем, где они окисляются и осаждаются на дно, затем переходят в восстановленную растворимую форму и могут снова диффундировать в водную массу. Окисление и восстановление железа осуществляется в результате физико-химических процессов, а также при участии групп железовосстанавливающих и окисляющих микроорганизмов, причем скорость биогенных процессов окисления железа во много раз превышает химическое окисление. В результате окислительной деятельности железобактерий и других микроорганизмов в раз-

личных водоемах появляется осадок, состоящий из гидрата окиси железа. Эти соединения железа активно мигрируют с боковым внутрипочвенным стоком, образуя скопления конкреций в болотах, луговых и глеевых почвах, мелководных озерах и лагунах. Осаждение железа в аккумулятивных ландшафтах происходит в виде карбонатов железа, окислов разной степени гидратированности, а также фосфатов и гуматов.

Выветривание приводит и к выносу железа с речным стоком в океаны. Перемещение железа происходит в разнообразных формах — в виде грубых взвесей обломков минералов и пород, содержащих железо в кристаллической форме, коллоидов с адсорбированным железом, в виде гидратов, гуматов и органических соединений закисного железа. В результате этого процесса значительные массы металла полностью осаждаются на дне Океана. В круговороте железа в Океане участвуют и живые организмы. Так, диатомовые водоросли способны усваивать железо из нерастворимых коллоидов. Этот элемент потребляет и зоопланктон (мелкие рачки). При гибели таких организмов и растворении детритовых частей определенное количество железа переходит в раствор в виде гидратов и других форм. Еще один поток железа в Океан — перенос этого элемента на пылевых частицах. Ветром в атмосферу могут заноситься мелкие почвенные частицы, на которых адсорбировано железо. Миграция водорастворимого железа из Океана на Сушу значительно меньше, чем в обратном направлении.

В почве круговорот железа в значительной степени обусловлен деятельностью живых организмов. После их отмирания и минерализации часть железа, содержащегося в клетках, закрепляется в почве, другая — поступает в природные воды. Возвращаясь в почву, железо начинает новый биогеохимический цикл. В ходе трансформации в аэробных условиях Fe^{2+} окисляется и переходит в гидроксид железа бурого цвета — $\text{Fe}(\text{OH})_3$. Такую окраску приобретают суглинки, глины, железные пески, латеритные почвы. Следует отметить, что в растворенном состоянии железо присутствует в аэробных условиях только при кислой реакции среды. Такое железо из почвенного раствора могут потреблять растения. В щелочных почвах преобладают соединения Fe^{+3} , которые недоступны для растений. Только с помощью специального механизма поглощения (образование хелатных соединений — сидерофоров) растения и микроор-

ганизмы могут потреблять трехвалентное железо. В затопленных почвах железо восстанавливается, переходит в подвижную форму Fe^{+2} и поступает в близлежащую гидрографическую сеть. Показано, что железо может взаимодействовать с гуминовыми кислотами, входя в их состав. Подвижность железа увеличивается при взаимодействии с фульвокислотами и уменьшается при адсорбции гуминовыми кислотами.

В почвах с промывным режимом соединения железа мигрируют в вертикальном направлении и образуют иллювиальные горизонты, обогащенные полуторными окислами. При этом немаловажную роль играет создание анаэробной обстановки, обуславливающей образование соединений двухвалентного железа. Решающее значение имеют агрессивные фульвокислоты, разрушающие почвенные минералы и образующие с алюминием, железом и марганцем легкоподвижные комплексные соединения. Биогеохимический цикл железа в почве в значительной степени зависит от условий увлажнения, реакции среды, степени аэрации почвы, разложения органического вещества.

В лесных ландшафтах железо выносится из верхних горизонтов почв при оподзоливании и осаждается в иллювиальных горизонтах. В таких ландшафтах, как тундра, тайга, влажные тропики, Fe^{2+} интенсивно мигрирует, что обуславливает перенос огромных масс железа в болота, озера, реки. В лесостепи и степи миграция железа ограничена, а в сухих степях и пустынях железо неподвижно. В таких экосистемах живые организмы страдают от его недостатка.

