

Н.В. Мурзин, В.Н. Лыцов

# Природные экосистемы

Критерии безопасности  
и благополучие



Н.В. Мурзин, В.Н. Лыцов

# Природные экосистемы

## Критерии безопасности и благополучие



Москва 2014

УДК 504.064.2.001.18  
ББК 20.1  
М91

Мурзин Н.В., Лыцов В.Н. Природные экосистемы. Критерии безопасности и благополучие. — М.: Ихтиосфера, 2014. — 242 с.

### Аннотация

В книге рассмотрены современные аспекты безопасности природных экосистем и состояние дел в международном сотрудничестве по защите биоразнообразия и природных ресурсов. Представлен ряд результатов полученных в процессе разработки экологических критериев безопасности для экосистемы как целого. Использование данных о базовых ферментативных основах производства живого вещества и концепции благополучия экосистемы позволили получить количественные оценки критериев. Благодаря анализу экспериментальных данных по воздействию ионизирующего излучения на экосистемы, продемонстрирована возможность разработки нормативных документов для регламентирования воздействия на природные экосистемы в регионах, удаленных от населенных мест.

**Ключевые слова:** критерии безопасности; экосистема; биоразнообразие; сукцессия; ранг; антропогенное воздействие; ионизирующее излучение.

ISBN 978-5-4253-0737-8

© Мурзин Н.В., 2014

Работа выполнена при технической поддержке МОО "Академия Собора"

## Содержание



<b>1. Зачем нужны критерии безопасности?</b>	<b>9</b>
<b>2. Концепция экосистемы</b>	<b>21</b>
2.1. Общие сведения	22
2.2. Состав и структура экосистем	30
2.3. Экосистемы, биоценозы и биогеоценозы	31
2.4. Размеры экосистем	32
2.5. Форма экосистемы	50
2.6. Компоненты экосистем	54
2.7. Взаимоотношения между компонентами экосистемы	57
2.8. Принцип Гаузе и концепция экологической ниши	61
2.9. Основная функция экосистем	62
2.10. Типы природных экосистем	64
<b>3. Жизнь экосистемы</b>	<b>67</b>
3.1. Принцип Либиха – Шелфорда	68
3.2. Принцип Ле Шателье – Брауна	71
3.3. Принцип Холлинга	72
3.4. Принцип Эшби и концепция биоразнообразия	77
3.5. Сукцессия и возраст экосистемы	81
3.6. Поток энергии и поток вещества	83
3.7. Количественные характеристики экосистемы	87
3.8. Естественные изменения характеристик экосистемы	92
3.9. Отклик экосистемы на антропогенное воздействие	95
<b>4. Благополучие экосистем как критерий безопасности</b>	<b>97</b>
4.1. Критерии безопасности для экосистемы как целого	98
4.2. Проблема «наилучшей» экосистемы	102
4.3. Благополучие как характеристика обобщенной экосистемы	108
4.4. Функция благополучия	113
4.5. Ферментативная гипотеза	115
4.6. Определения явного вида функции благополучия	122
4.7. Оценочные расчеты функции благополучия	137
4.8. Конкретизация ферментативных реакций для вычисления благополучия	138



<b>5. Расчет критериев безопасности для экосистем</b>	<b>141</b>
5.1. Практический расчет функции благополучия	142
5.2. Вычисление благополучия экосистем	156
5.3. Определение критериев безопасности для экосистемы, находящейся под воздействием ионизирующего излучения	168
5.4. Сравнение полученных значений критерия безопасности с экспериментальными данными	173
<b>6. Антропогенное воздействие и его эффекты в экосистемах</b>	<b>177</b>
6.1. Специфическая и неспецифическая составляющая воздействия	178
6.2. Сокращение территории	180
6.3. Тепловое загрязнение	181
6.4. Биологическое загрязнение	182
6.5. Шумовое, световое, электромагнитное загрязнение	183
6.6. Химическое загрязнение	185
6.7. Радиоактивное загрязнение	186
6.8. Загрязнение наночастицами	189
6.9. Антропогенное воздействие с точки зрения концепции благополучия	189
<b>7. Безопасность экосистем высшего ранга и международное сотрудничество</b>	<b>193</b>
7.1. Проблемы безопасности экосистем высшего ранга	194
7.2. Международное сотрудничество в области защиты окружающей среды	204
7.3. Рекомендации ЮНЕП	222
<b>8. Современное состояние безопасности экосистем</b>	<b>225</b>
<b>Литература</b>	<b>229</b>





## 1. Зачем нужны критерии безопасности?



## 1. Зачем нужны критерии безопасности?

Бурное промышленное развитие цивилизации привело в середине XX века к резкому росту загрязнения окружающей среды и увеличению числа смертей и заболеваний, связанных с ним. Необходимость защиты здоровья людей всерьёз поставила вопрос об уменьшении антропогенного воздействия на окружающую среду и, если не о полной ликвидации, то о хотя бы о снижении вредного эффекта промышленных выбросов в атмосферу и сбросов в поверхностные воды суши, моря и океаны. Активные действия по защите окружающей среды остро поставили вопрос о её цене. На что лучше направить выделяемые средства: на развитие здравоохранения, разработку технологий, снижающих содержание опасных веществ в выбросах и сбросах, на очистку и реабилитацию загрязнённых территорий и акваторий? Конечно, всем жителям Земли хотелось бы жить на чистой и незагрязнённой планете, но – увы! – за индустриальное развитие приходится платить. Главное, чтобы цена за это была справедливой.

Для принятия подобных решений и возникла нужда в получении критериев безопасности антропогенной активности. Именно они позволяют определить, какие уровни выбросов, сбросов и связанного с ними загрязнения приемлемы, а какие – недопустимы и их нужно избегать любой ценой. А уже обоснованные и осознанные

критерии безопасности являются основой норм и правил, регламентирующих промышленные сбросы в водную среду, выбросы в атмосферу и обращение с промышленными и бытовыми отходами. В целом, контуры системы защиты людей от последствий их собственной деятельности окончательно сложились в 60-е годы XX столетия.

Естественный антропоцентризм самых первых шагов выразился в концепции безусловного приоритета защиты здоровья именно людей. Его кратко можно сформулировать как основной принцип «гигиенической» безопасности: «Если защищено здоровье человека, то защищены и все остальные живые организмы планеты». Или, ещё более кратко: «Защищён человек – защищена и природа».

Научным обоснованием такого подхода послужили многочисленные лабораторные исследования учёных в пятидесятых-шестидесятых годах XX столетия, подтвердившие, что человек значительно более уязвим к воздействию широко спектра вредных факторов, от отравляющих веществ до радиоактивного излучения, чем подавляющее число других живых организмов самых разнообразных систематических групп. От бактерий до грибов и растений, от одноклеточных до позвоночных животных. Исключения из этого правила оказались столь редки и несущественны, что человек естественным образом был принят за звено, наиболее чувствительное к последствиям загрязнения. Здоровье человека было выбрано за базовый критерий безопасности антропогенной

активности. Исходя из этого, возникли, а позднее получили своё дальнейшее развитие существующие нормы и правила.

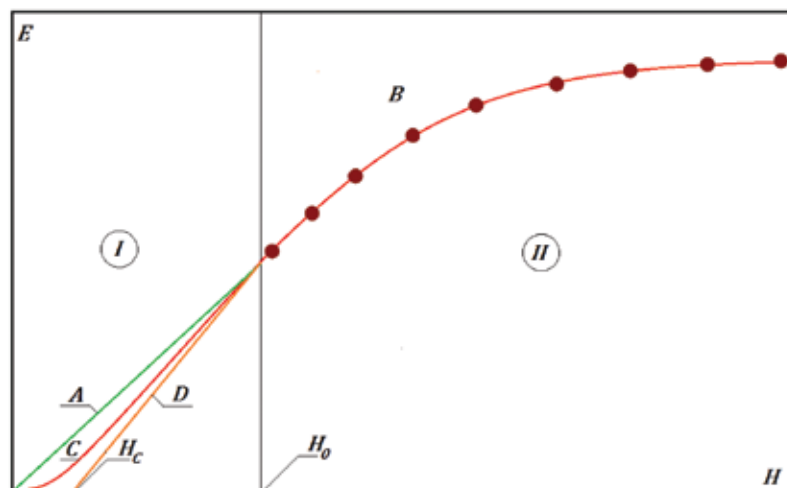
Критериями безопасности населения и персонала промышленных объектов (иногда именно их называют «экологическими») стали контрольные уровни загрязняющих и токсичных веществ в окружающей среде, представленные в виде пределов их допустимого содержания в единице объёма или массы в воде, воздухе, почве. Превышение предела считается опасным, тогда как содержание загрязняющих веществ ниже предельного уровня полагается безопасным.

С современной точки зрения сама гипотеза о существовании подобного «порога» не выдерживает серьёзной научной критики (US EPA, 2010; приложение 1), хотя в модифицированном виде применяется до сих пор для определения «безопасных» для населения уровней загрязнения окружающей среды тяжёлыми металлами, токсичными химическими веществами и так далее.

По своей сути, современные гигиенические критерии безопасности в условиях химического загрязнения до сих пор основаны на пороговой концепции проявления неблагоприятных эффектов. Она опирается, в свою очередь, на медицинские фармакологические исследования «порога доз» химических веществ, вызывающих отравление или иные эффекты (СанПин-2003, СП-2003).

Критерии безопасности для радиационного воздействия основаны на понимании беспороговости





**Рисунок 1.**  
**Пороговая и беспороговая зависимость**  
**«воздействие-эффект».**

Обычно под эффектом от неблагоприятного воздействия подразумевается риск гибели живых организмов или их сообществ, определённый на интервале (0,1) как вероятность гибели особей изучаемого вида в результате воздействия неблагоприятного фактора. Экспериментальные данные (B) связаны с уровнями воздействия, достаточными для выявления негативного эффекта (II,  $H > H_0$ ). Область «малых воздействий» (I,  $H < H_0$ ) слабо изучена, и о происходящем в ней идут научные споры, однако большинство учёных согласны, что линейная гипотеза (A) для этой области является наиболее приемлемой. Длительное время среди исследователей эффектов воздействия химических загрязнителей, тяжёлых металлов и пестицидов доминировала пороговая (D) гипотеза (эффект отсутствует при  $H < H_c$ ). Возможно, такие представления связаны с распространённым эффектом аллостеризма (C).

неблагоприятных эффектов, проявляющихся с некоторой вероятностью даже при самых малых дозах ионизирующего излучения. При этом требуется учитывать как стохастичность самого радиационного воздействия, так и стохастичность биологического отклика в виде канцерогенных и генетических эффектов (ICRP-1990a, IAEA 1994, МАГАТЭ-1997, НРБ-99, НРБ-99/2009, СПОР-2002, СП-АТЭС-2003, МКРЗ-2009). Поэтому и сами критерии безопасности неизбежно имеют вероятностный характер. Гигиенические нормы радиационной безопасности (иногда именуемые «экологическими») ограничивают вероятность ущерба здоровью человека от стохастических эффектов и, как предполагается, исключают появление соматических детерминистских эффектов радиационного воздействия.

И в случае химического загрязнения, и при воздействии радиоактивности как-то «само собой» принимается, что выполнение норм безопасности для человека однозначно обеспечивает безопасность всех прочих живых организмов в соответствии с правилом «защищен человек – защищена и природа». Очевидно, это не так, даже если действительно считать человеческий организм наиболее уязвимым для действия вредных факторов по сравнению со всеми известными живыми организмами. Достаточно представить себе оценку опасности загрязнения не населенных человеком территорий или мест, удаленных от населенных пунктов (Nielsen, Strand, 1995; Lystsov, Murzin, 2001). Столь же абсурдный результат даст оценка опасности выбросов

и сбросов при быстром выносе загрязняющих веществ из населенных мест за счет естественных процессов. «Гигиенический» принцип оценки опасности в этих случаях даст заведомо ложный результат (Лысцов, Мурзин, 1999). Необходимо принимать во внимание, что человечество уже давно обитает в искусственно созданной среде, которая значительно менее уязвима для воздействия неблагоприятных внешних факторов, тогда как природные организмы не имеют подобной дополнительной защиты.

В последнее время разработаны методы оценки дозы для живых организмов в естественных природных условиях при воздействии радионуклидного загрязнения (ICRP-1990b, МКРЗ-2004, UNSCEAR 2008). Базирующиеся на этих методах критерии безопасности животных и растений есть искушение назвать «экологическими», однако, по своей сути, они являются лишь «калькой» «гигиенических» критериев безопасности человека на другие виды живых существ. Их правильнее было бы называть «биологическими» критериями безопасности, поскольку они, как и гигиенические критерии, должны обеспечивать безопасность отдельных видов живых организмов. Такие критерии, безусловно, необходимы, так как направлены на защиту ценных, редких и исчезающих экземпляров флоры и фауны.

К сожалению, они не учитывают, что все природные организмы не обитают «сами по себе», отдельно от иных видов животных и растений, а живут вместе с ними в

сложно организованной системе, которую принято называть «экосистемой» или «биогеоценозом». По этой причине защита определенных видов живых организмов и даже их семейств отдельно от всего сообщества, неотъемлемой частью которого они являются, если и не лишена практического смысла вообще, то выглядит странно в отсутствии четких критериев безопасности для сообщества в целом. С точки зрения экосистемы, отдельные живые организмы и их популяции подобны клеткам, тканям и органам человеческого организма, защита которых непредставима отдельно от защиты жизнедеятельности человека как целого (Лысцов, Мурзин, 1999).

Попытка обеспечить защиту редких живых организмов или их семейств от неблагоприятного воздействия без защиты всей структуры трофических и иных взаимоотношений внутри экосистемы возможно только при полном изъятии этих организмов из внешней среды и перемещению их в искусственные условия, где их жизнедеятельность будет поддерживаться за счет человеческого труда и затрат ресурсов. Вряд ли такое решение вопроса защиты «дикой» природы можно считать удовлетворительным. Однако, в случаях угрозы для выживания редких и исчезающих видов (именно для определения такой ситуации должны служить биологические критерии безопасности!), его следует признать возможным с учетом последующего возвращения изъятых видов обратно в среду естественного сообщества живых организмов. Конечно, если подобные сообщества



ещё будут существовать и окажутся способными включить в свой состав ранее изъятые компоненты.

Сложно организованные системы, социальные – у людей, экологические – у животных и растений, являются собранием многочисленных взаимодействующих организмов. Уровень воздействия, безопасный для отдельного человека с медицинской – «гигиенической» – точки зрения, может вызвать тревогу в обществе и привести к серьезным экономическим и политическим потерям вплоть до деградации социальной среды, оказавшейся под неблагоприятным воздействием. Затраты на ликвидацию последствий какой-либо аварии или катастрофы в общественном сознании могут значительно превосходить затраты на ликвидацию непосредственного материального урона, но без этих затрат итог может оказаться и вовсе неприемлем. Например, компания, занимающаяся нефтедобычей на шельфе, просто обязана учитывать риски от возможного негативного отношения общественности, иначе просто проиграет в конкурентной борьбе.

В природной экосистеме подобные эффекты могут проявиться ещё более жёстко: даже незначительное ослабление какой-либо группы живых организмов приводит ее к элиминации (удалению) из экосистемы, проигрышу в конкурентной борьбе. Вместе с этой группой неизбежно проиграют и окажутся «вытеснены» все группы живых организмов, зависимые от «неудачников». Таким образом, безопасные с точки зрения лабораторного исследования

для отдельного организма уровни неблагоприятных факторов могут привести к значительным эффектам на уровне системы таких организмов.

В современных условиях очевидно, что никакие доказательства «безопасности» технологии для здоровья каждого отдельного человека не являются основанием для того, чтобы общество в целом сочло подобную технологию безопасной. Необходима постоянная серьезная и кропотливая работа для формирования и поддержания соответствующего общественного мнения, и соответствующие критерии безопасности в дополнение к гигиеническим – «социальные».

Полностью очевидна и необходимость введения дополнительных критериев безопасности, характеризующих уязвимость экосистем – сообществ живых организмов (рис.2), помимо уже существующих биологических критериев. Именно этот дополнительный критерий безопасности следует называть «экологическим». Но, если социальные критерии безопасности для человеческого общества уже внедряются в жизнь, то экологические критерии по прежнему остаются предметом дискуссии.

Цель данной работы – показать необходимость защиты от чрезмерного антропогенного воздействия не только отдельных особей «диких» растений и животных, и даже не отдельных видов живых организмов (кроме, возможно, наиболее редких и уязвимых), а природных сообществ как целого. И даже если эта необходимость очевидна, то, по-



**Рисунок 2.**

**Логическая структура критериев безопасности.**

*В настоящее время кажется очевидным, что старое правило «защищён человек – защищена природа» должно быть дополнено набором других, устанавливающих критерии для защиты социума, редких и уязвимых видов растений и животных и экологических сообществ. Санитарные и экологические нормы и правила, как и вся система принятия решений в области охраны окружающей среды, должны учитывать все эти аспекты.*

прежнему, неочевидны те критерии безопасности, которым следует стать основой для реализации мер защиты экосистем.

Причин затруднений несколько: во-первых, сложность сообществ живых организмов; во-вторых, многообразие, как живых организмов, так и способов их взаимодействия; в-третьих, многообразие сообществ живых организмов. Сначала следует определить, что же конкретно необходимо защищать, а потом уже для выбранного объекта сформулировать, разработать искомые критерии безопасности.

Определение объекта защиты и поиск подхода к количественному определению критериев безопасности также являются целями данной работы.



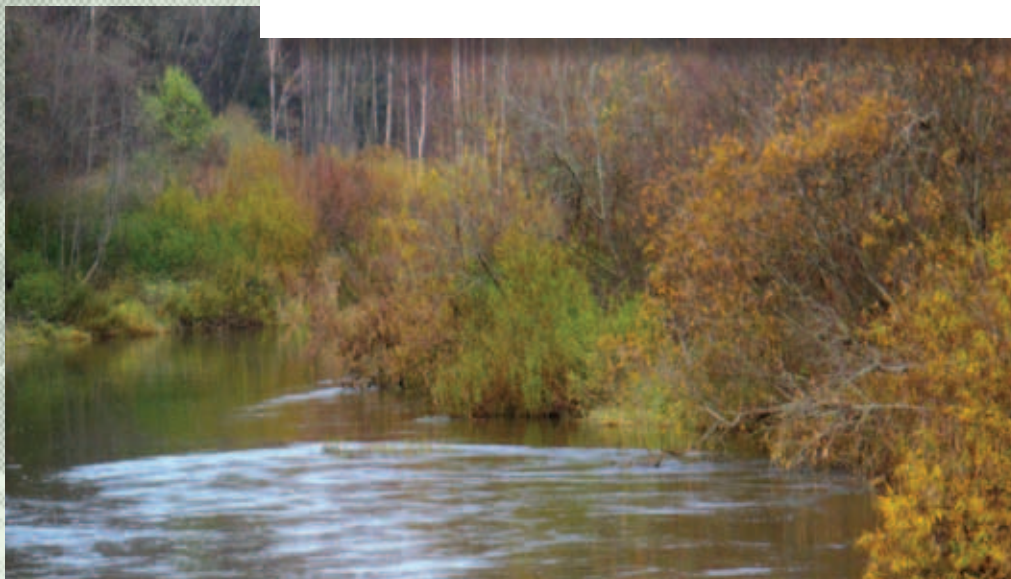
## 2. Концепция экосистемы

### 2.1. Общие сведения

В окружающем нас мире, как естественном, так и искусственном, сформированном деятельностью человека, растения и животные существуют в строго организованных сообществах. Сложно обустроенным сообществом является даже отдельно произрастающий кустик травы. Он не способен существовать отдельно от сложного комплекса микроорганизмов почвы, притоков энергии и вещества извне и механизмов удаления всего ненужного. Каждая консорция конкурирует с соседними за свет и углекислоту, тогда как ресурсами занимаемой ей территории старается распорядиться единолично. Даже такой маленький участок территории, который занимает отдельный кустик травы, имеет своего собственника, который может меняться в зависимости от сезона. Так, пока весной листики газонной травы ещё не начали свою активную вегетацию, немногими тёплыми днями попытается воспользоваться сожитель-крокус (Рис.3). Он, пользуясь отсутствием конкурента, быстро отцветёт и сдаст вахту по контролю над территорией.

Эти микроэкосистемы, или консорции, заполняют доступное пространство, образуя более сложные локальные системы – фации, совокупности консорций, и биотопы, совокупности фаций (Рис. 4). Они, в свою очередь, формируют региональные экосистемы и так далее, до самой

## 2. Концепция экосистемы





**Рисунок 3.**

**Консорции – основные «строительные блоки» экосистем.**

Консорции растений-эфемеров, используют тёплые весенние дни для активной вегетации, пока не очнулись от зимы другие конкуренты за свет и питательные вещества почвы: А – городской парк «Воронцовские пруды», Москва; Б – опушка леса, Подмосковье.



**Рисунок 3 (продолжение).**

**Консорции – основные «строительные блоки» экосистем.**

В – Травяные консорции начинают активную вегетацию, не дожидаясь окончательного схода талых вод. Зброшенное поле, Подмосковье.

Г – бактериальные консорции-маты термальных источников, фото: В.Матвеев.

Д – строматолиты – бактериальные консорции-маты у берегов Западной Австралии. Современные строматолиты, образуют постройку из карбонатов, выделяющихся при жизнедеятельности входящих в бактериальную консорцию цианобактерий.





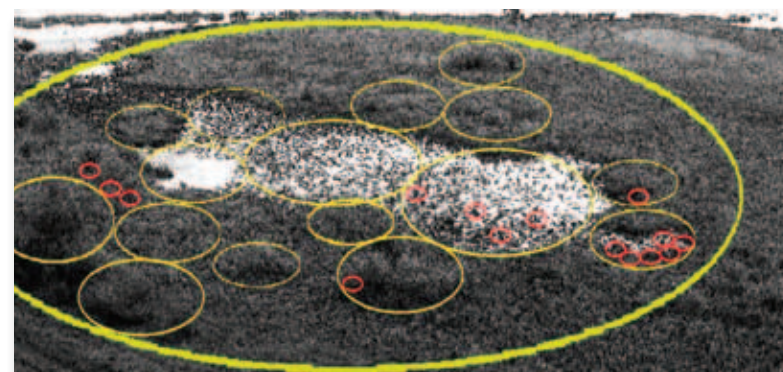
*Рисунок 3 (продолжение).*

*Консорции – основные «строительные блоки» экосистем.*

*Е, Ж, З, И – пресноводные консорции, сформированные водорослями, мхами и цветковыми растениями.*

*К – консорции губок на дне озера Байкал, фото: И.Ханаев.*





**Рисунок 4.**

**Консорции и фации.**

На панораме биотопа (зелёная граница) прибрежной зоны реки Угра (Калужская область), раскинувшегося на несколько сотен метров, отчётливо заметны и небольшие «зёрна» консорций размером до нескольких десятков сантиметров (красные границы), и более крупные экосистемы – фации (жёлтые границы), размером от метров до десятка метров.



*Рисунок 5.*

*Пример абиотических структур, показывающих соотношение между консорциями, фациями и биотопами.*

*Вот так соотносятся между собой и заполняют всё доступное пространство консорции (маленькие ячейки), фации (большие ячейки) и биотопы – вся скальная гряда на побережье острова Кунашир (фото с разрешения журнала «Ихтиосфера», 2013).*

большой из известных экосистем, называемой «биосфера Земли» (Вернадский, 1944; Марков, 1962; Одум, 1975; Лархер, 1978; Марачевский, 1994; Прокопьев, 1997; Nugget, 2002).

## **2.2. Состав и структура экосистем**

В состав экосистем входят живые организмы и среда их обитания (компоненты экосистем), а структуру каждой экосистемы определяют потоки вещества и энергии, переносимые между ее компонентами. Каждый компонент экосистемы состоит, как правило, из отдельных элементов, которые одновременно являются и элементами экосистемы.

Например, вид микроорганизмов – компонент экосистемы, тогда как особь этого вида – ее элемент. Растение – компонент экосистемы, тогда как его цветы, корни и зеленая масса – элементы экосистемы. С другой стороны, каждый олень является элементом экосистемы, тогда как его органы и ткани таковыми не являются.

Элементы экосистемы взаимодействуют с другими элементами экосистемы. Очевидно, что сходные по своим свойствам элементы взаимодействуют с другими элементами экосистемы сходным образом, образуя для стороннего наблюдателя удобно выделяемое множество. Компоненты – это объединения элементов, выделяемые сторонними наблюдателями для удобства исследования состава (элементы) и структуры (взаимодействия элементов)

экосистемы и поиска закономерностей, однако все реальные взаимодействия происходят между элементами экосистем.

### **2.3. Экосистемы, биоценозы и биогеоценозы**

Строго говоря, в качестве названия для системы взаимодействующих живых организмов используется несколько терминов – биоценоз, биогеоценоз, экосистема и так далее. Отличия между ними важны для эколога и биоценолога, но для дальнейшего изложения здесь эти отличия несущественны (Сукачев, 1964; Остроумов, 2002).

Биогеоценозом называется саморегулирующаяся совокупность взаимодействующих живых организмов со средой их обитания в пределах занимаемой этими организмами территории. В такой системе органические компоненты (живые организмы и продукты их жизнедеятельности) неразрывно связаны с неорганическими компонентами (вода, почва), потоками энергии и вещества.

Биоценозом называется совокупность взаимодействующих живых организмов, населяющих участок суши или водоёма.

Экосистема состоит из взаимосвязанных сообществ живых организмов разных видов и среды их обитания.

Экосистема — более широкое понятие, относящееся к любой подобной системе живых организмов. Биогеоценоз, в свою очередь, это экосистема определенного участка суши, включающая основные компоненты среды (почву, растительный покров, приземный слой атмосферы). Водные экосистемы и большинство искусственных экосистем не являются биогеоценозами. Каждый биогеоценоз — экосистема, но не каждая экосистема — биогеоценоз. Таким образом, экосистема является обобщающим понятием, более удобным для дальнейшего изложения (Одум, 1975; Лархер, 1978; Миркин, 1998; Работнов, 1983; Галанин, 1991).

### **2.4. Размеры экосистем**

Каждая экосистема, от микроэкосистемы кустика травы до биосферы в целом, характеризуется своим размером, масштабом и формой. Удобно рассматривать три масштаба экосистем: локальный, региональный и глобальный. Чем меньше рассматриваемый масштаб, тем точнее и сложнее предсказать состояние и поведение экосистемы. С точки зрения разработки критериев безопасности, главное внимание должно быть уделено локальным экосистемам (до №3 включительно в таблице 1), а полученные результаты следует далее обобщить для региональных экосистем. Глобальные экосистемы и биосфера в целом остаются за рамками данной работы. Классификация экосистем по



своим размерам очевидна, но устоявшейся общепринятой терминологии нет. Одни и те же объекты имеют различные названия в геологии, географии, биологии и так далее, поскольку экология, как наука, складывалась на границе традиционных естественных наук, опираясь на знания и открытия в каждой из них. Характерные размеры экосистем различных масштабов (рангов) приведены в таблице 1.

Необходимо отметить, что экосистема высокого ранга — не просто объединение экосистем предыдущего ранга, а именно система, обладающая дополнительными по сравнению с предыдущим рангом свойствами и возможностями.

Действительно, консорция — это изолированная микроэкосистема, построенная вокруг единственной особи (эдификатора консорции) травянистого растения (для консорций продуцентов) или колонии небольших животных (консорции гетеротрофов, например, кораллов). Консорции не имеют активных механизмов для обмена веществом и энергией друг с другом. Этот обмен осуществляется за счёт естественных механических процессов (ветровой перенос, смыв) или благодаря деятельности организмов (перенос консументами), входящих в одну экосистему более высокого уровня, то есть фаццию, биотоп. Естественно, и ее абсолютные резервы органических веществ (0,02 ÷ 20 кг, Лархер, 1978), и ее биомасса (0,05 ÷ 50 кг, Лархер, 1978) незначительны. По этой причине консорции не могут поддерживать многоуровневую трофическую



*Характерные размеры экосистем различных рангов.*

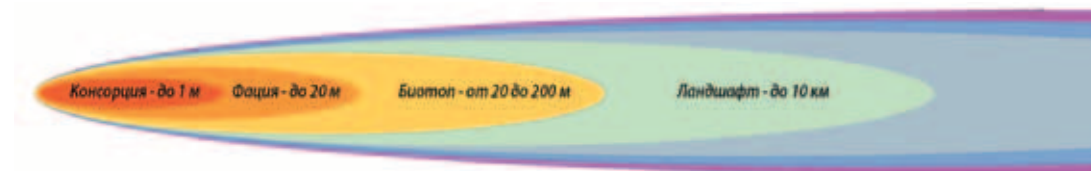


Таблица 1.  
Характерные размеры экосистем различных рангов.

№	Масштаб	Размер, м	Площадь <sup>1)</sup> , м <sup>2</sup>	Пояснение
<b>Локальный ранг</b>				
1	Микро-эко-система, консор-ция	0,1÷1	1 (0.01÷5)	Отдельные живые организмы (растения, кораллы, губки, актинии и другие), вокруг которых строится жизнь остальных
2	Фация	1,5÷15	10 <sup>2</sup> (5÷1х10 <sup>3</sup> )	Группы живых организмов одного вида, занимающие единую территорию (например, колония кораллов) со сходными условиями
3	Биотоп	20÷ 2,0х10 <sup>2</sup>	10 <sup>4</sup> (1х10 <sup>3</sup> ÷ 3х10 <sup>5</sup> )	Относительно однородный по природной среде участок суши или водоема с характерным набором живых организмов (лес, луг, поле и так далее)
<b>Региональный ранг</b>				
4	Ланд-шафт	3х10 <sup>2</sup> ÷ 1х10 <sup>4</sup>	10 <sup>6</sup> (3х10 <sup>5</sup> ÷ 5х10 <sup>8</sup> )	Совокупность сходных биотопов в пределах одного географического региона
5	Регио-нальный ландшафт	2х10 <sup>4</sup> ÷ 5х10 <sup>5</sup>	10 <sup>9</sup> (5х10 <sup>8</sup> ÷ 5х10 <sup>11</sup> )	Совокупность ландшафтов в пределах одного географического региона
<b>Глобальный ранг</b>				
6	Биом	5х10 <sup>5</sup> ÷ 1х10 <sup>7</sup>	10 <sup>12</sup> (5х10 <sup>11</sup> ÷ 1х10 <sup>14</sup> )	Совокупность региональных ландшафтов одной климатической зоны в пределах субконтинента или континента (например, тундра Сибири, дождевые леса Амазонки и так далее)
7	Биосфера	4х10 <sup>7</sup>	(1х10 <sup>14</sup> ÷ 2х10 <sup>14</sup> )	Совокупность биомов планеты Земля

<sup>1)</sup>Характеристическая площадь экосистемы данного ранга (в скобках – диапазон значений).

пирамиду со сложной сетью взаимосвязей между организмами. Ее трофическая структура ограничивается немногими уровнями консументов мезофауны (растительноядных и плотоядных) и незначительным числом видов редуцентов, крепко привязанных именно к циклу жизнедеятельности эдификатора консорции. Иногда с настоящим эдификатором сожительствует эдификатор-эфемер, активно проявляющий себя в то время, пока настоящий «хозяин» территории находится в состоянии покоя. Помимо уже приведённого выше примера с крокусами и прочими растениями-эфемерами такими временными заместителями могут являться организмы-редуценты, прежде всего многочисленные виды грибов. Естественно, каждый эфемер может сопровождаться целой группой зависящих только от него организмов. Все эти организмы образуют единую микроэкосистему-консорцию, поскольку пользуются общими запасами минеральных, органических веществ и занимают единую территорию или акваторию.

Фации (Рис. 6-8), как объединения консорций, характеризуются значительно большими ресурсами (5 – 5000 кг) и биомассой (10 – 10000 кг) и, поэтому, могут поддерживать значительно более сложную трофическую пирамиду (несколько уровней консументов) и структуру взаимодействия формирующих ее организмов. В частности, помимо механического переноса вещества потоками воздуха и воды в фациях, благодаря большей

Региональный ландшафт - до 100 км

Биом - от 100 до 5000 км

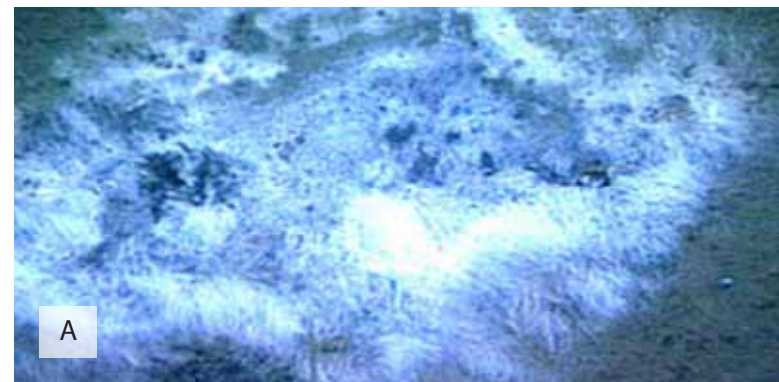
Биосфера - до 20000 км



массе разнообразию мезофауны, активный перенос вещества живыми организмами играет значительную роль. По причине повышенного биоразнообразия, более интенсивному массопереносу и значительным запасам вещества фация имеет увеличенную по сравнению с изолированной консорцией устойчивость к внешним воздействиям, так как резкое снижение ресурсов или биомассы в одной ее части может быть скомпенсировано возможностями другой.

Биотопы (Рис.7-8), как объединения фаций и консорций, имеют в своём распоряжении еще больше ресурсов ( $(5-50) \cdot 10^5$  кг, Лархер, 1978), поддерживают значительную биомассу (до  $1 \cdot 10^7$  кг, Лархер, 1978) и формируют еще более сложные многоуровневые взаимодействия между живыми организмами. Естественно, что в пространстве биотопа поддерживается и большее биоразнообразие, и более значительные потоки вещества между его различными частями. В целом, биотоп, как правило, оказывается значительно более устойчив к неблагоприятным воздействиям, чем отдельная изолированная фация или, тем более, консорция.

Сложноорганизованные группы животных (стада травоядных, стаи или охотничьи группы хищных) требуют для своей жизнедеятельности экосистему рангом не ниже локального или регионального ландшафта, а крупные морские млекопитающие (киты и касатки) – не ниже регионального ландшафта или биома (Рис.10). Естественно,







*Рисунок 6.*

**Примеры фаций.**

*Фации самой разной природы имеют сходные размеры и форму:  
А – глубоководный бактериальный мат вблизи геотермального источника;*

*Б – фации луговых трав (Подмосковье, Ватутинки);*

*В – заболоченный участок луга (Подмосковье, Вороново);*

*Г – участок заброшенного поля (Подмосковье, Вороново);*

*Д – фация кубышки (Москва, Кожуховский затон, фото А. Литвиненко);*



*Рисунок 6 (продолжение).*

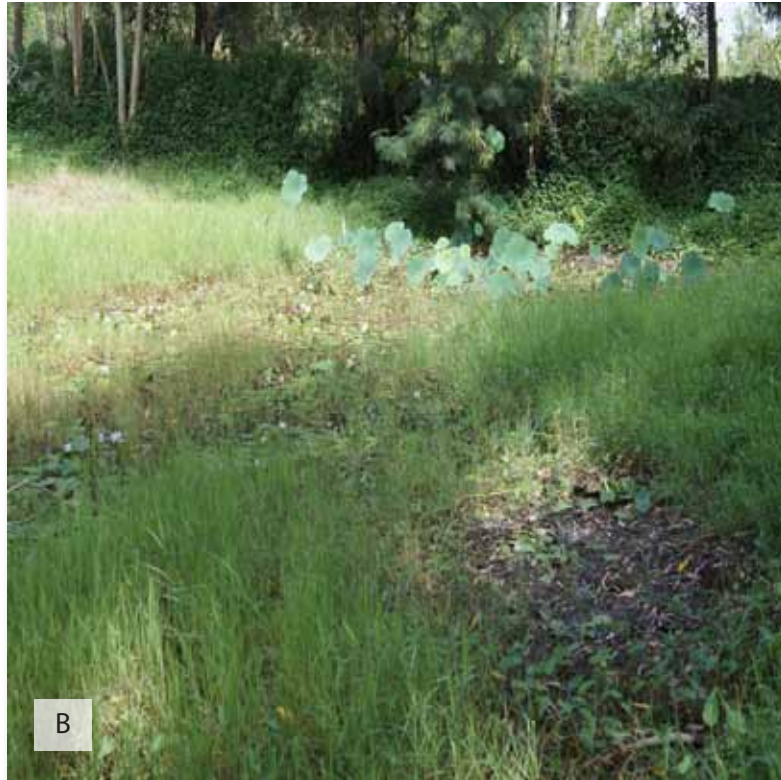
**Примеры фаций.**

*Е – отдельно стоящее дерево ольхи (Подмосковье, Вороново).*

*Ж, З – фации заболоченных участков луга и опушки леса (Вьетнам, Нячанг, фото А.Подарин);*







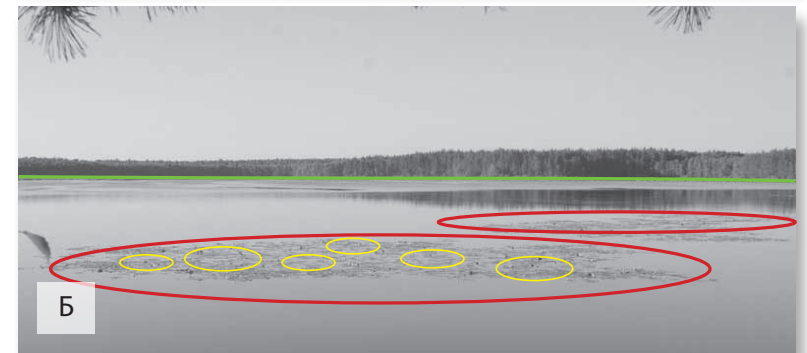
**Рисунок 7.**

**Пример организации наземных экосистем.**

А – общий вид лугового биотопа;

Б – примерная расшифровка общего вида этого биотопа. Консорции (границы некоторых из них выделены желтой линией) формируют фации (границы некоторых из них показаны красной линией), заполняющие пространство лугового биотопа. Зеленая линия показывает его границу. (Подмосковье, Ватутинки).

В – фации лотоса, кувшинок и влаголюбивых злаков образуют биотоп заливного луга (Вьетнам, Нячанг, фото А. Подарин).



**Рисунок 8.**

**Пример организации водных экосистем.**

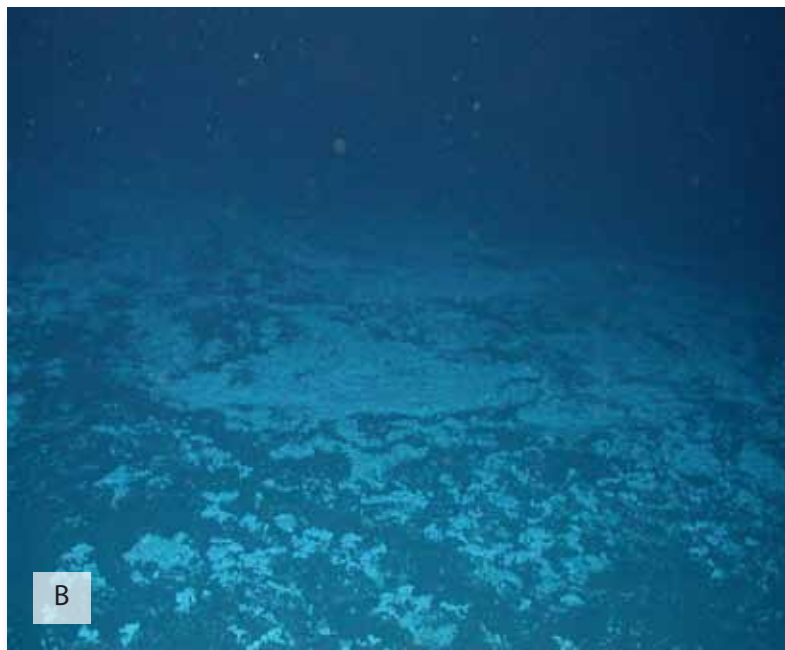
А – общий вид водного биотопа;

Б – примерная расшифровка общего вида этого биотопа. Консорции (границы некоторых из них выделены желтой линией) внутри фаций (границы некоторых из них показаны красной линией) формируют водяной биотоп. Зеленая линия показывает его границу. (Рязанская область, озеро Негарь).

В – глубоководный океанический биотоп, сформированный хемосинтезирующими бактериями (Атлантический океан).

Г – типичный вид биотопа кораллового рифа. Отчётливо заметны фации и формирующие их консорции кораллов.





**Рисунок 9. Большие экосистемы суши – региональные ландшафты и биомы.**

*А – общий вид ландшафтной экосистемы;*

*Б – примерная расшифровка общего вида ландшафтной экосистемы. Примерные границы биотопов показаны зелёными линиями;*

*В – общий вид ландшафтной экосистемы Большого Барьерного рифа, Австралия, фото К.Фабрицус;*

*Г – региональные ландшафты и биомы России. Голубыми тонами переданы биомы тундры и лесотундры, оттенками зеленого – леса, желтого – степи. (European Commission, 2003).*

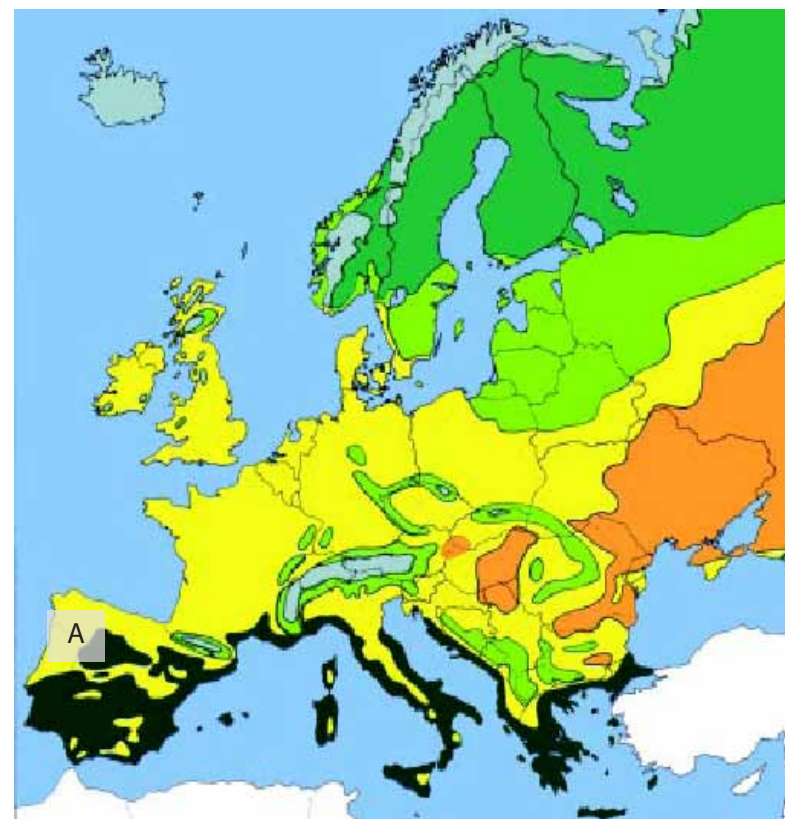


Рисунок 10.