Генезис железных руд также связан с деятельностью железобактерий. Окисляя огромное количество закиси железа, выносимой на поверхность земли подземными водами, железобактерии трансформируют ее в нерастворимую гидроокись, активно участвуя в круговороте железа в биосфере.

В масштабах биосферы наибольшее количество железа мигрирует в системе большого биологического круговорота благодаря фотосинтезу, осуществляемому растительностью Суши, и деструкции отмирающего органического вещества с помощью микроорганизмов педосферы.

16.3. БИОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ СОЕДИНЕНИЙ ЖЕЛЕЗА

Трансформация железа в почве происходит в результате деятельности разнообразной бактериальной микрофлоры.

Окисление соединений железа в почве осуществляют железобактерии, которые разнородны по своему таксономическому положению и объединены в одну группу только по способности окислять восстановленные соединения железа. Процесс окисления сопровождается отложением окисленного железа на поверхности клеток. Наибольшее влияние на распространение и рост железобактерий оказывает концентрация растворенных в воде закисных соединений этого элемента, особенно двуокисей закисного железа. Хотя в природе могут встречаться и другие соединения железа — соли органических кислот, гуматы, гидрозолы $\text{Fe}_2(\text{OH})_6$ и т. д., однако для роста и размножения железобактерий наибольшее значение имеют бикарбонаты закиси железа.

Все железоокисляющие бактерии делятся на две группы: автотрофы и гетеротрофы. Автотрофные железобактерии живут в средах с низким значением pH (2–4) и используют энергию окисления для хемосинтеза. Это хемоавтотрофы, которых относят к настоящим (истинным) железобактериям. Основные представители этой группы — *Thiobacillus ferrooxidans*, *Leptospirillum ferrooxidans*, *Gallionella ferruginea*, *Sulfolobus acidocaldaris*. Местом обитания таких бактерий являются подзолистые переувлажненные почвы, сульфатные месторождения, торфяники с пиритом, железистые водные источники. Окисление соединений железа происходит согласно реакции:



Растворение сульфидов железа происходит благодаря следующим процессам.

Бактериальное окисление сульфида железа:



Бактериальное окисление Fe^{2+} до Fe^{3+} :



Химическое окисление нерастворимых солей тяжелых металлов до растворимых сульфатов и элементарной серы:



Гетеротрофные железooksисляющие бактерии развиваются в условиях среды с реакцией, близкой к нейтральной, на границе окислительных и восстановительных зон. Для жизнедеятельности этих бактерий необходимо органическое вещество, восстановленные формы железа, рН 6,5–7,5 и выше. Гетеротрофные железooksисляющие бактерии чрезвычайно разнообразны и в таксономическом отношении, и по способам осаждения железа. По морфологическим признакам среди них можно выделить нитчатые и одноклеточные формы, а также микоплазмы.

Нитчатые железобактерии имеют слизистые чехлы, в которых концентрируют окисное железо. Их называют охрообразователями. Основные представители этой группы относятся к родам *Leptothrix*, *Sphaerotilus*, *Toxothrix*. Все они — облигатные аэробы.

Одноклеточные бактерии (*Pseudomonas putida* и *Seliberia stellata*) накапливают окисленное железо только в нейтральной среде в присутствии железа и органических веществ. Эти бактерии способны разлагать гуматы железа и марганца с образованием железистых конкреций (ортитенов).

Другую группу железooksисляющих бактерий представляют микоплазмы. Их кокковидные клетки связаны тонкими нитями, на поверхности которых откладываются окислы железа. Растут они как в кислой, так и в щелочной среде, используя органическую часть железо-гумусовых комплексов. Бактерии рода *Metallogenium* образуют ассоциации с грибами и только в этом случае осуществляют процесс окисления железа, которое откладывается на гифы гриба в виде гидроксида.