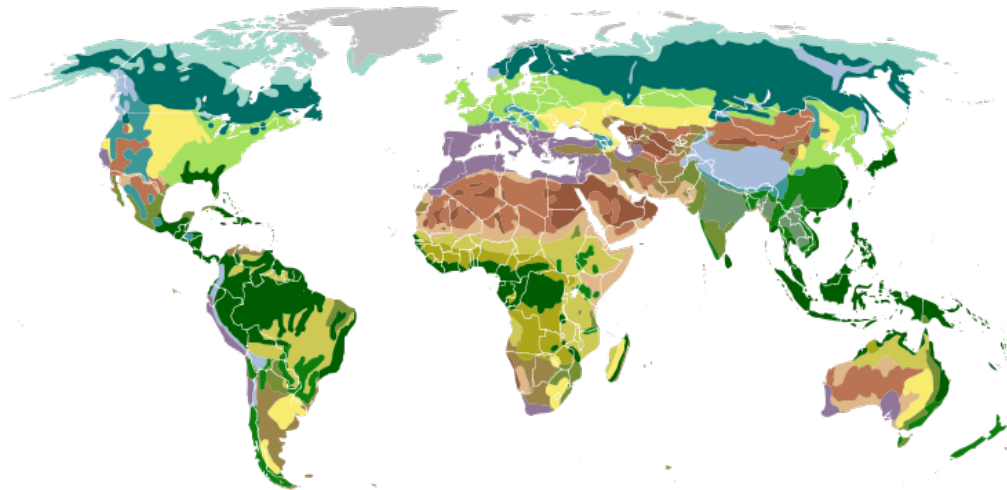
Большие экосистемы – биомы.

А – наземные биомы Европы (Бродский, 2002);

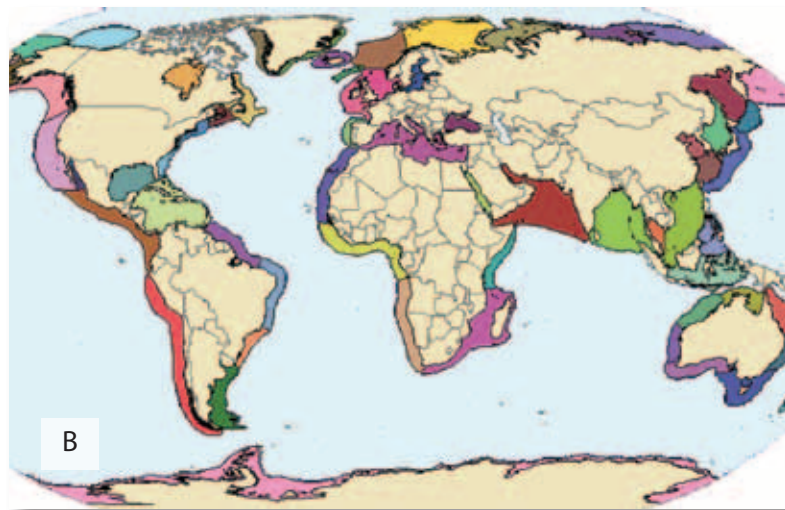
Б – наземные биомы мира (European Commission, 2003)

В – морские биомы мира – Большие Морские экосистемы.





Б



В

при снижении ранга экосистемы эти виды живых организмов окажутся под угрозой гибели, несмотря на кажущийся достаток пищевых ресурсов и внешне благоприятные условия обитания.

## 2.5. Форма экосистемы

Форма экосистемы определяется характеристиками формирующих ее организмов и физико-химическими условиями внешней среды. Условно можно выделить две основные формы экосистемы – линейную и округлую. Округлая форма типична для консорциев, лесных и степных фаций и водных консорциев и фаций бентоса (рис. 3 - 8). Она обычна для биотопов, формирующих локальные и региональные ландшафты.

Линейная форма встречается у речных, литоральных, пограничных (например, на границе между полем и лесом) и многих антропогенных фаций и биотопов (лесозащитные полосы, придорожные биоценозы и так далее, рис. 11).

Форма экосистемы важна для правильного описания процессов переноса энергии и различных веществ и понимания механизмов взаимодействия входящих в неё живых организмов.



Таблица 2.  
Основные компоненты экосистемы.

№	Компоненты	Пояснение
<b>Абиотические</b>		
1	<b>Неорганические</b>	Минеральные вещества, присутствующие в окружающей среде в доступной для живых организмов форме
2	<b>Органические</b>	Органические соединения, присутствующие в окружающей среде в доступной для живых организмов форме
<b>Биотические</b>		
3	<b>Автотрофы</b>	Живые организмы, преобразующие энергию в доступную другим живым организмам форму за счет реакций фотосинтеза (фотоавтотрофы) или хемосинтеза (хемоавтотрофы)
4	<b>фаготрофы</b>	Организмы, поедающие другие организмы или крупные частицы органического вещества
5	<b>сапротрофы</b>	Организмы, преобразующие мёртвую органику в минеральные вещества и органические соединения





Рисунок 11.

**Форма экосистемы.**

*А – линейная форма экосистем на границе реки и луга;*

*Б – примерная расшифровка общего вида. Условные границы экосистем показаны синими линиями, Подмосковье, река Нудоль, фото В.Бородин.*

*В – линейная форма экосистем на границе ручья и леса (Подмосковье, река Лопасня);*

*Г – линейная форма экосистем на границе реки и поля (Калужская область, река Угра).*

## 2.6. Компоненты экосистем

Главная функция биосферы – преобразование солнечной энергии в процессе фотосинтеза в химическую энергию разнообразных органических соединений. Чем сложнее экосистема, тем больше разнообразие органических соединений. Таким образом, каждая экосистема – «технологическая» линия по преобразованию солнечной энергии. По этой причине удобно рассматривать биотические (биологические) компоненты экосистемы как «звенья» внутри этой «технологической» цепочки (таблица 2). Запасенная первым из биотических звеньев (автотрофами)



Рисунок 12.

**Живое вещество и биомасса.**

*Живое вещество (сверху) – это только часть биомассы (внизу). В состав биомассы входят и неусвоенная пища, и отмершие ткани, и продукты выделения, остающиеся внутри живых организмов экосистемы в момент наблюдения.*



солнечная энергия передается далее за счет трофического (пищевого) взаимодействия. Фаготрофы и сапротрофы по способу питания являются гетеротрофами. Физико-химические факторы, такие как климат (температурный режим, осадки и влажность, световой режим, кислотность) и другие характеристики окружающей среды управляют процессом передачи этой энергии между компонентами экосистемы.

Биотические компоненты формируют «биомассу» — суммарную массу всех живых организмов экосистемы. В отличие от «живого вещества» экосистемы – «совокупности тел» всех живых организмов экосистемы, в состав биомассы входят и неусвоенная пища, и отмершие ткани, и продукты выделения, остающиеся внутри живых организмов экосистемы в момент наблюдения.

Полная биомасса земной биосферы оценивается примерно в  $(2,4-3,6) \times 10^{15}$  кг (сухого вещества, далее – СВ, доля сухого вещества составляет 15-25% биомассы, остальное - вода), а ее ежегодное производство –  $(2-8) \times 10^{13}$  кг СВ/год. Биомасса используется в качестве источника энергии –  $5 \times 10^8$  тонн условного топлива в год. Общую массу живого вещества биосферы оценить труднее, она составляет примерно  $(0,5-5) \times 10^{15}$  кг.

Таблица 3.  
Площади, биомасса и продуктивность основных биомов Земли.

Биомы	Площадь, млн кв.км	Биомасса СВ		Годовая продукция	
		т/га	$\times 10^{12}$ кг	т/га	$\times 10^{12}$ кг
Тундры и лесотундры	4,2	9	4	5	2,1
Таежные и горные хвойные леса	12,8	227	290	9	11,5
Бореальные леса	6,2	280	174	14	8,6
Широколиств. листопадные леса	7,6	325	248	15	11,4
Субтропические леса	5,3	482	255	21	11,3
Влажные тропические леса	10,3	960	990	36	37,1
Саванна, чапаррель	6,2	100	62	15	9,2
Степи, прерии	2,8	26	7	13	3,6
Пустыни	22,7	7	16	2	4,2
Пашня, обрабатываемые земли	15,1	26	39	12	21,1
Окультуренные пастбища	26,3	16	42	7	18,3
Воды суши	2,4	5	1	2	0,5
Сооружения и дороги	9,8	-	-	-	-
Полярные и горные льды	17,2	-	-	-	-
<b>Итого для всей суши</b>	<b>148,9</b>	-	<b>2128</b>	-	<b>139</b>
Океан	361,1	-	?	-	> 100
<b>Всего</b>	<b>510,0</b>	-	<b>&gt; 2128</b>	-	<b>&gt; 219</b>

Источник: Акимова и др., 2001.

## 2.7. Взаимоотношения между компонентами экосистемы

Трофические взаимодействия формируют «скелет» структуры любой экосистемы, хотя все разнообразие взаимоотношений элементов экосистемы описывается шестью типами взаимодействий (Одум, 1975; Лархер, 1978; Акимова и др., 2001; таблица 6).

Структура экосистемы формируется продуцентами – организмами, фиксирующую химическую и солнечную энергию в составе своего живого вещества и тем самым делающими эту энергию доступными другим живым организмам. Эффективность фотосинтеза – доля фиксируемой энергии относительно поступившей – сильно зависит от физико-химических условий окружающей среды и обычно составляет 0,1 – 1 %, в благоприятные моменты поднимаясь до 4 – 5 % (Одум, 1975; Лархер, 1978; Марачевский, 1994; Александрова и др., 2001). Продуценты составляют первый трофический уровень, «фундамент» экосистемы, остальные уровни образуют консументы (фаготрофы), потребляющие живое вещество и редуценты (сапротрофы), превращающие продукты выделения, отмершие части живых организмов и неусвоенную пищу в доступные продуцентам минеральные и органические вещества.

Таблица 4.  
Количественная характеристика биомассы и продуктивности современной биосферы.

Характеристика	$\times 10^{12}$ кг
Биомасса биосферы (в сухом веществе, СВ)	6100 (2200)
Доля органического вещества	0,35
Годовая продукция	220
Годовое потребление и выделение $\text{CO}_2$	360
Годовой обмен метаболической воды	110
Годовое потребление и выделение кислорода	260
<b>Годовой приток нетто-энергии фотосинтеза (<math>\times 10^{18}</math> Дж)</b>	<b>12000</b>

Источник: Акимова и др., 2001.

Таблица 5.  
Баланс фотосинтеза биосферы ( $\times 10^{12}$  кг/год).

Биомы	поглощается		производится	
	$\text{CO}_2$	$\text{H}_2\text{O}$	$\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_n$	$\text{O}_2$
Суша	253	103,5	172,5	184
Океан	88	36	60	64
<b>Всего</b>	<b>341</b>	<b>139,5</b>	<b>232,5</b>	<b>248</b>

Источники: Акимова и др., 2001; Войткевич, 1993.



Таблица 6.  
Взаимоотношения между элементами экосистемы.

№	Взаимодействие	Пояснение
1	взаимовредное	типичные конкурентные взаимоотношения или прямой антагонизм между элементами экосистемы
2	полезновредное	это трофические (пищевые) отношения, например хищничество, паразитизм
3	нейтрально-вредное	отношения, вредные одному элементу, но безразличные другому (аменсализм)
4	нейтральное	как правило, нейтрализм означает просто отсутствие взаимодействия
5	полезнонейтральное	отношения, полезные одному, но безразличные другому элементу (комменсализм), например: сотрапезничество, квартиранство и так далее
6	взаимнополезное	отношения, выгодные обоим элементам (мутуализм), например лишайник, в котором водоросль и гриб срослись в единый организм, усиливая друг друга, кишечные бактерии, без которых невозможно пищеварение, и так далее

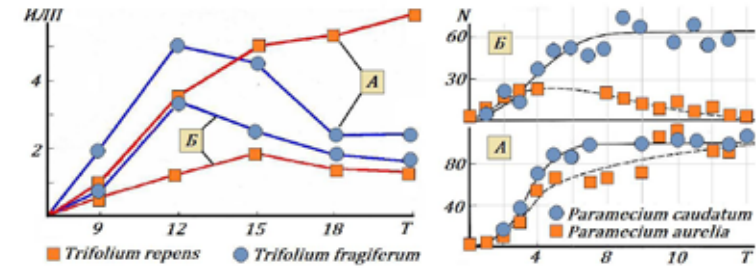


Рисунок 13.

Примеры конкурентных отношений между особями различных видов. Конкуренция между видами клевера *Trifolium* (слева, по: Лархер, 1978) в смешанных посевах (Б) и при контрольном раздельном посеве (А) на примере зависимости индекса листовой поверхности ИЛП от времени с начала вегетации Т (недели) и между видами парameций (справа, по: Одум, 1975) на примере зависимости числа особей в миллилитре от времени наблюдения при раздельном содежании (А, внизу) и совместном (Б) – пример действия принципа конкурентного исключения Гаузе (экспериментальные точки аппроксимированы логистическими кривыми).

Таблица 7.

Основные функции живого вещества.

№	Способность	Комментарий
1	Энергетическая	Поглощение солнечной энергии при фотосинтезе и сохранение ее в виде энергонасыщенных органических веществ
2	Транспортная	Перенос вещества как между трофическими уровнями, так и в пространстве в горизонтальном и вертикальном направлениях
3	Формирующая	Преобразование физико-химических параметров среды живыми организмами (например, изменение альбедо)
4	Накопительная	Избирательное накопление химических элементов живыми организмами в процессе их жизнедеятельности
5	Преобразующая	Перестройка физико-химических процессов и сопутствующее изменение окружающей среды за счет обмена веществами
6	Синтезирующая	Синтез новых органических веществ, отсутствующих в окружающей среде в отсутствие живого вещества

## 2.8. Принцип Гаузе и концепция экологической ниши

*Одновременно в ограниченном пространстве два вида не могут устойчиво сосуществовать, если они занимают одну экологическую нишу.*

Каждый трофический уровень содержит несколько пищевых ресурсов. Например, на уровне продуцентов разные виды трав, корни, корнеплоды, древесина, листья деревьев и так далее являются различными пищевыми ресурсами, каждый из которых преимущественно потребляет один из видов консументов следующего уровня. Между организмами, потребляющими один и тот же пищевой ресурс, происходит жесткая конкуренция, если организмы потребляют различный пищевой ресурс, между ними устанавливаются нейтральные отношения. Таким образом, каждый трофический ресурс формирует собственную «экологическую нишу», с точки зрения потребителей этого ресурса изолированную от прочих экологических ниш.

Конкуренция за ресурсы экологической ниши происходит между видами живых организмов, претендующими на нее, в соответствии с принципом Гаузе: одновременно в ограниченном пространстве два вида не могут устойчиво сосуществовать, если они занимают одну экологическую нишу.

Живые организмы каждого трофического уровня взаимодействуют таким образом, чтобы каждая экологическая ниша оказалась заполненной собственными консументами, а пищевой ресурс наиболее эффективно использовался для производства живого вещества. Продуценты, в свою очередь, «стремятся» заполнить все доступное пространство для наиболее эффективного использования своего главного «пищевого» ресурса – света, образуя при благоприятных обстоятельствах непрерывную «мозаику» соприкасающихся друг с другом биоценозов.

## 2.9. Основная функция экосистем

Структура экосистемы, сформированная взаимоотношениями ее элементов, предназначена природой для переноса и накопления солнечной энергии в молекулах живого вещества. Основная функция природных экосистем – наиболее эффективное при текущих физико-химических условиях окружающей среды производство живого вещества из солнечной энергии и доступных минеральных и органических ресурсов. Произведенное экосистемами живое вещество имеет ряд важных «функций» (таблица 7).

Процессы, происходящие в экосистеме в условиях антропогенного воздействия, и ее реакция на внешнее воздействие зависят от «технологии производства» живого вещества в ней (таблица 8). С точки зрения такой



«технологии» природные и искусственные экосистемы четко различаются. Если для природных экосистем основной функцией является наиболее эффективное производство живого вещества, то искусственные экосистемы, созданные человеком, имеют своей функцией не производство живого вещества вообще, а производство его определенной специфической, полезной для человека, доли – «урожая». Для удобства дальнейших рассуждений под «урожаем» можно понимать ту заранее намеченную долю живого вещества искусственной экосистемы, которая предназначена для удовлетворения каких либо человеческих потребностей. Естественно, такие системы принципиально неустойчивы, недолговечны и неспособны к самостоятельному существованию без постоянного вмешательства человека. Хотя «урожай», получаемых в искусственных экосистемах, выше, чем в аналогичных природных экосистемах, их продуктивность

**Таблица 8.**

**Основные «технологии производства» живого вещества в экосистемах.**

№	Производители первичной продукции	Цели производства	Комментарий
1	автотрофы	живое вещество, биомасса	<i>природные экосистемы, существующие самостоятельно без вмешательства человека</i>
2	сапротрофы		
3	автотрофы и сапротрофы		
4	автотрофы, сапротрофы	«урожай»	<i>искусственные экосистемы, существующие благодаря вмешательству человека</i>

(производство биомассы на единицу площади за сезон), как правило, ниже.

## 2.10. Типы природных экосистем

Природные экосистемы сходны по своим функциям, однако по способу производства первичной продукции делятся на три типа. В экосистемах первого типа первичную продукцию производят организмы-автотрофы, обычно за счет реакции фотосинтеза. К таким экосистемам относятся биогеоценозы, некоторые пресноводные и морские биоценозы.

В экосистемах второго типа первичную продукцию формируют организмы-сапротрофы. Они преобразуют поступающие извне биомассу и органическое вещество в легко доступные минеральные и органические ресурсы. Примерами подобных экосистем являются многие морские и пресноводные сообщества.

Локальные экосистемы (консорции и фации, таблица 1), как правило, относятся к первому или второму типам. К третьему типу, сформированному смешением в различных пропорциях первых двух, относится большинство региональных природных экосистем, биомы и земная биосфера в целом.

В данной работе будут рассмотрены критерии безопасности для природных локальных экосистем с автотрофным и сапротрофным типами продукции. В

следующих разделах везде под «экосистемой», если не сказано прямо, понимаются именно биотопы. Полученные результаты и выводы могут быть обобщены и на экосистемы со смешанным типом продукции, в том числе и регионального масштаба.



## 3. Жизнь экосистемы

### 3.1. Принцип Либиха – Шелфорда

Стабильное существование всякого сообщества живых организмов поддерживается сложной структурой связей между элементами этого сообщества. Главную роль в придании устойчивости экосистеме играют отрицательные обратные связи, формирующие своеобразные круговороты различных веществ и отдельных химических элементов в пространстве экосистемы. В настоящее время выделяют два типа устойчивости экосистем: резистентную и упругую.

Резистентная устойчивость (резистентный гомеостаз) – способность экосистемы поддерживать свою структуру и элементный состав при внешних воздействиях. Естественно, эта способность имеет некие пределы относительно изменяющихся внешних факторов, которые и являются пределами благоприятного существования экосистемы. Значения фактора между пределами благоприятного существования называются зоной (диапазоном) толерантности, или зоной благоприятного существования экосистемы.

Практически, каждый компонент экосистемы имеет собственный диапазон толерантности, которых для совместно существующих в экосистеме видов перекрывается с диапазоном толерантности других видов, присутствующих в экосистеме. Перекрывающаяся часть

## 3. Жизнь экосистемы





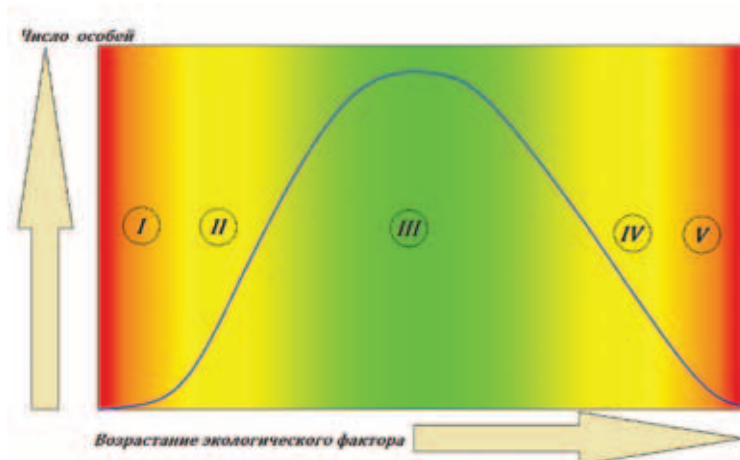


Рисунок 14.

#### Принцип Либиха-Шелфорда.

По оси абсцисс – значения экологического фактора (доступность воды, какого-нибудь минерального вещества, света, кислорода, температуры, кислотности и так далее); по оси ординат – число особей вида, проживающих в данных условиях. Почти две трети особей вида обитают в диапазоне значений III по каждому из экологических факторов, а ещё четверть – в приемлемых диапазонах существования II и IV. Области I и V не подходят для постоянного существования организмов этого вида, в них он обречен на вымирание.

#### Принцип Либиха – Шелфорда

Рост и развитие живых организмов определяется тем экологическим фактором или материальным ресурсом, чье значение находится ближе всего к границе толерантной зоны.

толерантных диапазонов формирует экологическую нишу для компонентов экосистемы, занимающих один и тот же трофический уровень. В пределах толерантного диапазона роста и развития живых организмов происходит в соответствии с принципом Либиха – Шелфорда: рост и развитие живых организмов определяется тем экологическим фактором или материальным ресурсом, чье значение находится ближе всего к границе толерантной зоны.

Такой экологический фактор называется лимитирующим. Это может быть, например, доступная концентрация того или иного химического элемента. Принцип Либиха – Шелфорда справедлив для всех живых систем – от отдельно взятого организма до биомов и биосферы в целом. Следствиями принципа Либиха-Шелфорда являются принцип оптимальности: любая экосистема функционирует с наибольшей эффективностью в некоторых характерных для нее пространственно-временных пределах, и концепция «экологической ниши»: каждый биологический вид адаптирован к специфичной для него совокупности условий существования, называемой «экологической нишей».

**Концепция «экологической ниши»:** каждый биологический вид адаптирован к специфичной для него совокупности условий существования, называемой «экологической нишей».

### 3.2. Принцип Ле Шателье – Брауна

*Экосистема, выведенная из диапазона толерантности внешним воздействием, при его прекращении стремится вернуться в диапазон толерантности, компенсируя последствия оказанного воздействия.*

Упругая устойчивость (упругий гомеостаз) – способность экосистемы восстанавливать первоначальную структуру и элементный состав после серьезного их нарушения, например, утраты некоторых компонентов экосистемы. Понятно, что такого рода воздействия выводят экосистему далеко за пределы диапазона толерантности. Однако, если они не превышают неких пределов – пределов выживания экосистемы, за некоторый промежуток времени утраченные компоненты восстановятся и экосистема вернется в толерантный диапазон в соответствии с принципом Ле Шателье – Брауна: экосистема, выведенная из диапазона толерантности внешним воздействием, при его прекращении стремится вернуться в диапазон толерантности, компенсируя последствия оказанного воздействия.

Принципы Либиха-Шелфорда и Ле Шателье – Брауна характеризуют механизмы, управляющие ростом и развитием организмов экосистемы, если внешнее воздействие не выводит значение лимитирующего фактора за пределы благоприятного существования.

### 3.3. Принцип Холлинга

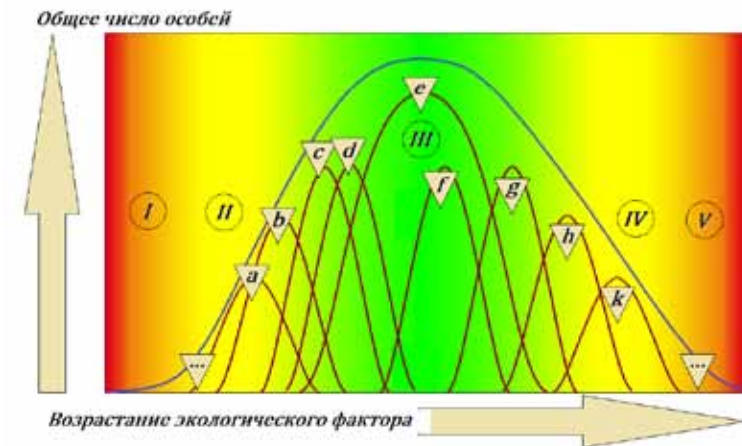
Ситуация меняется, когда внешнее воздействие на экосистему продолжительно и создаёт новые, отличные от первоначальных, условия существования. Даже если на первый взгляд изменённые условия среды близки к первоначальным, они предоставляют конкурентные преимущества совсем другим видам живых организмов, что приводит к замещению одних доминирующих видов другими, более «успешными».

Естественно, подобное изменение влечёт за собой и изменение самой экосистемы, замене её на сообщество организмов, более «успешных» в новой изменённой среде, часто даже без смены доминирующего вида-эдификатора (рис. 16). То есть, при выходе экологического фактора за пределы благоприятного существования («стрессовых» воздействиях) произойдет формирование новой, «замещающей» предыдущую, экосистемы, более приспособленной к новым условиям. Или сообщество живых организмов будет окончательно разрушено. Такое замещение экосистем при изменении условий существования – действие принципа Холлинга (Holling, 1973): при «стрессовых» воздействиях живые организмы или формируют то сообщество, толерантный диапазон которого наиболее близок к сложившимся в результате воздействия новым условиям, или погибают, если такое сообщество не может быть сформировано.

Если организмы способны сформировать устойчивые сообщества в широком диапазоне параметров окружающей среды, сформированные сообщества называют динамически прочными (устойчивыми). Если же организмы способны сформировать устойчивые сообщества в узко ограниченных параметрах окружающей среды, то такие сообщества называются динамически хрупкими (неустойчивыми).

Практически, из всех существующих в экосистеме связей именно отрицательная обратная связь между элементами экосистемы и придает сообществу оба вида устойчивости, а диапазон устойчивости определяется областью действия отрицательной обратной связи. Замещение одной экосистемы другой, более приспособленной к сложившимся условиям окружающей среды, возможно лишь при существовании соответствующей этим условиям области отрицательной обратной связи (Бигон и Харпер, 1989; Одум 1975).

Как правило, при благоприятных физических условиях среды экосистемы в большей степени проявляют резистентную, а не упругую устойчивость, а в изменчивых физических условиях наблюдается прямо противоположное. Примером упругой устойчивости с отрицательной обратной связью могут служить биотопы чапаралья, распространенные в зоне субтропиков по всему земному шару, и таежные леса Восточной Сибири, регулярно подверженные катастрофическим пожарам и



**Рисунок 15. Принцип Холлинга.**

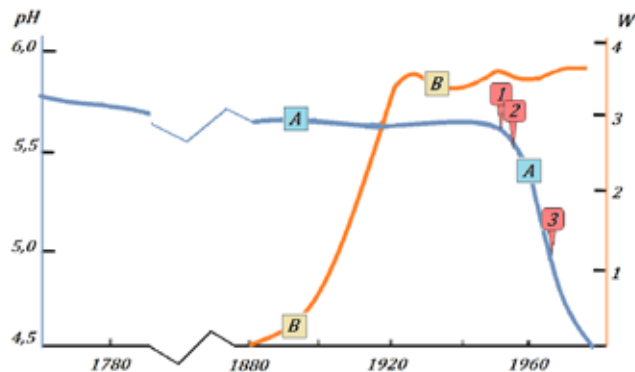
В толерантном диапазоне III для вида  $S$  с ним сосуществуют и несколько иных видов с более «узкой» толерантностью  $a, b, c, d, e, f$  и так далее. При изменении рассматриваемого экологического фактора от II до IV наблюдатель увидит изменение состава экосистемы от  $S_a$  до  $S_k$ , но в наиболее благоприятных условиях сообщество будет иметь вид  $S_e$ . Экосистемы от  $S_a$  до  $S_k$  образуют холлинговский ряд и являются динамически прочными. В отсутствии вида  $S$  экосистемы, построенные вокруг видов  $a - k$  окажутся динамически хрупкими.





**Рисунок 16. Принцип Холлинга.**

Холлинговский ряд экосистем на примере соснового леса (вид *S* – сосна): А – сосняк-беломошник (Республика Коми); Б – сосняк брусничный (Подмосковье); В – сосняк зеленомошник (Рязанская область).



**Рисунок 17. Пример экологической катастрофы.**

Вымирание ценных пород рыб из-за изменения pH воды (А, шкала слева) в озере Биг Муз (США) в результате многолетних кислотных дождей из-за выбросов соединений серы в атмосферу (В, шкала справа, миллионы тонн в год). Вымирание ценных пород рыб: 1 – вымирание малоротого окуня и американского сига; 2 – чукучана; 3 – озерной форели. По Weizsacker et al., 1997.

возрождающиеся вновь. Возможно, пожары для подобных биотопов — естественный механизм обновления растительности и обогащения почвы минералами, необходимыми для прорастания новых семян.

Однако следует иметь в виду, что в природе живые организмы имеют множество возможностей сформировать сообщество (экосистему). Поэтому после прекращения внешнего воздействия на природную экосистему, новое сообщество совершенно необязательно окажется идентично изначальному, хотя может быть сходным с ним. До вмешательства человека на месте зарослей чапарала росли дубовые леса. Со временем, хотя оно может оказаться весьма значительным (десятилетия, столетия), изначальная экосистема может восстановиться, если будут восстановлены исходные условия окружающей среды.

Для сохранения устойчивости всякой экосистеме нужны ресурсы для восполнения потерь, понесённых из-за неблагоприятных внешних условий. Если такие ресурсы отсутствуют, экосистема погибает, так как поддерживать гомеостаз более не в состоянии (Рис.17). Такое событие можно с полным правом называть «экологической катастрофой».

*При «стрессовых» воздействиях живые организмы или формируют то сообщество, толерантный диапазон которого наиболее близок к сложившимся в результате воздействия новым условиям, или погибают, если такое сообщество не может быть сформировано.*

### 3.4. Принцип Эшби и концепция биоразнообразия

В сформированных на безжизненном пространстве сообществах (с уровня фации и выше, таблица 1) число видов невелико, однако по мере усложнения экосистемы в процессе ее дальнейшего развития это число увеличивается. Общее число видов в сообществах тем выше, чем больше биомасса сообщества, зависит от возраста экосистемы и ее типа. В сложившихся экосистемах, устойчиво существующих длительный период времени, число видов может оказаться меньше, чем на предыдущих стадиях развития, но зато всегда выделяются 2-3 вида, занимающих наибольшее пространство и имеющих наибольшую численность (биомассу). Такие виды называются доминантными (доминирующими).

На уровне консорции обычно сообщество строится вокруг единственного вида, производящего первичную биомассу и создающего благоприятные условия жизни сопутствующих ему потребителей (консументов). Вид, вокруг которого строится остальное сообщество, называется эдификатором. В развитых устойчивых фациях и экосистемах более высокого уровня именно виды-эдификаторы и являются видами-доминантами.

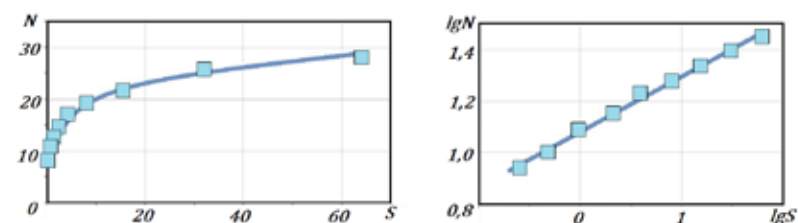
Виды живых организмов, входящие в экосистему, связаны с эдификаторами (на уровне консорций) и доминантами (с уровня фаций и выше) рассмотренными

выше взаимоотношениями (таблица б). Чем больше видов в экосистеме (выше ее биоразнообразие), тем эффективнее она использует имеющиеся ресурсы окружающей среды и свои собственные, тем стабильнее и устойчивее экосистема к внешним воздействиям. Это правило называется принципом Эшби: стабильность и устойчивость экосистемы тем выше, чем больше видовое разнообразие.

И наоборот, чем ниже биоразнообразие, тем менее устойчиво сообщество живых организмов, тем выше риск его гибели.

Видовое разнообразие экосистемы прямо связано с числом трофических уровней экосистемы и числом компонентов на них. Видовой состав является качественной характеристикой экосистемы. Обычно в сообществе доминируют несколько видов, тогда как большое число других видов имеет незначительную численность.

Очевидно, что видовой состав экосистемы (и ее



**Рисунок 18. Биоразнообразие и принцип Эшби.**

Слева - зависимость числа видов  $N$  от площади экосистемы  $S$ , квадратные метры, справа - та же зависимость в двойном логарифмическом масштабе для экосистем умеренной зоны. По: Rosenzweig, 1995.

видовое разнообразие) зависит от ранга экосистемы: чем выше ранг, тем больше территория экосистемы и тем больше потенциальное число видов, обитающее в такой системе. Если консорции построены, как правило, вокруг единственного эдификатора, образующего среду обитания для своих организмов-спутников, а фации содержат небольшой набор консорций, то экосистемы более высоких рангов обычно состоят из значительного числа разнообразных элементов. В соответствии с этим меняется и биоразнообразие экосистем.

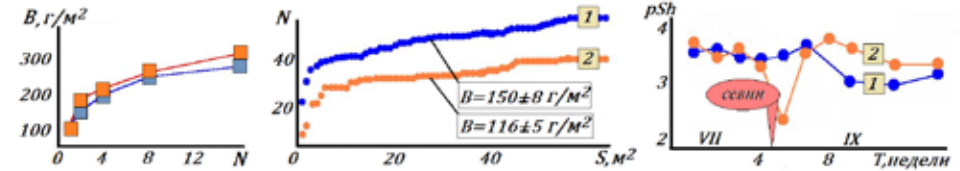
Для количественной оценки биоразнообразия обычно используется показатель Шеннона  $pSh$ :

$$pSh = - \sum_{i=1}^N \frac{n_i}{M} \log_2 \frac{n_i}{M}, \quad (1)$$

где  $M$  – общее число особей в экосистеме,  $N$  – число видов в экосистеме,  $n_i$  – число особей вида  $i$  в экосистеме.

$$p_i = \frac{n_i}{M} \quad (2)$$

называется относительной значимостью вида  $i$  и вычисляется как отношение количества особей или суммарной биомассы данного вида к общему числу особей или полной биомассе. Показатель Шеннона для неблагоприятных экосистем обычно меньше 3 и меняется от 4 и выше для естественных сообществ, не подверженных неблагоприятным воздействиям.



**Рисунок 19. Связь между продукцией и биоразнообразием.**

*A – связь между плотностью биомассы и биоразнообразием для луговых фаций за 1999-2000 гг. (Tilman D. et al., 2001);*

*Б – биоразнообразие участков степи, неподверженных антропогенному стрессу (1) и испытывающих сильный стресс (2, Yongfei Bai et al., 2004);*

*В – изменение показателя Шеннона для мезофауны лугового сообщества на контрольном участке (1), до и после применения инсектицида севина (2, Одум, 1975).*

Показатель Шеннона широко используется для оценки биоразнообразия благодаря тому, что является нормально распределенной величиной, пригодной к непосредственному вычислению на основе несложно получаемых экспериментальных данных. Однако применять его следует с большой осторожностью, так как виды, участвующие в подсчете, должны соответствовать рангу экосистемы, и относится к одному трофическому уровню и сходному фенологическому периоду. Строго говоря, для каждого трофического уровня экосистемы необходимы отдельные подсчеты биоразнообразия, которые неизбежно должны учитывать и ранг экосистемы. Если выбор объектов



для вычисления показателя Шеннона производится вне системного подхода, полученные значения могут служить только иллюстрацией и не годятся в качестве критерия безопасности.

### 3.5. Сукцессия и возраст экосистемы

Любое сообщество непрерывно изменяется, приспособляясь к изменениям внешней среды. Поскольку жизнедеятельность живых организмов меняет их среду обитания, то изменения внешней среды разделяют на аллогенные, не связанные с жизнедеятельностью экосистемы, и автогенные, вызванные деятельностью экосистемы. Например, возникая на первоначально мертвом грунте, «пионерные» сообщества производят органическое вещество, которое формирует почву и создает условия для замещения пионерного сообщества более сложным (автогенные изменения); лесные таежные сообщества подвержены пожарам, уничтожающими лесные экосистемы, но высвобождающие минеральные вещества (аллогенные изменения).

На одной и той же территории или акватории с течением времени одни экосистемы замещают другие. Аллогенное изменение экосистем связано с естественными, в том числе катастрофическими событиями (пожарами, наводнениями, извержениями вулканов и тому подобное). Антропогенное

изменение – с хозяйственной деятельностью (отчуждением территорий и акваторий, загрязнением окружающей среды и так далее). Природно-климатические факторы не влияют на замещение экосистем в силу приспособленности к ним. В отсутствии катастроф и антропогенного воздействия происходит плавное замещение одних сообществ другими с более сложной структурой, с более эффективным производством живого вещества за счет автогенных изменений экосистемы. Каждое сообщество само определяет и условия существования замещающего, и причины собственного исчезновения. Такой причиной может быть накопление вещества и энергии, которые сообщество уже не в состоянии включить в круговорот и сопутствующее преобразование окружающей среды. Процесс автогенного замещения одних сообществ другими называется сукцессией (рис. 20).

Замещение экосистемы на другую может занимать как довольно длительные (десятилетия), так относительно короткие (пару лет) промежутки времени. Каждая экосистема в ряду последовательных автогенных замещений становится просто одним из этапов сукцессии. Последний из этапов сукцессии называется климаксом. На ранних этапах сукцессии число видов в сообществе мало, но по мере развития видовое разнообразие увеличивается и в сообществе проявляется весь спектр взаимоотношений между элементами экосистемы. Климаксное сообщество максимально устойчиво, поскольку имеет множество

специализированных видов и стабилизированные круговороты необходимых биогенных веществ и энергии, тогда как предыдущие этапы сукцессии обладают меньшей устойчивостью. Чем ниже этап сукцессии, тем выше риск гибели сообщества вследствие неблагоприятных аллогенных и антропогенных изменений, тем меньше «продолжительность жизни» экосистемы даже в отсутствии таких изменений.

Необходимо отметить, что в процессе сукцессии изменяется ранг экосистемы (рис. 21). Если пионерные сообщества – это просто набор отдельных консорциев, то в процессе развития эти консорции начинают взаимодействовать, образуя фации, а взаимодействующие фации формируют биотопы. Климатические сообщества не бывают меньшего, чем биотопы, ранга, поскольку иначе нельзя обеспечить весь спектр необходимых для формирования климатического сообщества взаимодействий и достаточный для такого спектра уровень видового разнообразия.

### 3.6. Поток энергии и поток вещества

Первоначально произведенная живым веществом первого трофического уровня экосистемы биомасса является трофическим ресурсом для живого вещества следующего трофического уровня, и так далее.

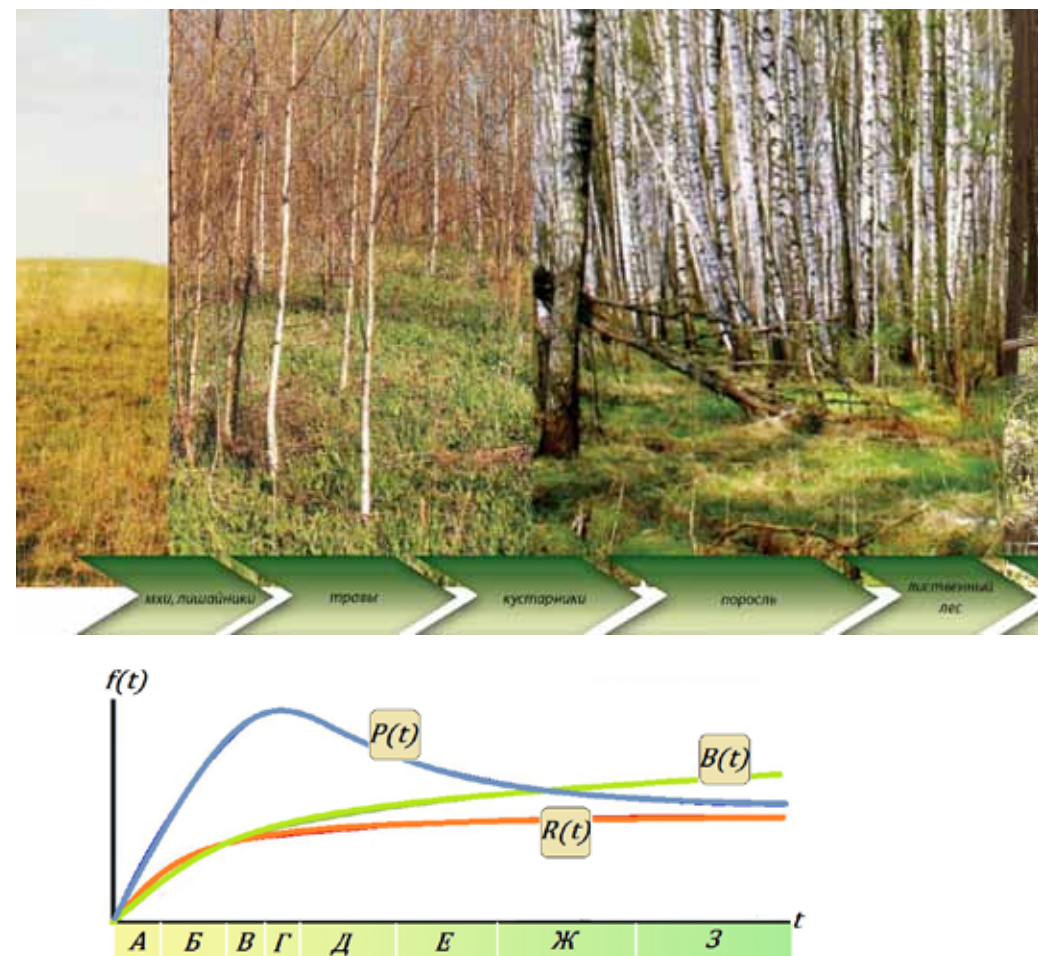


Рисунок 20. Сукцессия.

На коллаже сверху – пример таежной сукцессии. За счет автогенных причин пионерные сообщества (А,Б) постепенно (30 – 300 лет) замещаются климаксным сообществом (З). В процессе сукцессии наибольшая продукция  $P(t)$  смещена к началу (В,Г), тогда как наибольшая биомасса  $B(t)$  и наибольшие потери на поддержание жизнедеятельности  $R(t)$  приходятся на климакс (Одум,1975; Бродский, 2002; Manovaban, 2010).