В восстановлении железа в почве также участвуют почвенные микроорганизмы. Процесс протекает при сопряженном окислении органического вещества или молекулярного водорода в анаэробных условиях. Ион Fe^{3+} выступает в качестве акцептора электрона. Восстановленное железо образует нерастворимый минерал вивианит — $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$. Восстановление железа могут осуществлять многие аэробные и анаэробные бактерии, среди которых наиболее часто встречаются представители родов *Bacillus* и *Clostridium*.

Глава 17. ДЕФОРМАЦИЯ БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ ЦИКЛОВ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ ЧЕЛОВЕКА

Возрастающее воздействие человечества на биосферу и ее окружение может рассматриваться, как считал Н.И. Вернадский, в качестве биогеохимического эффекта. Загрязнение атмосферы, природных вод, почвенного покрова, растительности стало оказывать ощутимое действие на структуру биогеохимических циклов. Хозяйственная деятельность человека достигла такого уровня, когда нарушается устойчивость локальных миграционных биогеохимических циклов. Это приводит к дисбалансу всей глобальной системы массообмена веществом и энергией между организмами и средой, которая лежит в основе существования биосферы.

Одна из проблем — возрастание концентрации углекислого газа в атмосфере в связи с ростом промышленного производства. Масса CO_2 в атмосфере увеличивается ежегодно на $2,2 \cdot 10^9$ т. В настоящее время концентрация углекислого газа в атмосфере составляет 0,036% против 0,029% в 1950 г. Увеличение содержания CO_2 в атмосфере может повысить температуру воздуха в связи с парниковым эффектом.

Другая проблема связана с возможностью уменьшения в атмосфере концентрации кислорода, который расходуется на окисление углерода при сжигании топлива. Кроме того, кислород тратится на окисление металлов при их добыче и выплавке.

Значительные нарушения природных биогеохимических циклов происходят в связи с выбросами различных отходов промышленными предприятиями и транспортом. Техногенные выбросы серы на 95% представлены SO_2 , которая образуется при сжигании каменного угля, содержащего сульфиды железа, а также нефти, содержащей серу. Большие количества SO_2 выделяются в атмосферу при выплавке металлов. Общемировая масса техногенных выбросов серы по состоянию на 1990 г. оценивается в $110 \cdot 10^6$ т/г. Оксиды серы, осаждаясь с атмосферными осадками, губят растения, почвенную биоту, а также вызывают заболевания населения. Кислотные дожди уничтожают огромные лесные массивы таежных и широколиственных лесов, в результате чего нарушается равновесие между поглощением CO_2 и выделением кислорода. С каждым годом увеличивается загрязнение почв нефтью, что приводит к гибели растительности и нарушению почвенного микробоценоза. Загрязнение нефтью Оке-

ана нарушает всю систему локальных биогеохимических циклов. При добыче нефти в атмосферу попадают так называемые попутные газы, в составе которых много сероводорода. Вблизи открытых разработок каменного угля атмосфера загрязнена угольно-силикатной пылью и дымом, а воды — продуктами окисления сульфидов железа.

Для XXI в. характерен процесс накопления металлов в окружающей среде. Металлы используются в индустриальном производстве в нарастающем количестве. Они извлекаются непропорционально их содержанию в земной коре. Например, молибдена в земной коре в 100 раз меньше, чем ванадия, но при этом добыча молибдена значительно больше. Рассеивание металлов в биосфере происходит разными путями: выброс в атмосферу при металлургическом плавлении руд, потери при транспортировке, обогащение руд, использование в химической, электротехнической, бумажной и других отраслях промышленности. Ртуть и мышьяк иногда применяются для изготовления ядохимикатов; кадмий широко используется в электротехнической промышленности; медь входит в состав комплексных микроудобрений и т. д. Годовая добыча многих металлов, особенно меди и свинца, существенно превышает их количество, мигрирующее в биологическом круговороте. Огромные массы металлов уходят в гидрографическую сеть со сточными водами. Между тем, многие тяжелые металлы (железо, медь, цинк, молибден) в очень небольших количествах входят в состав ферментов. Повышение их концентрации в окружающей среде нарушает функции энзимов и оказывает отрицательное действие на растения, животных и человека. Загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами и разработка способов их детоксикации является одной из важнейших проблем сохранения биосферы.