**Рисунок 21. Сукцессия.**

Изменение ранга экосистем в процессе сукцессии от пионерного (А) сообщества до климакса (З, буквенные обозначения стадий сукцессии – как на рис.20).

Трофические отношения в экосистеме являются тем скелетом, вокруг которого «нарастают» все остальные виды взаимоотношений между элементами сообщества, управляющие непрерывным потоком энергии и вещества. Консументы для поддержания своей жизнедеятельности постоянно нуждаются в биомассе, производимой компонентами предыдущего трофического уровня, постоянно «распределяя» ее по экологическим нишам в соответствии со своими предпочтениями, и в процессе своей жизнедеятельности производят собственную биомассу и под воздействием ее потребителей формируют экологические ниши. Объем биомассы в экологических нишах и скорость ее производства являются ключевыми характеристиками сообщества.

Очевидно, что здесь неизбежно действуют законы сохранения вещества и энергии: биомасса каждого следующего трофического уровня консументов не может превышать биомассу предыдущего трофического уровня, так как часть ресурсов тратится на дыхание.

Это соотношение обычно называют «принципом экологической пирамиды».

*Принцип «экологической пирамиды». Биомасса каждого следующего трофического уровня консументов не может превышать биомассу предыдущего трофического уровня, так как часть ресурсов тратится на дыхание.*



Биомасса фотоавтотрофов, обычно формирующих «фундамент» экологической пирамиды, производится за счет фотосинтеза из углекислого газа, воды и солнечной энергии. Доступность этих ресурсов определяет величину «фундамента». Биомасса редуцентов (сапротрофов), в свою очередь, подчиняется принципу пирамиды, так как синтезируется из биомассы, произведенной продуцентами и консументами.

Живое вещество сообщество само, с этой точки зрения, определяет пределы и направления возможного переноса энергии и вещества. Если сам процесс переноса можно сравнить с течением воды в реке, то живое вещество сообщества окажется тем «руслом», по которому «течет» этот поток. «Скорость» и «объем» такого потока являются величинами, измеряемыми количественно, а экосистема характеризуется входящим потоком энергии и вещества, их распределением между компонентами экосистемы и выходящими потоками энергии и вещества.

### 3.7. Количественные характеристики экосистемы

Наиболее очевидные количественные характеристики экосистемы – биомасса и «урожай на корню». Биомасса организмов – масса тел этих организмов в килограммах в пересчете на СВ (кгСВ) (Бигон и Харпер, 1989; Одум, 1975)

или на чистый углерод (далее кгС), «урожай на корню» – масса тел всех организмов на единице площади суши или воды (Бигон и Харпер, 1989; Одум, 1975). Как уже отмечалось выше, к биомассе, в отличие от живого вещества, относят организмы целиком, и она является измеряемой величиной. Живое вещество, напротив, является величиной расчетной. Часто «биомассой» называют суммарную массу организмов на единице площади экосистемы, то есть плотность биомассы, или удельную биомассу. В данной работе далее под биомассой понимается именно масса организмов (в пересчете на сухое вещество). Важные количественные характеристики процесса производства биомассы в экосистеме приведены в таблице 9.

Продуктивность  $k$ -го элемента  $i$ -го компонента сообщества за время наблюдения (рассчитываемая величина) может быть определена как прирост его биомассы за это время, например, взвешиванием животного раз в сутки:

$$Y_{ik}|_{t_1}^{t_2} = \frac{B_{ik}(t_2) - B_{ik}(t_1)}{t_2 - t_1} . \quad (3)$$

Продуктивность  $i$ -го компонента – рассчитываемая величина:

$$Y_i(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \sum_k^{n_k} Y_{ik}(\Delta t) = \frac{dB}{dt} . \quad (4)$$

Очевидно, что при таком измерении продуктивности в результирующей величине уже учтены затраты  $i$ -

Таблица 9. Основные количественные характеристики процесса производства живого вещества в экосистемах.

№	Переменная	Символ	Размерность	Пояснение
1	Биомасса i-го компонента	$B_i$	кгС	Полная масса всех элементов i-го компонента экосистемы (неассимилированная пища + живое вещество + невыведенные продукты жизнедеятельности)
2	Продукция i-го компонента	$P_i$	кгС/с	Производство биомассы i-го компонента за единицу времени
3	Затраты i-го компонента	$R_i$	кгС/с	Затраты i-го компонента на поддержание жизнедеятельности (дыхание, тепловые потери и так далее)
4	Продуктивность i-го компонента	$Y_i$	кгС/с	часть продукции i-го компонента, не перерабатываемая экосистемой за единицу времени
5	Валовая первичная продукция	$A$	кгС/год	Производство биомассы продуцентами за год
6	Чистая первичная продукция	$A_0$	кгС/год	Производство биомассы продуцентами за год с учетом затрат на поддержание жизнедеятельности
7	Чистая продуктивность	$Y$	кгС/год	часть продукции, не перерабатываемая экосистемой за год

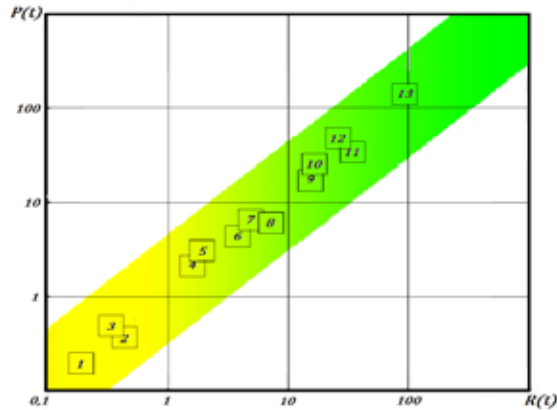
го компонента на поддержание жизнедеятельности  $R_i$  и потребление произведенной биомассы другими компонентами экосистемы, поэтому продукция компонента может быть вычислена для любого момента времени как сумма  $Y_i$  и  $R_i$ . Практически, любые затраты живых организмов на поддержание жизнедеятельности так или иначе являются просто потерями на дыхание, которые можно измерить в произвольный момент времени по выделению углекислого газа k-м элементом i-го компонента сообщества и рассчитать для i-го компонента как сумму измеренных величин:

$$R_i(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \sum_k^{n_k} R_{ik}(\Delta t). \quad (5)$$

Пусть n-ый трофический уровень – наивысший в сообществе, тогда он не имеет потерь биомассы за счет ее потребления другими компонентами экосистемы. Продукция биомассы для него может быть определена как сумма чистой продуктивности всех компонентов данного уровня и потерь на дыхание, а продукция всего этого трофического уровня – как их сумма:

$$P_n = Y_n + R_n. \quad (6)$$

Поскольку вся продукция этого уровня связана с переносом вещества/энергии с предыдущего трофического уровня, то продукция предыдущего уровня:



**Рисунок 22. Соотношение потоков энергии и вещества в различных биомах.**

Водные биомы формируются в основном гетеротрофными сукцессиями, наземные – автотрофными. Чем ближе сообщество к климаксу, тем ближе к единице отношение  $P(t)/R(t)$ . Цифрами обозначены пустыни (1), воды океана (2), тундра (3), озера (4), степи (5), реки (6), агроэкосистемы (7), аквакультуры (8), леса (9), эстуарии (10), экваториальные леса (11), коралловые рифы (12), апвеллиги. Цифры по осям в граммах углерода на квадратный метр в сутки. Рассчитано по: Одум, 1975; Риклефс, 1980; Лархер, 1978; Александрова, Хаскин, 2009.

$$P_{n-1} = Y_{n-1} + R_{n-1} + P_n. \quad (7)$$

Валовую первичную продукцию, определяемую как производство биомассы продуцентами, можно рассчитать как:

$$A = \sum_i Y_i + \sum_i R_i, \quad (8)$$

чистую первичную продукцию (чистую ассимиляцию

или наблюдаемый фотосинтез) сообщества как разницу между валовой продукцией и затратами на дыхание всех трофических уровней, кроме первого, а чистую продуктивность сообщества как суммарную продуктивность всех компонентов сообщества в этот момент времени.

Чем выше этап сукцессии, тем меньше эта величина (рис.20). В климаксных сообществах она близка к нулю. Однако хотя отношение величин  $P(t)$  и  $R(t)$  для климаксных сообществ близко к единице, значения этих величин тем больше, чем правее рассматриваемый биотоп находится в ряду биомов (рис. 22).

Таким образом, каждая экосистема может быть охарактеризована количественно числом трофических уровней, биотических компонентов на каждом трофическом уровне, биомассой этих компонентов, продуктивностью этих компонентов и их затратами на дыхание (поддержание жизнедеятельности).

### 3.8. Естественные изменения характеристик экосистемы

Всякие количественные изменения характеристик экосистемы могут быть искусственными, то есть антропогенными, или естественными. Последние, в свою очередь, вызваны либо автогенными, либо аллогенными причинами. Для анализа естественных



изменений удобно использовать соотношения между количественными характеристиками экосистемы. Первое из таких соотношений, эффективность ассимиляции, показывает, какую часть поступившего вещества/энергии способен ассимилировать  $i$ -ый компонент экосистемы и вычисляется по соотношению используемой и потерянной энергии в соответствующем компоненте экосистемы. Для растительноядных животных эта величина может варьировать от 0,1 до 0,8 в зависимости от вида пищи (травы/зерно), для консументов более высоких уровней эффективность ассимиляции в зависимости от вида пищи составляет 0,6 – 0,8 (Одум, 1975; Одум, 1981).

Часто эту величину путают с эффективностью фотосинтеза, иногда тоже называемой эффективностью ассимиляции, вычисляемой по отношению ассимилированной и падающей энергией солнечного света. Определяемая таким образом эффективность фотосинтеза составляет 0,002 – 0,05 в зависимости от типа реакции фотосинтеза (С<sub>3</sub>, С<sub>3</sub>-3, С<sub>3</sub>-4), времени и условий окружающей среды (Лархер, 1978).

Динамика изменения биомассы  $i$ -го компонента определяется продуктивностью этого компонента. Эта величина сильно меняется в зависимости от времени суток, времени года, освещенности и так далее. Поэтому гораздо удобнее для анализа происходящих в экосистеме изменений использовать среднегодовую продуктивность, которая для  $i$ -го компонента вычисляется:

$$Y_{1i} = \int_1^{365} Y_i(t) dt . \quad (9)$$

На ранних стадиях сукцессии среднегодовая продуктивность компонентов высока, а число компонентов невелико. По мере приближения к климаксу среднегодовая продуктивность каждого компонента стремится к нулю, а число компонентов растет. С экологической точки зрения эти изменения очевидны, так как любая неиспользованная биомасса (а продуктивность определяет производство такой биомассы) есть потенциальный питательный ресурс, вокруг которого при развитии экосистемы формируется экологическая ниша. В климаксом сообществе вся продукция сообщества неизбежно тратится на жизнедеятельность. Динамику биомассы сообщества можно описать дифференциальным уравнением:

$$\frac{dB(t)}{dt} = Y(t) = P(t) - R(t) , \quad (10)$$

а устойчивое стационарное состояние сообщества

$$Y_1 = \int_1^{365} Y(t) dt = 0 \quad (11)$$

будет соответствовать климаксу:

$$\int_1^{365} P(t) dt = \int_1^{365} R(t) dt . \quad (12)$$

Естественно, даже в климаксной стадии сукцессии в каждый момент времени продукция сообщества не равна потерям на поддержание жизнедеятельности: в благоприятные периоды времени продукция больше, а в неблагоприятные – меньше, чем эти потери. Очевидно, что в зависимости и от периода времени, и от стадии сукцессии будет различна и уязвимость экосистемы для неблагоприятного воздействия.

### 3.9. Отклик экосистемы на антропогенное воздействие

Так как жизнь экосистемы прямо связана с производством биомассы, то наиболее очевидный отклик экосистемы – изменение ее количественных характеристик  $B(w,t)$ ,  $P(w,t)$  и  $R(w,t)$  вследствие изменения аллогенных и антропогенных факторов  $w$ , приводящему к

- уменьшению территории/акватории экосистемы и, возможно, к снижению ранга экосистемы;
- увеличению потерь на поддержание жизнедеятельности и, возможно, замещение эффективной экосистемы на оптимальную в новых условиях в холлинговском ряду;
- уменьшению биомассы/производства биомассы и, возможно, снижению сукцессионной стадии в сторону пионерного сообщества.

Значительные уровни неблагоприятного воздействия могут привести, на первый взгляд, к парадоксальному результату – повышению продукции  $P(w,t)$  и уменьшению потерь на дыхание  $R(w,t)$  сообщества вследствие сдвига от климакса к средним стадиям сукцессии (рис.14), имеющим меньшую устойчивость.

Уменьшение территории экосистемы прямо связано с уменьшением биомассы, уменьшением числа экологических ниш и неизбежным снижением биоразнообразия. Уменьшение биомассы экосистемы неизбежно приводит к увеличению межвидовой и внутривидовой конкуренции и сопутствующих потерь на поддержание жизнедеятельности. Если подобная ситуация затянется, часть видов из экосистемы исчезнут в результате проигрыша в конкурентной борьбе, а часть – из-за изменения условий окружающей среды с толерантных на неблагоприятные. Поэтому кратковременное антропогенное воздействие приводит к временному уменьшению  $B(w,t)$  и  $P(w,t)$  и увеличению  $R(w,t)$ , а продолжительное антропогенное воздействие – к серьезной деградации экосистемы, то есть снижению ее биоразнообразия, понижению этапа сукцессии или даже снижению ранга экосистемы (например, с фации на объединение консорций). А это, в свою очередь, приводит к снижению устойчивости экосистемы и повышению риска ее гибели.

## 4. Благополучие экосистем как критерий безопасности

### 4.1. Критерии безопасности для экосистемы как целого

Конечно, с точки зрения экологической безопасности в центре внимания должны находиться экосистемы как целое, и именно для них должны быть определены искомые критерии безопасности. Однако, как показано выше, экосистемы – сложно организованные сообщества, различающиеся по рангу, стадии сукцессии, позиции в холлинговском ряде, биоразнообразию и так далее. Под действием аллогенных и антропогенных факторов в экосистеме могут происходить изменения, частично направленные на компенсацию внешнего воздействия (принцип Ле Шателье – Брауна), а частично являющиеся неблагоприятными последствиями такого воздействия: изменение ранга, снижение стадии сукцессии, замещение экосистемы сходной (принцип Холлинга), изменение отдельных характеристик экосистемы (биоразнообразия, биомассы, продукции и так далее).

Подобное разнообразие отклика на воздействие со стороны может вызвать недоумение при попытке решить, что же всё-таки подлежит защите? Для какой

## 4. Благополучие экосистем как критерий безопасности





системы необходимы критерии безопасности? Что является ключевым с точки зрения защиты: компоненты экосистемы, её иерархическая, пространственная или временная структура? Может быть, следует поискать единый критерий безопасности, подходящий для любого типа, ранга или возраста экосистемы?

Защита каждой отдельной консорции или фации является не только бессмысленной и ненужной, но и опасной, так как устойчивость экосистемы к внешнему воздействию напрямую зависит от её ранга. Чрезмерное внимание к экосистемам младших рангов может привести к недостатку защиты экосистем ранга биотоп и выше и, как следствие, их деградацию до отдельных фаций. С другой стороны, безусловная защита локальных и региональных ландшафтов серьёзно затруднит хозяйственную деятельность человека и послужит препятствием для освоения целых регионов. Но в некоторых случаях такой подход должен быть оправдан при наличии серьёзного экологического обоснования, поскольку игнорирование проблем, возникающих при уничтожении экосистем такого ранга, неизбежно повлечёт за собой проблемы ещё большие.

Например, безудержное строительство коттеджных посёлков вблизи мегаполисов и сопутствующей им инфраструктуры влечёт за собой уничтожение немногих оставшихся и оттого ещё более ценных экосистем ранга локальный и региональный ландшафт. Это в перспективе

последующих десятилетий повлечёт за собой серьёзное ухудшение качества физической среды – поверхностных и грунтовых вод, приземного слоя воздуха, почв и, как следствие, истощение региональных запасов воды, росту заболеваемости. Это уже означает ухудшение значительный рост затрат на сохранение здоровья людей и стабилизацию социальной среды. Организация парков и парковых хозяйств может снизить остроту проблемы, но не способна решить её полностью, поскольку парковые экосистемы, в отличие от природных, не являются устойчивыми и значительно проигрывают им по качеству поддерживаемой среды.

Другим примером уже сделанных ошибок, уничтоживших экосистемы локальных и региональных ландшафтов, и повлекших за собой значительные экономические и социальные потери являются безудержное сельскохозяйственное «освоение» целинных земель Казахстана, сначала уничтожившее крайне продуктивные степные экосистемы, а затем и степные почвы ради кратковременного получения продуктов питания. Аналогичные решения в конце XIX и в начале XX столетия, принятые в США и Австралии, привели к опустыниванию огромных массивов земель. Сопутствующие экономические и социальные потери подсчитать затруднительно, тем более, что некий небольшой положительный прирост сельхозпродукции в первые годы освоения Целины был очевиден,

а пик экологического кризиса, вызванного такой деятельностью человека, пришёлся на середину и конец восьмидесятых годов XX столетия.

Ещё один пример катастрофических экологических последствий неправильных решений – формирование в шестидесятых-семидесятых годах огромной системы орошения в Среднеазиатских республиках бывшего СССР, приведшее в итоге в конце XX столетия к почти полному исчезновению экосистемы ранга региональный ландшафт – Аральского моря – огромного водоёма, служившего не только источником рыбных и других ресурсов, но и климатической основой целого региона, и серьёзному засолению орошаемых земель. Результирующая величина экономического и социального ущерба несравнима с временной выгодой, полученной за счёт увеличения площади посевов хлопка и других сельхозкультур на орошаемых землях (рис. 23).

Конечно, экосистемы большого ранга, ещё сохранившиеся несмотря на возрастающее антропогенное давление, безусловно, нужно охранять. И уничтожение целого биома – тропических дождевых лесов – тем более влечёт за собой катастрофические угрозы для благополучного существования всего человечества. Однако защита каждой консорции или фации выглядит на этом фоне откровенно нелепой.

Для поиска подходящего экологического критерия безопасности, который можно положить в

основу соответствующей системы принятия решений, необходимо получить ответы на следующие вопросы:

- Надо ли защищать любую стадию сукцессии, или какую-нибудь определенную (пионерную, наиболее продуктивную, климаксную)?
- Экосистема какого ранга нуждается в защите?
- Какое из сообществ холлинговского ряда должно подлежать защите?
- Является ли сообщество с наивысшим уровнем биоразнообразия наилучшим?
- Является ли сообщество с наибольшей продукцией (продуктивностью, биомассой, живым веществом) наилучшим?
- Какими должны быть меры защиты экосистем?

Ответ на эти и другие подобные вопросы невозможен без тщательного анализа потоков энергии и вещества, «руслом» для которых является живое вещество сообщества, а также без ответа на главный вопрос, к которому сводятся все перечисленные (и многие другие) вопросы: какая экосистема является «наилучшей»?

## 4.2. Проблема «наилучшей» экосистемы

Главная проблема в разработке единого подхода к безопасности экосистем – многообразие сообществ



**Рисунок 23. Экологическая катастрофа Аральского моря.**  
 (Многолетняя деградация (с 1960, слева, по 2010, справа) крупного водного бассейна в результате хозяйственной деятельности человека. («Ихтиосфера», 2010, №7, с разрешения «Ихтиосферы»).

живых организмов. Среди большого количества сходных экосистем, различающихся числом видов, валовой продукцией и прочими параметрами, достаточно трудно выбрать «наилучшую», отклонение от которой будет свидетельствовать об ухудшении ситуации, и количественно охарактеризовать и само отклонение, и начальную, и конечную экосистемы.

Очевидно, что «наилучшая» экосистема, которая послужит нам эталоном для разработки критериев безопасности, должна обладать полным спектром взаимоотношений элементов (таблица 6). Это условие не может быть выполнено ни для ранга консорциев, ни для ранга фаций. С другой стороны, биотопы, как правило, обладают всем необходимым спектром взаимоотношений, а экосистемы более высокого ранга не добавляют к этому чего-либо существенно нового. Таким образом, «наилучшую» экосистему следует искать среди экосистем ранга «биотоп».

С точки зрения сукцессии, «наилучшей», на первый взгляд, должна быть экосистема с наибольшей продукцией (урожаем). Это – антропоцентрическая точка зрения, порожденная опытом сельскохозяйственного производства: все сельскохозяйственные технологии как агрокультуры, так и марикультуры, нацелены на получения максимального «урожая», тогда как технологии природных экосистем нацелены на поддержание максимальной массы живого вещества. Например,



тщательная культивация с подкормкой искусственного пастбища (рис. 24) органическими и минеральными веществами создает значительное разнообразие растительных консорций. Это обеспечивает, в свою очередь, пастбищных животных тем питанием, которое позволяет получить максимальный «урожай» (привес мяса, надои молока). Однако, при прекращении культивации разнообразие консорций резко падает. В сравнении с естественным пастбищем развитой или климаксной стадии искусственное пастбище даже в условиях тщательной культивации проигрывает по разнообразию уже на ранге фаций. Устойчивость такого искусственного биотопа оказывается значительно ниже по сравнению с естественным.

В ущерб продуктивности, климаксные сообщества, как показано выше, обладают наибольшей биомассой, наибольшей массой живого вещества и значительным разнообразием видов. Их резистентная и упругая устойчивость окажется выше, чем у предыдущих стадий сукцессии. По этой причине, «наилучшую» экосистему следует искать среди экосистем ранга «биотоп», находящихся в стадии климакса или вблизи нее.

Конечно, из-за различий аллогенных факторов даже сходные биотопы на одной стадии сукцессии будут слегка различаться (принцип Холлинга). Среди биотопов холлинговского ряда выделить «наилучший» трудно: пока не происходит полной деградации сообщества,

такие экосистемы отличаются, возможно, лишь набором видов живых организмов, незначительным изменением биоразнообразия и так далее. Если была бы возможность рассмотреть сразу весь холлинговский ряд экосистем, находящихся на одной стадии сукцессии, то получился бы набор характеристик  $B_{(n)}(w,t)$ ,  $P_{(n)}(w,t)$  и  $R_{(n)}(w,t)$  для каждой из экосистем холлинговского ряда  $\{n\}$ . Экосистема  $m$  с минимальным значением  $R_{(m)}(w,t)$  имела бы, как следует из предыдущего раздела, и максимальные значения  $B_{(m)}(w,t)$ ,  $P_{(m)}(w,t)$ . Именно эта экосистема оказалась бы наиболее «благополучной» из всех сходных с ней, а прочие имели бы меньшее благополучие вплоть до «крайних» экосистем холлинговского ряда, благополучие у которых, таким образом, оказалось бы минимальным. Количественной характеристикой, отражающей благополучие экосистемы как её способность противостоять неблагоприятным воздействиям, окажется итоговая многолетняя разница между  $P_{(n)}(w,t)$  и  $R_{(n)}(w,t)$ .

Действительно, для любой работы, в том числе для работы по ликвидации или снижению ущерба от неблагоприятных внешних факторов, необходима свободная энергия. В экосистеме её величина будет характеризоваться многолетними запасами веществ, из которых необходимая для совершения работы энергия может быть извлечена легко и без значительных потерь. Такие запасы формируются на протяжении многих лет в процессе сукцессии как накапливаемые за каждый

сезон, от сезона к сезону, от одной стадии сукцессии к другой вещества. А при воздействии неблагоприятных факторов именно из этих  $y(w,t)$  запасов будут браться необходимые ресурсы. Естественно, что резистентная устойчивость экосистемы не будет исчерпана, пока ее благополучие  $y(w,t) > 0$ .

В свою очередь, сукцессия, проходящая всё время вблизи максимума благополучия окажется под воздействием неблагоприятных факторов более устойчивой, чем иные экосистема холлинговского ряда. Если неблагоприятный фактор аллогенного и антропогенного воздействия  $w$  снизится, то благополучие возрастет и экосистема сможет вернуться к  $m$ . Если неблагоприятный фактор аллогенного и антропогенного воздействия  $w$  возрастет, то произойдет или замещение на ту экосистему холлинговского ряда, благополучие которой окажется в новых условиях максимальным, или окончательная деградация экосистемы до меньшего ранга, младшей стадии сукцессии или даже гибель.

С точки зрения «благополучия»  $y$ , вместо холлинговского и сукцессионного ряда различных экосистем  $\{B_{(n)}(w,t), P_{(n)}(w,t), R_{(n)}(w,t)\}$  можно рассматривать единственный объект – «обобщенную» экосистему с биомассой, продукцией и затратами  $B(y,w,t)$ ,  $P(y,w,t)$  и  $R(y,w,t)$ , зависящими от текущего значения благополучия  $y$ .

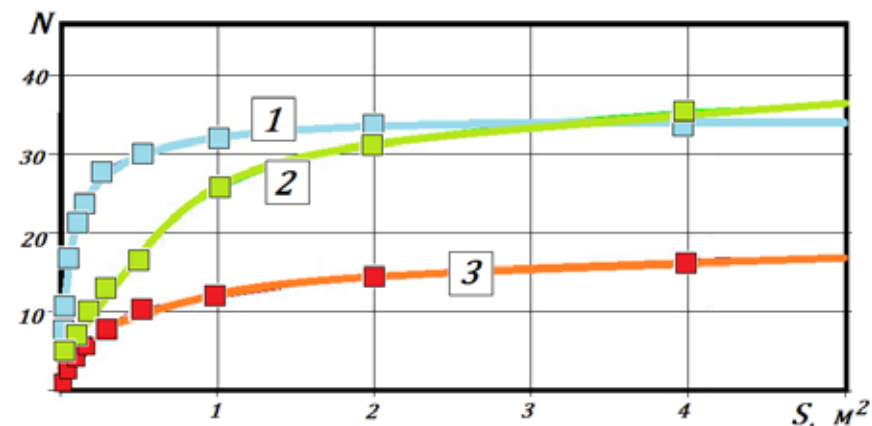


Рисунок 24.

#### Сравнение стратегий производства.

Различие стратегий производства для искусственных и естественных экосистем. Число видов сосудистых растений ( $N$ ) на учетной площади ( $S$ ) для тщательно культивируемого искусственного (1), естественного (2) и заброшенного (3) пастбища. (Бродский, 2002). Для учетных площадей, соответствующих рангу фаций (несколько квадратных метров и больше), число видов в естественной экосистеме больше, чем в искусственной.

### 4.3. Благополучие как характеристика обобщенной экосистемы

Таким образом, все перечисленные выше характеристики «обобщенной» экосистемы оказываются

следствиями некоего ее свойства, «благополучия», которое отражает и текущее состояние экосистемы, и ее способность противостоять неблагоприятным аллогенным и антропогенным воздействиям. В процессе развития экосистемы от стадии к стадии происходит увеличение «благополучия», которое позволяет увеличить ранг экосистемы, ее биоразнообразие, ее устойчивость к неблагоприятным воздействиям. Благополучие экосистемы увеличивается вместе с увеличением биомассы и живого вещества и снижается вместе со снижением этих характеристик «обобщенной» экосистемы. Поддержание жизнедеятельности элементов экосистемы происходит за счет ассимилированной энергии, если продукция превосходит по величине эти затраты, и за счет запасенных веществ, если баланс между продукцией и затратами становится отрицательным.

Трудно назвать «благополучными» сообщества, в которых при отсутствии «запасов на черный день» существует баланс между ассимилированной и израсходованной на поддержание жизнедеятельности энергиями. Равенство  $P(y,w,t)$  и  $R(y,w,t)$  в этом случае свидетельствует, скорее всего, о неустойчивом балансировании экосистемы вблизи опасной границы, а значительная величина  $Y(y,w,t)$  – о потенциальной возможности сообщества пережить «трудные времена!». Но если экосистема обладает значительными «запасами», она не нуждается ни в высокой продуктивности, ни

значительном «урожае», а вполне удовлетворяется незначительным положительным балансом, позволяющим пережить временные трудности.

По этой причине для естественных сообществ именно текущая разница между  $P(y,w,t)$  и  $R(y,w,t)$ , нормированная на массу живого вещества, может служить критерием изменения их «благополучия». Если эта разница становится отрицательной (например, в зимний период), благополучие сообщества снижается. Если сообщество не может поддерживать всю имеющуюся массу живого вещества в отсутствие энергии, запасенной за благоприятный период в виде «высоколиквидных» органических соединений, то какое-то количество живого вещества погибнет. Естественно, в первую очередь будут гибнуть те элементы сообщества, доля которых в благополучии сообщества минимальна. Если же запасы недостаточны или отсутствуют, сообщество деградирует (снижается его ранг) или гибнет. Функция благополучия, отражающая изменение благополучия сообщества за единицу времени на единицу текущего благополучия, полностью характеризует текущее состояние сообщества:

$$\Phi(t) = \frac{dy(t)}{ydt} = \frac{P(y,w,t)}{y} - \frac{R(y,w,t)}{y}; \quad y > 0. \quad (13)$$

Чем выше значение благополучия, тем выше устойчивость сообщества живых организмов, тем больше внутренних ресурсов организмы сообщества могут



Таблица 10. Объяснение наблюдаемого отклика...

№	Наблюдаемый отклик	Объяснение
1	Небольшое по величине и длительности внешнее воздействие не вызывает видимых изменений ни в составе сообщества, ни в его структуре	Возросшие затраты компенсируются снижением благополучия (использованием имеющихся запасов вещества/энергии)
2	Увеличение величины и/или продолжительности воздействия приводит к смене доминирующих видов на более приспособленные и холлинговскому замещению экосистемы, или к полной деградации и гибели экосистемы	Снижение благополучия до минимума (исчерпание запасов вещества /энергии) либо замещает сообщество на подходящее в холлинговском ряду, либо снижает сукцессионную стадию, либо губит экосистему
3	При равном влиянии на структуру и состав экосистемы более опасным оказывается то воздействие, которое требует больше времени на восстановление экосистемы до нормального состояния после своего прекращения	При равном влиянии на структуру и состав экосистемы более опасным оказывается то воздействие, которое требует больше времени на восстановление благополучия экосистемы
4	Равное по величине и продолжительности воздействие приводит к различным откликам экосистемы в зависимости от сезона года и фенологической фазы подвергающегося воздействию сообщества	В различные сезоны года и фенологические фазы различны и имеющиеся у сообщества запасы вещества/энергии, и благополучие экосистемы

Таблица 11. Критерии безопасности...

№	Критерии безопасности	Пояснение
1	Благополучие $y(0) > y_i$	При благополучии больше величины $y_i$ ( $i=0, \dots, n$ ) экосистема имеет достаточно ресурсов для поддержания $i$ -ой стадии сукцессии и сохранения собственного ранга
2	Благополучие $y(0) > y_0$ , и функция благополучия $\Phi(t) > 0$	Если функция благополучия больше начального благополучия пионерного сообщества, экосистема будет иметь достаточно ресурсов, по крайней мере, для поддержания своего уровня жизнедеятельности и ранга, так как во все последующие моменты времени благополучие экосистемы не будет меньше

направить на преодоление неблагоприятных обстоятельств.

Действительно, поддержание в экосистеме любой отрицательной обратной связи, необходимой для возникновения гомеостаза, требует затрат энергии и вещества, поскольку вся доступная живым организмам энергия находится в форме высокоэнергичных химических соединений (запасные углеводы и АТФ). Использование энергии у живых организмов всегда сопровождается выделением углекислоты. «Емкость» отрицательной обратной связи есть ни что иное, как объем запасенных организмами ресурсов. По этой причине запуск механизма отрицательной обратной связи может быть экспериментально обнаружен по увеличению выхода углекислоты и, следовательно, увеличению  $R(y, w, t)$ . Это увеличение относительно стандартных потерь благополучного сообщества  $R_{(m)}(y, w, t)$  может служить критерием наличия опасности.

Поскольку любые аллогенные или антропогенные факторы изменяют благополучие, последнее может служить интегральной, с точки зрения критериев безопасности, характеристикой экосистемы, независимой от физической, химической или механической природы неблагоприятного фактора. Благополучие, как интегральная характеристика безопасности, хорошо объясняет наблюдаемые особенности поведения экосистем в условиях неблагоприятного воздействия (таблица 10), наблюдаемые

изменения состава, структуры, ранга и стадии сукцессии реальных природных сообществ.

#### 4.4. Функция благополучия

Изменение поступающих в сообщество потоков энергии и вещества неизбежно приводит к изменениям в составе и структуре сообщества, которое можно рассматривать как отклик сообщества. Его удобно рассматривать как изменение благополучия сообщества, то есть как долю некоторой «свободной» для сообщества энергии. С физической точки зрения, благополучие – количество этой «свободной» энергии, находящееся в распоряжении сообщества в каждый момент времени и доступное для использования при компенсации внешнего воздействия. Если ситуация совершенно «благополучна» и не несет в себе угрозы для жизнедеятельности сообщества, эта «свободная» энергия может быть запасена в виде специальных органических веществ, наиболее удобных для хранения и последующего использования – высокоэнергетических органических соединений (ВОС).

Обычно «запасными» ВОС в живых организмах являются вещества, накапливаемые либо внутри живых организмах в целом (жиры у позвоночных животных, целлюлозы у растений), либо внутри отдельных органов или тканей (крахмалы у растений, гликоген и иные полисахариды у животных). Стресс или потребность в дополнительной

энергии заставляет живые организмы использовать эти вещества для получения энергии в виде АТФ. Этот процесс связан с увеличением потребления кислорода и увеличением выделения углекислоты. Кроме веществ, запасенных внутри живых организмов, в качестве резерва свободной энергии экосистемы могут быть рассмотрены и органические вещества почвы, доступные редуцентам и являющиеся альтернативным источником углерода для продуцентов.

Функцию благополучия, как меру изменения благополучия (13), можно определить как некоторую долю разницы между ассимилированной сообществом и потраченной на поддержание необходимого уровня жизнедеятельности энергией в данный момент времени на единицу благополучия. Эта доля определяется эффективностью перевода «свободной» энергии в ВОС и обратно.

Интегральные величины, обычно используемых при экологических расчетах – чистая продукция сообщества, чистая ассимиляция, и так далее, – характеризуют результаты существования сообщества за сезон. Функция благополучия, напротив, является «мгновенной», с точки зрения фенологического цикла, характеристикой состояния сообщества, учитывающей потери на конкуренцию и другие виды взаимодействия элементов сообщества, необходимые для поддержания его устойчивого существования.

Функция благополучия  $\Phi(t)$  и благополучие экосистемы

$y(t)$ , как интеграл этой функции, позволяют указать очевидные критерии безопасности для природных экосистем в виде ясных математических соотношений (таблица 11).

Первый из критериев в таблице 11 указывает границу  $y_p$ , при снижении благополучия ниже ее происходит деградация сообщества до предыдущей стадии сукцессии или снижение ранга сообщества. Граница  $y_0$  обозначает уровень благополучия, снижение ниже которого к окончанию вегетативного сезона означает гибель сообщества.

#### 4.5. Ферментативная гипотеза

Чтобы воспользоваться критериями безопасности (таблица 11), необходимо получить явный вид зависимости функции благополучия от автогенных и аллогенных факторов, учесть специфические особенности ассимиляции вещества и энергии как технологической цепочки переноса и накопления ее элементами (организмами) экосистемы.

Любой процесс ассимиляции и переноса вещества и энергии живыми организмами происходит за счет ферментативных реакций. Это – биохимические реакции, в которых неорганические вещества преобразуются в органические и трансформируются в другие, которые требуют присутствия высокомолекулярных белковых молекул-катализаторов – ферментов. Все ферментативные

реакции можно условно разделить на две большие группы. Первая – реакции синтеза высокомолекулярных органических веществ из низкомолекулярных, требующие затрат энергии. Вторая – реакции распада высокомолекулярных органических веществ в низкомолекулярные, идущие с выделением энергии.

Необходимая для реакций синтеза энергия на уровне фундамента трофической пирамиды первоначально ассимилирована в процессе фотосинтеза (солнечная энергия) или в процессе хемосинтеза (химическая энергия окисления неорганических веществ). Если фундаментом трофической пирамиды служат организмы-редуценты (сапротрофы), энергия для реакций синтеза берется из разрушения (редукции) ранее синтезированных высокомолекулярных органических соединений. И фотосинтез/хемосинтез в экосистемах, сформированных автотрофами, и утилизация мертвой органики организмами-редуцентами в экосистемах, сформированных сапротрофами, направлены на синтез ВОС, которые далее используются всеми последующими уровнями экосистемы.

Если предположить, что живое вещество, биомасса и ВОС производится за счет его синтеза в системе метаболических ферментативных реакций (СФР) внутри живых организмов экосистемы, то продукция (в пересчете на ВОС) может быть рассчитана по формуле:

$$P([BOC], w, x, t) = \beta(w, x, t) \cdot [BOC], \quad (14)$$



где  $\beta(x, w, t)$  – удельная скорость ассимиляции, зависящая от физико-химических факторов окружающей среды  $w$  и, в соответствии с принципом Либиха-Шелфорда, от содержания в среде доступного организмам лимитирующего ресурса  $x$ .

Потери на поддержание жизнедеятельности связаны с получением необходимой энергии в СФР за счет использования запасенных при ассимиляции ВОС.

$$R([BOC], w, x, t) = -\delta(w, x, t) \cdot [BOC], \quad (146)$$

где  $\delta(x, w, t)$  – удельная скорость потерь на поддержание жизнедеятельности при содержании в среде доступного организмам лимитирующего ресурса и физико-химических факторов окружающей среды  $w$ . Таким образом, функция благополучия сообщества  $\Phi(w, x, t)$  может быть вычислена как разница между удельной ассимиляцией ВОС за единицу времени и удельными затратами ВОС за это же время

$$\Phi(w, x, t) = \beta(w, x, t) - \delta(w, x, t), \quad (15a)$$

а изменение благополучия окажется пропорциональна концентрации ВОС

$$\frac{dy}{dt} = \Phi(x, w, t) \cdot [BOC]. \quad (16)$$

Строго говоря, благополучие и есть некоторая доля ВОС  $1/k_y(w)$ , которая может быть «мобилизована» в случае необходимости, причем эта доля не зависит ни от текущего значения благополучия, ни от вида лимитирующего биогена:

$$[BOC] = k_y(w) \cdot y,$$

Поэтому, если положить

$$b(w, x, t) = k_y(w) \cdot \beta(w, x, t),$$

$$d(w, x, t) = k_y(w) \cdot \delta(w, x, t),$$

а функцию благополучия:

$$\Phi(w, x, t) = b(w, x, t) - d(w, x, t). \quad (156)$$

Для реакций СФР, которые имеют кинетику типа Михаэлиса-Ментен, функцию  $b(x, w, t)$  можно записать так:

$$b(x, w, t) = q(w) \cdot \frac{v(w, t) \cdot x}{L(w) + x}, \quad (17)$$

а функцию  $d(x, w, t)$  –

$$d(x, w, t) = q(w) \cdot \frac{u(w, t) \cdot x}{H(w) + x}, \quad (176)$$

где  $v(w, t)$  и  $u(w, t)$  – максимальные удельные скорости процессов синтеза и распада,  $L(w), H(w)$  – константы Михаэлиса,  $q(w)$  – нормировочный множитель. Если

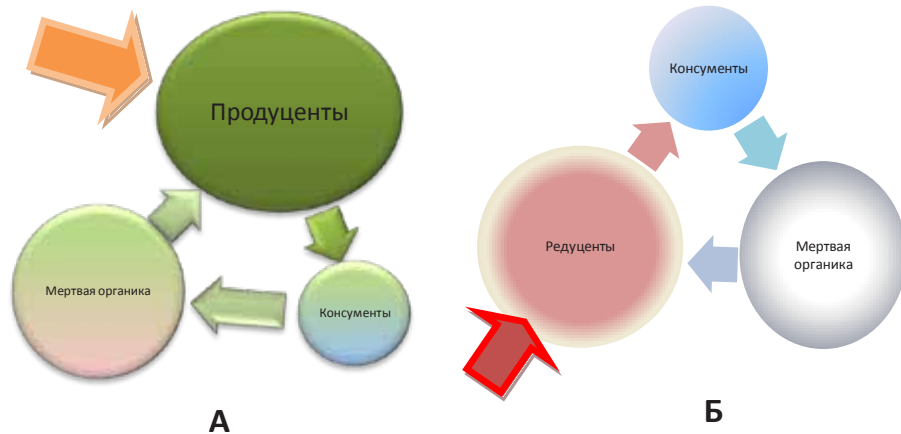


Рисунок 25.

**Основные типы трофических пирамид.**

Два типа трофических пирамид: на основе продукции автотрофов (А) и на основе продукции сапротрофов (Б). Первый тип продукции характерен для большинства наземных биотопов и существует за счёт солнечного света (фотоавтотрофы) или неорганических веществ с высоким содержанием энергии (хемоавтотрофы). Второй тип продукции характерен для большинства водных экосистем и некоторых фаций суши и существует за счёт притока органического вещества извне или вторичного использования имеющихся в самой экосистеме запасов.

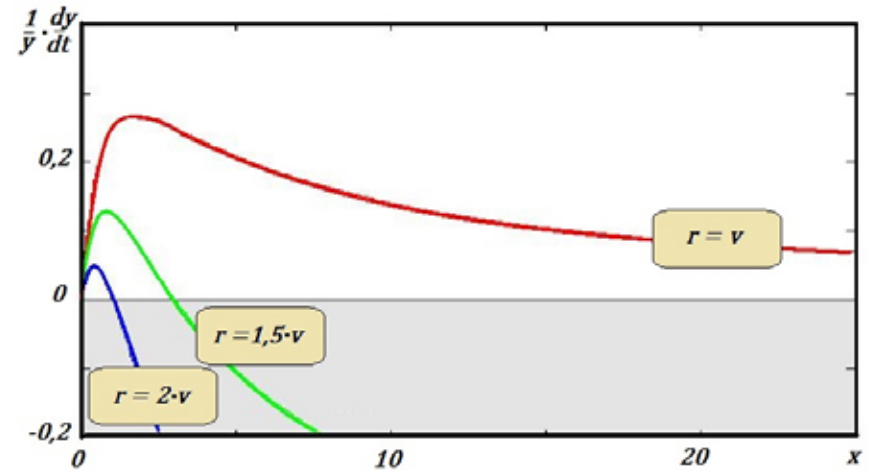


Рисунок 26.

**Функция благополучия экосистемы.**

Зависимость функции благополучия от концентрации лимитирующего элемента  $x$ , измеренной в константах Михаэлиса для реакции синтеза для трех соотношений между максимальными удельными скоростями синтеза  $v$  и распада  $r$ . Математически при больших  $x$  удельная функция благополучия асимптотически стремится к величине  $(v-r)$ , однако, с учетом специфики экосистемы, при выходе значения  $x$  за границу толерантной зоны уже нельзя считать  $r$  и  $v$  константами, не зависящими от  $x$ . Напротив, в силу действия экологических принципов, эти величины будут стремиться к нулю при увеличении  $x$ , при этом при больших  $x$   $v \leq r$ . При  $v < r$  и больших значениях  $x$  функция благополучия отрицательна, а область положительных значений этой функции соответствует размеру «экологической ниши».