Нарушение природных биогеохимических циклов происходит под влиянием сельскохозяйственного производства по двум причинам. Первая — изменение интенсивности биологического круговорота. Природные экосистемы находятся в состоянии устойчивого равновесия. При замене естественной растительности сельскохозяйственными культурами резко нарушается динамическое равновесие процессов фотосинтез–деструкция в связи с отчуждением значительной части биомассы с урожаем, а также меньшим ее накоплением сельскохозяйственными культурами. В большинстве пахотных почв установлен отрицательный баланс углерода и многих других элементов. Вторая причина — искусственное вовлечение

в биологический круговорот значительных масс азота, фосфора и калия в виде удобрений. В результате нарушена сбалансированность отдельных звеньев азотного цикла. Процесс азотфиксации резко снизил интенсивность в связи с применением азотных удобрений, и, соответственно, возрос процесс денитрификации. Это привело к усилению минерализации органических соединений почвы и потере почвенного плодородия. Избыточные массы азота, не захваченные биологическим круговоротом, загрязняют нитратами, нитритами и аммонием близлежащие территории.

Незамкнутость природных циклов возрастает в связи с добычей, транспортом, переработкой и сжиганием каустобиолитов, а также горючих полезных ископаемых.

Современные мегаполисы и индустриальные районы представляют собой биогеохимические аномалии. Эмиссия всех газообразных отходов промышленных предприятий происходит в основном в городах, численность населения которых быстро растет. Городская среда, содержащая большое количество ядовитых газов, пыли с аномальным содержанием металлов, загрязненных вод и почв, не может не сказываться на здоровье населения. Поэтому разработка безотходных циклических технологий, а также биогеохимия городов должны стать приоритетными проблемами в области экологии.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Т. В.* Микробиология подзолистых почв. М.: Наука, 1965. 187 с.
- Аристовская Т. В.* Микробиология процессов почвообразования. Л., 1980. 341 с.
- Вернадский В. И.* Биогеохимические очерки. М., 1940. 386 с.
- Башкин Н. В.* Биогеохимия. М.: Академия, 2009. 421 с.
- Гусев М. В., Минеева Л. А.* Микробиология. М.: Академия, 2008. 461 с.
- Добровольский В. В.* Основы биогеохимии. М.: Академия, 2003. 397 с.
- Заварзин Г. А.* Литотрофные микроорганизмы. М.: Наука, 1972. 386 с.
- Ивлев А. М.* Курс биогеохимии / учеб. пособие. Владивосток: Изд. Дальневост. ун-та, 1983. 87 с.
- Косолапова А. В.* Учение о биосфере. Ч. II Биогеохимические циклы. Воронеж: Изд-во ВГПУ. 2007. 72 с.
- Ковда В. А.* Биогеохимия почвенного покрова. М.: Наука, 1985. 342 с.
- Перельман А. И., Касимов Н. С.* Геохимия ландшафта. М.: Высш. шк., 1999. 610 с.
- Ронов А. Б.* Вулканизм, карбонатонакопление, жизнь // Геохимия. 1976. № 8. С. 1252–1277.
- Современная микробиология. Прокариоты / под ред. Й. Ленегелера, Г. Дривса, Г. М. Шпегеля. М.: Мир, 2005. Т. 1, 579 с; Т. 2, 449 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
ЧАСТЬ I. БИОГЕОХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОСФЕРЫ	
Глава 1. Биосфера как среда обитания организмов Земли	7
1.1. Понятие биосферы, ее строение	—
1.2. Биогеохимические процессы и их цикличность.....	9
1.3. Роль живых организмов в миграции химических элементов в биосфере	14
1.4. Биомасса и первичная продукция биосферы	16
1.5. Функциональная организованность биосферы.....	18
Глава 2. Разнообразие живых организмов в биосфере.....	23
2.1. Царство Растения.....	24
2.2. Царство Животные	35
2.3. Царство Грибы	58
2.4. Царство Прокариоты.....	66
2.5. Вирусы	76
Глава 3. Биокосные системы биосферы.....	79
3.1. Биокосные системы гидросферы.....	—
3.1.1. Океан	80
3.1.2. Поверхностные пресные воды	83
3.1.3. Грунтовые воды.....	87
3.2. Биокосные системы литосферы.....	88
3.2.1. Педосфера.....	90
3.2.2. Илы.....	97
3.2.3. Кора выветривания.....	98
3.3. Биокосные системы и атмосфера.....	99
Глава 4. Роль ферментов в биосферных процессах	104
4.1. Общая характеристика ферментов.....	—
4.2. Почвенная каталитическая система.....	107
4.3. Источники ферментов.....	110
4.4. Имобилизация ферментов.....	112
ЧАСТЬ II. ТРАНСФОРМАЦИЯ ЭНЕРГИИ В БИОСФЕРЕ	
Глава 5. Многообразие типов жизни в биосфере	114
Глава 6. Фотосинтез (фотофосфорилирование)	119
Глава 7. Дыхание (окислительное фосфорилирование)	124
7.1. Аэробное дыхание	—
7.2. Анаэробное дыхание.....	128
Глава 8. Брожение (субстратное фосфорилирование)	132
Глава 9. Потоки энергии и круговорот питательных веществ.....	136
ЧАСТЬ III. ГЛОБАЛЬНЫЕ БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ, ПРОЦЕССЫ И ПОТОКИ	
Глава 10. Глобальный цикл углерода	139
10.1. Резервуары углерода в биосфере и земной коре.....	141
10.2. Формы нахождения углерода в биосфере.....	143