ферментативные реакции, лимитирующие скорость всей СФР и для производства, и для затрат благополучия в соответствии с принципом «узкого места» имеют кинетику Михаэлиса-Ментен, то кинетика этих процессов будет описываться уравнениями, экспериментально подтвержденными Моно (Одум, 1975) (17а,б). Благополучие экосистемы как целого при «квазипостоянных» аллогенных и антропогенных факторах пропорционально содержанию ВОС, поэтому:

$$\frac{dy}{dt} = \Phi(x, w, t) \cdot y . \quad (18)$$

Или, для удельных значений благополучия

$$\frac{dy}{y} = [b(x, w, t) - d(x, w, t)]dt . \quad (19)$$

Зависимость функции благополучия от концентрации лимитирующего ресурса имеет колоколообразный вид (рис. 2б).

Изменение соотношения между константами Михаэлиса для процессов синтеза и распада меняет ширину и амплитуду «колокола» экологической ниши. Для реальных экосистем, как правило, величина  $r/v > 1$  (Одум, 1975; Лархер, 1978; Риклефс, 1980), так как чем выше максимальная удельная скорость затрат благополучия, тем скорее может быть нивелирована неблагоприятная ситуация и, соответственно, выше устойчивость экосистемы.

Так как все параметры в уравнениях (17а,б) и (19) имеют

ясный физико-химический смысл, ферментативная гипотеза позволяет учесть весь комплекс возможных аллогенных и антропогенных воздействий на экосистему, в том числе и в случае сочетанного воздействия.

Разделение переменных в уравнении (19) позволяет прямо вычислить изменение благополучия сообщества для произвольного промежутка времени:

$$\ln \frac{y(t_1)}{y(t_0)} = \int_{t_0}^{t_1} [b(x, w, \tau) - d(x, w, \tau)]d\tau , \quad (20)$$

где  $t_0$  и  $t_1$  – время начала и окончания наблюдений соответственно.

#### 4.6. Определения явного вида функции благополучия

Любая известная форма жизни зависит от совокупности многочисленных химических реакций, осуществляемых специфическими ферментами. Всякое изменение действия ферментов неизбежно влечет за собой серьезные последствия для жизнедеятельности организма. Биосинтез ферментов выполняется сложной системой, которой в свою очередь управляет ряд особых ферментов. Информация о химической структуре ферментов закодирована в генетическом материале хромосом живых клеток (Dixon, Webb, 1979; Диксон, Уэбб, 1982; Ленинджер, 1985).



Таким образом, жизнь как явление оказывается тесно связана с ферментами, становясь с точки зрения молекулярной биологии чуть ли ни синонимом ферментативного катализа. Поэтому не будет чрезмерным упрощением предположить, что и процесс жизнедеятельности, и синтез живого вещества, и благополучие живых организмов есть результат многочисленных ферментативных реакций, объединенных в единую систему ферментативных реакций (СФР) организма.

Вещества, на которые действуют ферменты и которые ими активируются, называются субстратами ферментов. Активация субстрата происходит за счет образования фермент-субстратного комплекса, причем субстрат соединяется с определенным участком фермента, называемым «активным центром». Вещества, уменьшающие скорость ферментативной реакции, но не разрушающими сам фермент, называют «ингибиторами». Многие ингибиторы действуют избирательно на отдельные ферменты и являются ядами для живого организма (Диксон, Уэбб, 1982).

Произвольную ферментативную реакцию можно условно отобразить в виде схемы (рис.27), где  $k_r$  – коэффициент скорости распада фермент-субстратного комплекса с образованием продукта реакции;  $k$  – коэффициент скорости синтеза фермент-субстратного комплекса;  $k_s$  – коэффициент скорости распада фермент-субстратного комплекса с возвращением субстрата в исходное состояние.

Математически кинетика этой ферментативной реакции описывается системой уравнений:

$$\frac{d[ES]}{dt} = k[E][S] - (k + k_s)[ES]$$

$$\frac{d[S]}{dt} = -k[E][S] + k_s[ES]$$

$$\frac{d[P]}{dt} = k_r[ES]$$

$$[E] + [ES] = [E_0] = \text{const}$$

где  $[E], [ES], [E_0]$  – концентрация фермента в свободной, связанной и полная концентрация фермента в системе;  $[P], [S]$  – концентрация продукта и субстрата реакции.

Скорость  $v = d[P]/dt$  формирования продукта ферментативной реакции описывается уравнением Михаэлиса-Ментен:

$$v = \frac{k_r \cdot [E_0] \cdot [S]}{K_m + [S]},$$

где  $K_m = (k_s + k_r)/k$  – константа Михаэлиса. Максимальная скорость этой реакции  $v_m = k_r[E_0]$ . График зависимости обратной величины скорости ферментативной реакции  $1/v$  от обратной величины концентрации субстрата реакции  $1/[S]$  окажется прямой линией, которая пересекается с осью ординат в точке  $1/v_m$  и с осью абсцисс в точке  $-1/K_m$ . Это полностью согласуется с экспериментальными данными (Диксон, Уэбб, 1982) о кинетике ферментативных реакций с одним субстратом (Рисунок 28).

Пусть синтез живого вещества  $Z$  в СФР произвольного живого организма экосистемы в стабильных условиях внешней среды происходит из вещества-предшественника  $B_n$  с функцией скорости этой ферментативной реакции  $f_n(B_n, w, t)$ , зависящей от факторов окружающей среды  $w$ . Скорость образования вещества  $B_n$  согласно правилу «узкого места» будет определяться синтезом иного вещества, которого без нарушения общности рассуждений можно назвать  $B_{n-1}$ . В свою очередь, синтез вещества по тому же правилу будет определяться веществом  $n-2$ , и так далее. Синтез первого из веществ в этой цепочке лимитируется в соответствии с принципом Либиха-Шелфорда некоторым незаменимым для живого организма ресурсом  $Q$  (рис. 29).

Кинетика полученной цепочки ферментативных реакций может быть описана системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} k \frac{d[Z]}{dt} &= f_n([B_n], w, t) \\ q \frac{d[B_n]}{dt} &= f_{n-1}([B_{n-1}], w, t) - f_n([B_n], w, t) \\ &\dots \dots \dots \dots \dots \\ q \frac{d[B_1]}{dt} &= f_0([Q], w, t) - f_1([B_1], w, t) \end{aligned} \quad (21)$$

В реальных условиях синтез живого вещества происходит за времена (минуты - десятки минут), многократно превышающее характерное время любой ферментативной реакции в указанной цепочке (миллисекунды – секунды)

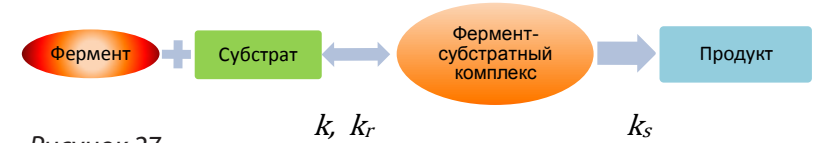


Рисунок 27.

**Ферментативная гипотеза.**

Схема типичной ферментативной реакции при стабильных условиях среды.

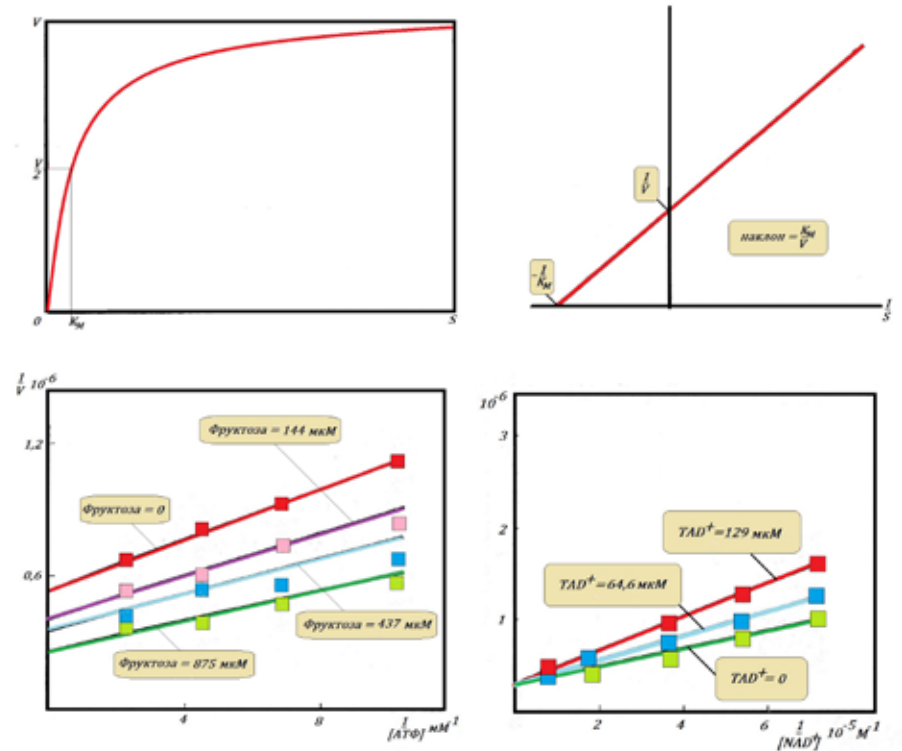


Рисунок 28. Ферментативная гипотеза.

Вверху – зависимость скорости ферментативной реакции  $v$  от концентрации субстрата  $[S]$  в прямых ( $v$  от  $[S]$ , А) и обратных ( $1/v$  от  $1/[S]$ , Б) координатах. Внизу – измерения скорости реакций, катализируемых алкогольдегидрогеназой (слева) и гексокиназой (справа) в обратных координатах (Диксон, Уэбб, 1982).

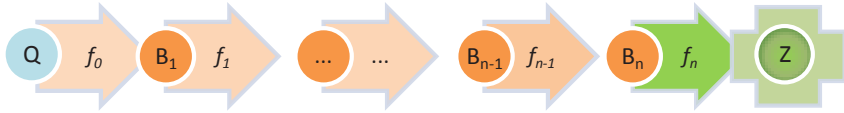


Рисунок 29.

**Ферментативная гипотеза.**

Схема цепочки ферментативных реакций. Синтез живого вещества  $Z$  в системе ферментативных реакций в произвольном живом организме экосистемы в стабильных условиях внешней среды лимитируется в соответствии с принципом Либиха-Шелфорда некоторым незаменимым для живого организма ресурсом  $Q$ .

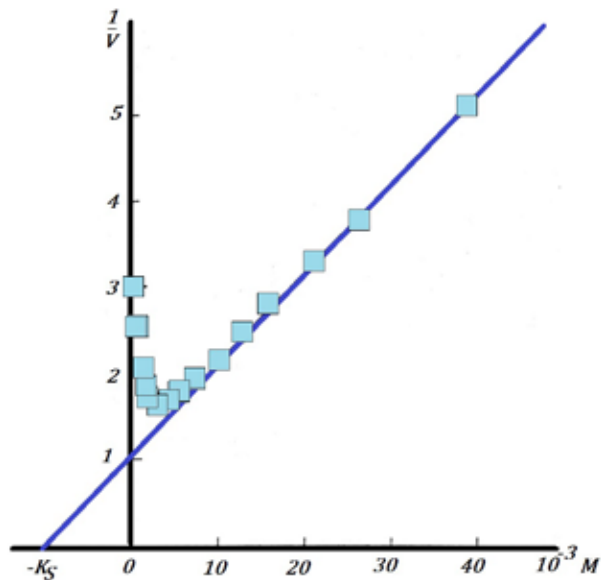


Рисунок 30.

**Ферментативная гипотеза.**

Влияние избытка субстрата на скорость гидролиза этилбутирата карбоксилэстеразой (Диксон, Уэбб, 1982).

(Диксон, Уэбб, 1982), то есть  $q \ll k$ . Заметные изменения физических факторов внешней среды происходят за времена, много большие характерных времен синтеза живого вещества (сотни – тысячи минут), что позволяет считать фактор  $w$  в системе дифференциальных уравнений (21) в рассматриваемом масштабе времени постоянной величиной (замечание 1).

С учетом этого к системе уравнений (21) применима теорема Тихонова (Тихонов и др., 1985) о решении дифференциальных уравнений с малыми параметрами при производных система уравнений может быть переписана в виде единственного дифференциального уравнения для синтеза живого вещества:

$$k \frac{d[Z]}{dt} = f_0([Q], w, t). \quad (22)$$

Предположим, что первая реакция в указанной выше цепочке ферментативных реакций имеет присущую большинству ферментативных реакций кинетику Михаэлиса-Ментен (Диксон, Уэбб 1982; Ленинджер, 1985). Количество фермента при стабильных внешних условиях в рассматриваемой системе пропорционально количеству живого вещества  $[E_0] = k_z(w)[Z]$ . Поэтому, с учетом всех сделанных выше предположений полученная зависимость будет уравнением Моно (Одум, 1975):

$$v = \frac{k_r \cdot [E_0] \cdot [S]}{K_m + [S]},$$

где  $k(w) = k_r(w)k_z(w)$ , а  $K_{m0}$  – константа Михаэлиса для первой ферментативной реакции.



**Замечание 1.** Синтез живого вещества происходит за времена минуты - десятки минут. Они многократно превышают характерное время (миллисекунды – секунды) любой ферментативной реакции в цепочке ферментативных реакций живого организма. Заметные изменения физических факторов внешней среды происходят за времена сотни – тысячи минут, которые много больше характерных времен синтеза живого вещества.

В силу замечания 1 на рассматриваемом промежутке времени факторы внешней среды  $w$  можно рассматривать как величину постоянную. В правой части этого уравнения разделим и числитель, и знаменатель на постоянную Михаэлиса  $K_{mo}$ , и обе части уравнения – на величину  $k(w)$ . Тогда скорость синтеза живого вещества будет измеряться относительно максимальной, а концентрация лимитирующего ресурса – относительно константы Михаэлиса. Правая часть этого уравнения окажется величиной, не зависящей от размерности конкретного лимитирующего элемента:

$$\frac{d[Z]}{[Z]d(k(w)t)} = \frac{x}{x+1}, \quad (23)$$

где  $x = [Q]/K_{mo}$ .

Повторяя перечисленные выше рассуждения для любого лимитирующего элемента, мы опять получим уравнение (23). Это означает, что для любого

лимитирующего элемента при фиксированных условиях внешней среды нормированная удельная скорость производства живого вещества не зависит от химических свойств конкретного лимитирующего ресурса.

Так как данные рассуждения относились к произвольному живому организму экосистемы без учета видовых и других отличий, то они применимы для любого организма экосистемы. Если считать, что рассматриваемый нами объем системы постоянен, то уравнение (23) можно переписать и для количества живого вещества  $z$ , и для количества резервных веществ  $y$ .

При фиксированных факторах внешней среды (освещенности, температуре, кислотности, влажности и так далее,  $w = const$ ) количество  $y$  запасенных высокоэнергетических органических веществ (ВОС), являющихся резервом живых организмов экосистемы (полисахариды, клеточные жиры и так далее), пропорционально количеству живого вещества  $z$ :

$$y = f_y(w) \cdot z,$$

где  $f_y(w)$  – коэффициент пропорциональности, который в рассматриваемом масштабе времени можно считать константой, зависящей от параметров  $w$ . Поскольку и для живого вещества, и для ВОС уравнения синтеза одинаковы с точностью до нормировочного множителя, вместо выражения «производство ЖВ» или «производство ВОС» можно использовать «производство».

Аналогичные рассуждения можно применить и для оценки затрат на поддержание жизнедеятельности организма. Благополучие экосистемы связано с балансом ВОО, который может быть охарактеризован дифференциальным уравнением:

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \frac{z}{z+1} - \frac{r(w)z}{z+g}, \quad (24)$$

где  $r, g$  – безразмерные параметры,

$$r = \frac{k_r(w)}{k_d(w)},$$

$$g = \frac{K_{mD}}{K_{m0}}$$

а  $k_d(w)$  и  $K_{mD}$  – константа скорости распада и константа Михаэлиса для распада соответственно.

С учетом Замечания 1 в этом уравнении вполне правомерно использовать «квазимгновенные» (усредненные по промежуткам времени в несколько часов) величины коэффициентов скорости синтеза и затрат, что позволяет учитывать зависимость этих коэффициентов от факторов внешней среды во временных масштабах от суток и более с сохранением общей кинетики процессов.

Конечно, все указанные рассуждения справедливы только для толерантной зоны изменения количества лимитирующего ресурса  $x$ . И при сверхмалых, и при очень больших количествах необходимых ресурсов скорости ферментативных реакций уже не описываются уравнением Михаэлиса-Ментен, и график обратных зависимостей ( $1/v$  от  $1/s$ ) теряет линейность (рис.30).

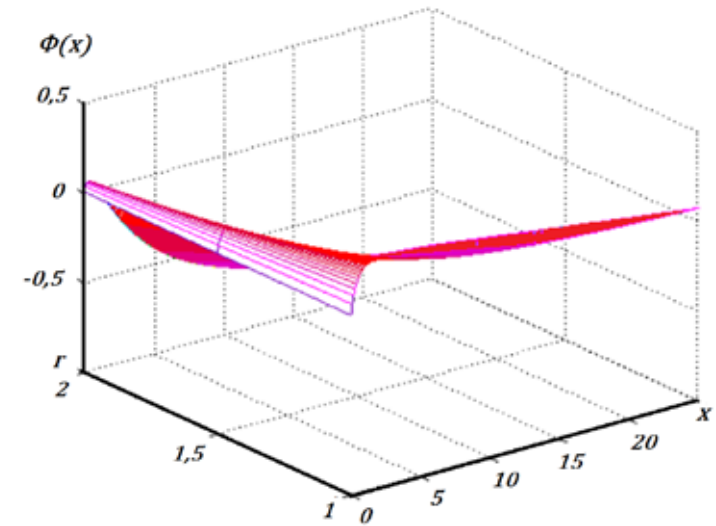
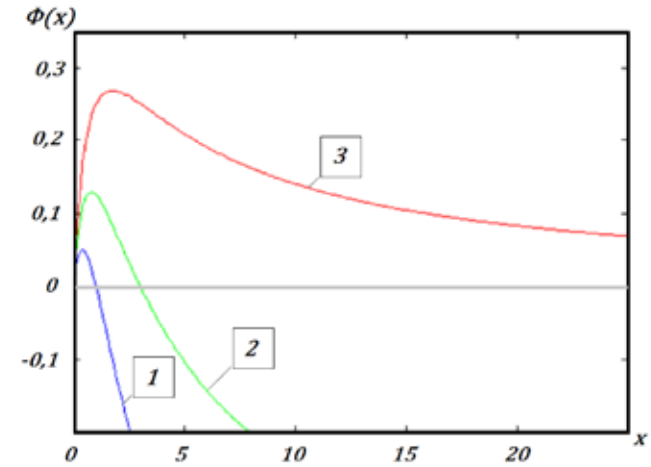
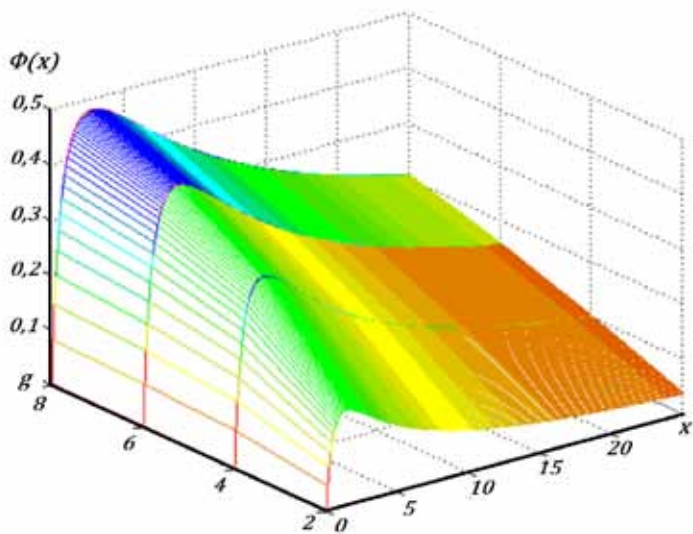
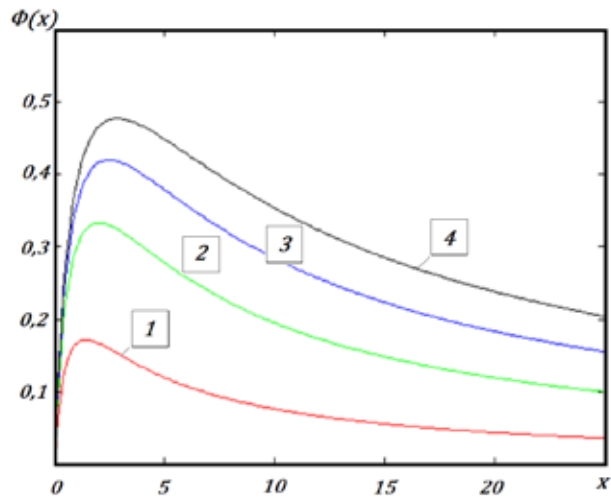


Рисунок 31.

**Оценочные расчеты функции благополучия.**

А – Функция благополучия модельной экосистемы. Кинетика Михаэлиса-Ментен для  $r = 2$  (кривая 1),  $1.5$  (кривая 2),  $2$  (кривая 3) и  $g = 3$ .

Б – Вариабельность функции благополучия модельной экосистемы при изменении параметра  $r$  в интервале  $(1, 2)$  и значении  $g = 3$ .