10.3. Поток CO ₂ из атмосферы в почву. Процессы фотосинтеза, хемосинтеза, гетеротрофной фиксации, метаногенеза	145
10.3.1. Фиксация атмосферного CO ₂ в процессах хемосинтеза	146
10.3.2. Фиксация CO ₂ из атмосферы при образовании метана.....	—
10.3.3. Гетеротрофная фиксация CO ₂	148
10.4. Фотосинтез и минерализация органического вещества в океане.....	149
10.5. Поток CO ₂ из почвы в атмосферу. Процессы минерализации органических соединений	151
10.6. Выход углерода из глобального цикла	166
Глава 11. Глобальный цикл кислорода	168
11.1. Круговорот кислорода в биосфере.....	170
11.2. Потоки кислорода на Суше	172
11.3. Потоки кислорода в Океане	173
Глава 12. Глобальный цикл азота	176
12.1. Резервуары и формы нахождения азота в биосфере	—
12.2. Круговорот азота	178
12.3. Поток азота из атмосферы в почву. Азотфиксация	179
12.4. Потоки азота в атмосферу. Аммонификация, нитрификация, денитрификация.....	183
12.5. Миграция азота в биосфере.....	197
12.6. Особенности цикла азота в Океане	201
Глава 13. Глобальный цикл серы	203
13.1. Формы и резервуары серы в биосфере.....	—
13.2. Круговорот серы	204
13.3. Процессы восстановления серы	206
13.4. Процессы окисления восстановленных соединений серы.....	208
13.5. Потоки серы в биосфере	212
Глава 14. Глобальный цикл фосфора	215
14.1. Резервуары и формы фосфора в биосфере	—
14.2. Круговорот фосфора.....	218
14.3. Минерализация органических соединений фосфора	220
14.4. Мобилизация неорганических соединений фосфора	221
14.5. Выведение масс фосфора в осадочные толщи Океана	222
Глава 15. Глобальный цикл кальция	225
15.1. Резервуары и потоки кальция в биосфере.....	—
Глава 16. Цикл железа в биосфере	229
16.1. Формы и резервуары железа в биосфере.....	—
16.2. Круговорот и потоки железа в биосфере.....	230
16.3. Биогенная трансформация соединений железа.....	234
Глава 17. Деформация биогеохимических циклов хозяйственной деятельностью человека	236
Рекомендуемая литература	238