В – Функция благополучия модельной экосистемы. Кинетика Михаэлиса-Ментен для  $d = 2$  (кривая 1), 4 (кривая 2), 6 (кривая 3) и 8 (кривая 4);  $r = 1$ .

Г – Варибельность функции благополучия модельной экосистемы при изменении параметра  $d$  в интервале (2, 8) и значении  $r = 1$ .

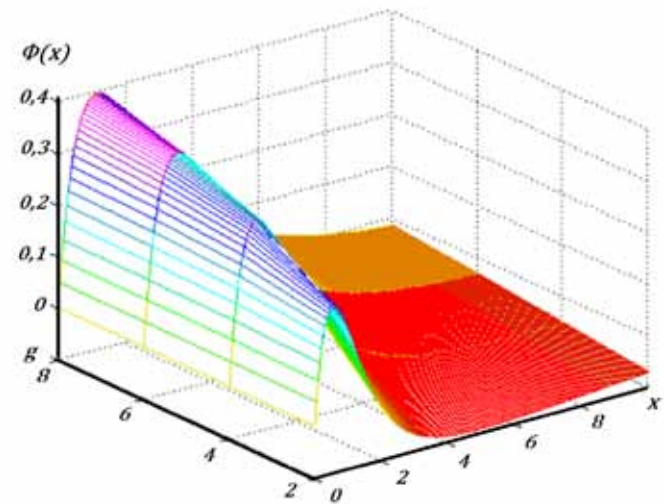
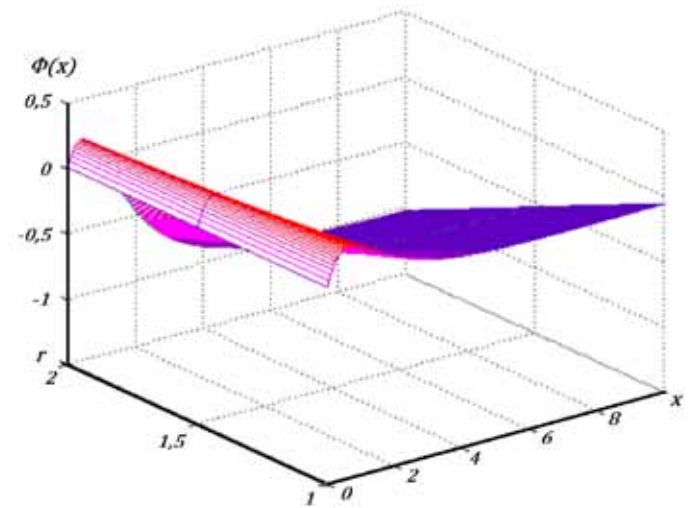


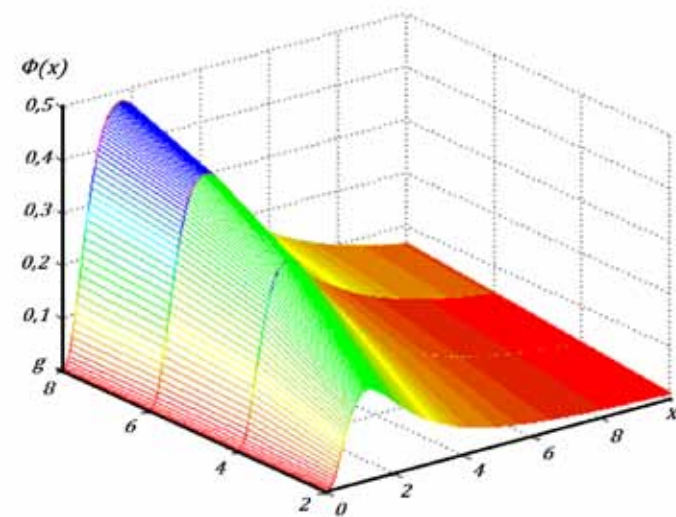
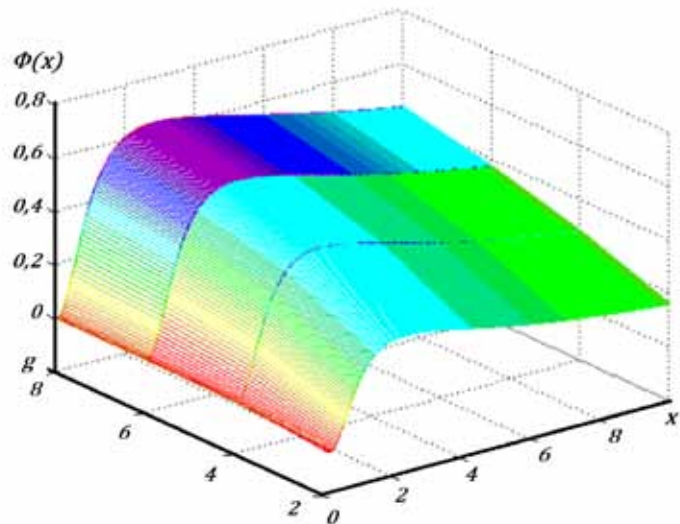
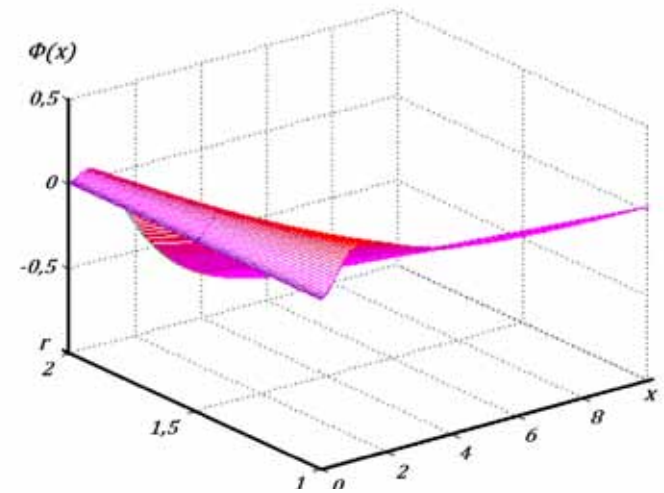
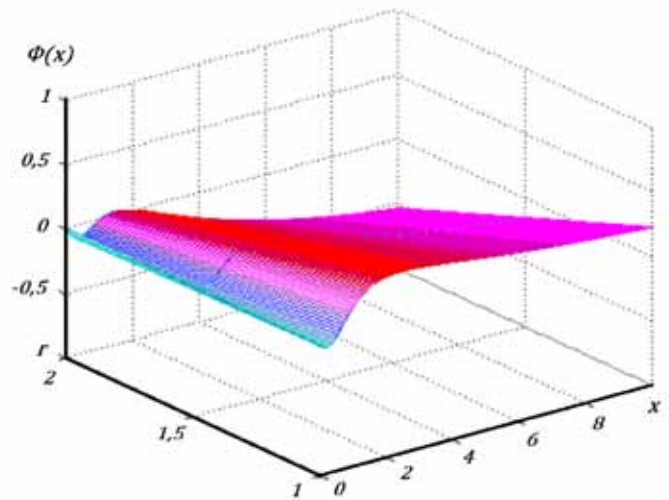
Рисунок 32.

Варибельность функции благополучия модельной экосистемы.

А – При изменении параметра  $r$  в интервале (1, 2) и значении  $d = 3$ . Кинетика Михаэлиса-Ментен для реакции синтеза и аллостеризме реакции распада.

Б – При изменении параметра  $d$  в интервале (2, 8) и значении  $r = 1$ . Кинетика Михаэлиса-Ментен для реакции синтеза и аллостеризме реакции распада.





*В – При изменении параметра  $r$  в интервале (1, 2) и значении  $g = 3$ . Кинетика Михаэлиса-Ментен для реакции распада и аллостеризме реакции синтеза.*

*Г – При изменении параметра  $g$  в интервале (2, 8) и значении  $r = 1$ . Кинетика Михаэлиса-Ментен для реакции распада и аллостеризме реакции синтеза.*

**Рисунок 32 (продолжение).**

*Д – При изменении параметра  $r$  в интервале (1, 2) и значении  $g = 3$ . Аллостерическая кинетика реакций распада и синтеза.*

*Е – При изменении параметра  $g$  в интервале (2, 8) и значении  $r = 1$ . Аллостерическая кинетика реакций распада и синтеза.*

В силу очевидных причин, связанных с нежизнеспособностью организмов за пределами толерантной зоны значения коэффициентов  $r, g$  в уравнении (24) при удалении  $x$  от границ зоны толерантности будут стремиться к 1, причем  $r$  будет всегда больше 1.

#### 4.7. Оценочные расчеты функции благополучия

При любой ферментативной кинетике функция благополучия, характеризующая баланс между удельным производством ВОС и его затратами, графически может быть представлена колоколообразной кривой (рис. 31).

Если первая реакция в указанной выше цепочке ферментативных реакций катализируется ферментом, имеющим несколько активных центров, то она имеет аллостерическую кинетику (Диксон, Уэбб; Ленинджер, др.):

$$\frac{1}{y} \frac{dy}{dt} = \frac{x^a}{1+x^a} - \frac{r(w)x^b}{g+x^b}, \quad (25)$$

где  $a, b$  – показатели аллостеризма.

Уравнение баланса между производством и затратами всегда может быть переписано с учетом конкретной кинетики первых ферментативных реакций в соответствующих цепочках синтеза или распада, однако зависимость функции благополучия от лимитирующего

ресурса по-прежнему будет иметь колоколообразный вид (рис. 32).

#### 4.8. Конкретизация ферментативных реакций для вычисления благополучия

В настоящее время известно три «технологии» фиксации углекислого газа атмосферы за счет фотосинтеза, используемых различными группами растений – C-3, или цикл Кальвина-Бенсона; C-4, или путь Хэтча-Слэка-Корчака; САМ (C-2), или цикл толстянкового типа. Синтез живого вещества у зеленых растений практически полностью определяется именно возможностями этих растений по фиксации углекислоты атмосферы.

В типе фотосинтеза C-3, присущем большинству растений умеренной и арктической зоны, первой в СМР производства живого вещества следует считать реакцию присоединения углекислоты к молекуле рибулозо-1,5-дифосфата (РудФ), катализируемой РудФ-карбоксилазой (рис. 33). В результате цепочки последовательных реакций далее производятся исходные вещества для всех других ассимиляционных процессов (синтез углеводов, карбоновых и аминокислот).

C-4 фотосинтез наблюдается у более чем 500 видов покрытосеменных высокопродуктивных растений степей, саванн, пустынь, у сине-зеленых водорослей. Первичным

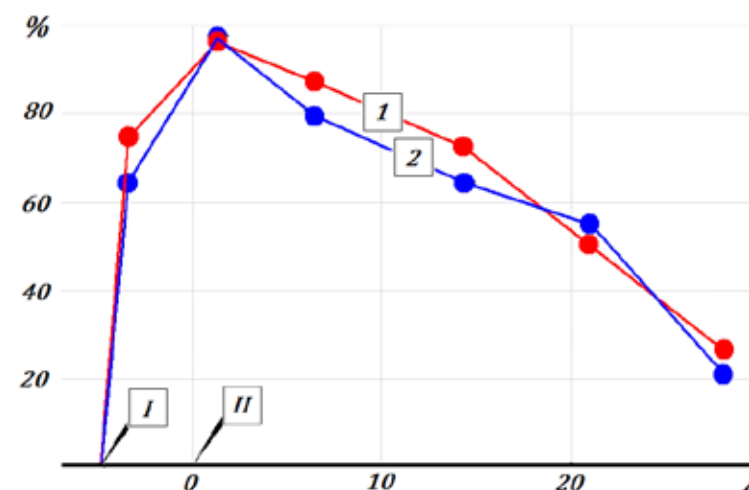
акцептором углекислоты в этом типе фотосинтеза является фосфоенолпируват (ФЕП), причем катализирующий эту реакцию фермент ФЕП-карбоксилаза имеет высокое, по сравнению с РудФ-карбоксилазой, сродство к углекислоте. Это снижает потери на фотодыхание и делает фотосинтез эффективным при высоких температурах окружающей среды и недостатке воды.

САМ-фотосинтез распространен у суккулентов (орхидные, бромелиевые, лилейные и др.) и некоторых видов водорослей. Они обладают способностью поглощать углекислоту даже ночью, когда у растений с фотосинтезом С-3 и С-4 он полностью прекращается. Как и у С-4 растений, первичным акцептором углекислоты является ФЕП, а реакция катализируется ФЕП-карбоксилазой.

Эффективность ФЕП карбоксилазы С-4 растений позволяет предположить у них более высокие (в 1.2 – 2 раза в теплых засушливых климатических условиях) максимальные удельные скорости синтеза живого вещества по сравнению с С-3 растениями. С-3 растения оказываются более эффективными в прохладном и влажном климате.

Исходными субстратами ферментативных реакций, высвобождающих свободную энергию, служат углеводы и жиры, при распаде которых в СФР последовательно отщепляется водород и освобождается энергия. Субстратом реакций дыхания является глюкоза, которая расщепляется в последовательных реакциях процесса, единого для большинства живых организмов и называемого циклом

Кребса. Расщепление 1 моля глюкозы дает 36 молей АТФ, 2 моля ГТФ и свободную энергию -2.87 МДж (-686 ккал) (Ленинджер, 1985; Диксон, Уэбб, 1982; Лархер, 1978; Одум 1975). Соотношение между затратами и производством позволяет оценить отношение максимальных удельных скоростей этих процессов как  $0.6 \div 0.8$ .



**Рисунок 33. Относительная скорость фотосинтеза.**

Связь между относительной скоростью фотосинтеза (1) и относительной активностью РудФ-карбоксилазы (2) в листьях С-3 растения различного возраста А с начала вегетативного сезона (I) и с момента полного распускания листьев (II). Растение: Ежа сборная *Dactylis glomerata* L. (Лархер, 1978).

## 5. Расчет критериев безопасности для экосистем

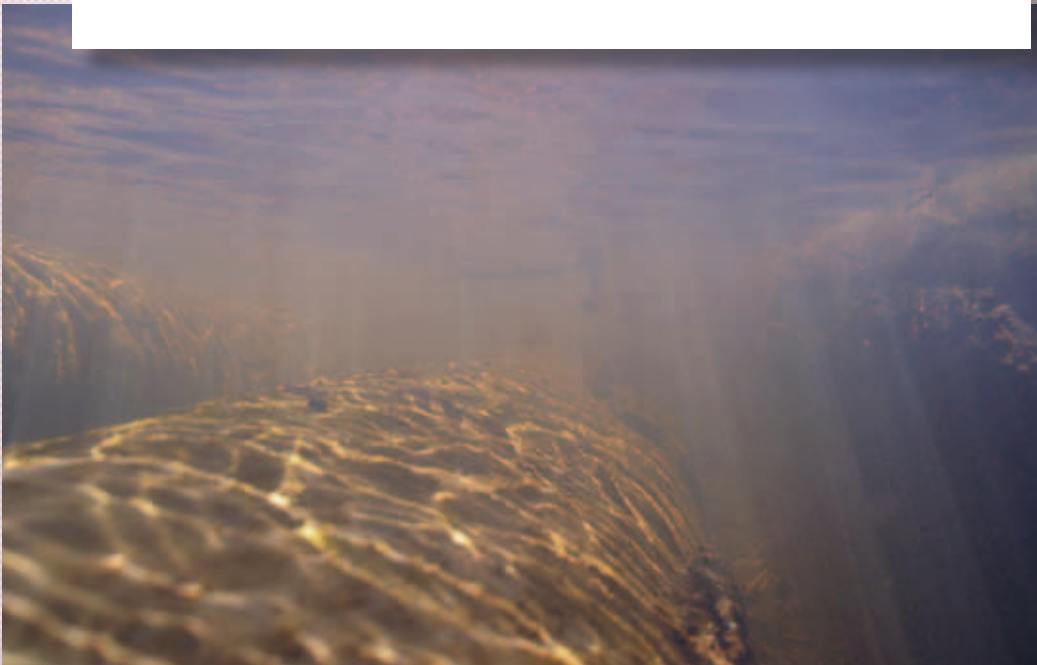
### 5.1. Практический расчет функции благополучия

Расчет численных значений критериев безопасности для экосистемы как целого будем выполнять на основе анализа благополучия (20) и функции благополучия (156) на основе рассуждений о необходимом для компенсации воздействию благополучии и величине функции благополучия, которая определяет скорость восстановления экосистемы и, следовательно, время, необходимое для такого восстановления.

Если суммарная величина воздействия превышает компенсационные возможности сообщества, оно неизбежно гибнет. Эти компенсационные возможности определяются имеющимся резервом благополучия.

Если время естественного восстановления текущей стадии сукцессии после разового воздействия незначительно по сравнению с временем достижения данной стадии, воздействие на экосистему незначительно. Если время замедления естественной сукцессии в результате разового или продолжительного антропогенного воздействия незначительно, или если достигшая климакса экосистема не подвержена деградации (снижению стадии сукцессии или ранга), она находится в безопасности.

## 5. Расчет критериев безопасности для экосистем





Функция благополучия сообщества (15б) с учетом (17а,б) может быть рассчитана по формуле

$$\Phi(w, x, t) = q(w) \cdot v(w, t) \left[ \frac{x}{L(w)+x} - \frac{u(w,t)}{v(w,t)} \frac{x}{H(w)+x} \right], \quad (26)$$

где  $w$  – аллогенные физические факторы, изменение которых не связано с фенологическими процессами, влияющие на функционирование СФР; они являются независимыми от состояния экосистемы величинами; влияние данной величины может быть учтено за счет получения специфичных значений для параметров  $v(w,t)$ ,  $u(w,t)$  для биотопа каждого типа;  $q(w)$  – размерный коэффициент пересчета массы живого вещества или биомассы в благополучие,  $1/\text{г(углерода)}$ ;  $x$  – концентрация лимитирующего рост и развитие вида-эдификатора вещества,  $\text{г/м}^2$ , определяющая итоговое производство вещества и энергии в экосистеме даже в абсолютно благоприятных условиях существования; для продуцентов это, как правило, углерод в виде двуокиси углерода (рис.34), реже – другие биогенные элементы (сера, азот, фосфор); достаток воды является аллогенным фактором, формирующим видовой состав биотопа и входящих в него фаций и консорций; влияние данной величины может быть учтено отдельным рассмотрением каждого типа биотопа;  $v(w,t)$ ,  $u(w,t)$  – максимальные удельные скорости первых ферментативных реакций в «технологических цепочках» производства и затрат благополучия, которые можно рассчитать для продуцентов по экспериментально определяемым величинам

максимальной удельной скорости ассимиляции углерода эдификаторами сообщества для процесса производства и максимальной удельной скорости дыхания для сообщества в целом,  $\text{г(углерода)/с}$ ;  $L(w)$ ,  $H(w)$  – константы Михаэлиса для процессов производства и траты благополучия,  $L(w) < H(w)$ . По своему экологическому смыслу эти величины характеризуют нижнюю и верхнюю границу экологической ниши биотопа и, следовательно, не должны для каждого отдельного биотопа зависеть от фактора  $w$ ,  $L(w)=L$ ,  $H(w)=H$ ; влияние данной величины может быть учтено отдельным рассмотрением каждого типа биотопа,  $\text{г/м}^2$ .

Для дальнейших рассуждений удобно перейти к независимой от вида лимитирующего ресурса форме уравнения (26), для чего разделим и числитель, и знаменатель обеих дробей в скобках на величину  $L(w)$  и обозначим безразмерные величины

$$z = \frac{x}{L}; \quad K = \frac{H}{L}.$$

Тогда

$$\Phi(w, z, t) = q(w) \cdot v(w, t) \left[ \frac{z}{1+z} - \frac{u(w,t)}{v(w,t)} \cdot \frac{z}{K+z} \right], \quad (27)$$

Вследствие того, что  $z$  – лимитирующий ресурс, его значение в реальных сообществах обычно находится вблизи границы зоны толерантного существования. Если значение  $z$  находится вблизи нижней границы, то

$$z \ll 1 < K,$$

поэтому

$$\Phi(w, x, t) = q(w) \cdot v(w, t) \left[ 1 - \frac{1}{K} \cdot \frac{u(w, t)}{v(w, t)} \right] z. \quad (28a)$$

Если значение  $z$  находится вблизи верхней границы, то

$$z \gg K > 1,$$

поэтому

$$\Phi(w, z, t) = q(w) \cdot v(w, t) \left[ 1 - \frac{u(w, t)}{v(w, t)} \right]. \quad (28б)$$

Резерв сообщества на произвольный момент времени  $t$  может быть рассчитан по формуле (20) с учетом явного вида функции благополучия (28а,б).

Интеграл от функции благополучия, определенной как (28а,б), по своему смыслу является показателем экспоненциальной зависимости, с которой происходит накопление или расход благополучия. Знак этого показателя определяет, происходит трата или накопление благополучия в сообществе, и зависит от отношения  $u(w, t)/v(w, t)$ . Это отношение для накопления благополучия должно быть в случае (28а) меньше  $K$ , а в случае (28б) – меньше единицы.

Величина  $v(w, t)$  для биотопов, построенных на продукции автотрофов (рис.25А), является максимальным значением удельной продуктивности автотрофов (рис.34, таблица 11), а для биотопов, построенных вокруг

эдификаторов-гетеротрофов (рис.25Б), максимальной удельной скоростью продукции эдификаторов. Прямое использование большого экспериментального набора данных для вычисления  $v(w, t)$  затруднительно, так как обычно измеряется величина нетто-фотосинтеза, или фиксация углекислоты на квадратный метр поверхности фотосинтезирующих листьев, или другие характеристики в различные периоды фенологического цикла развития растений. Еще сложнее выполнить расчет для гетеротрофных биотопов, к которым относится большая часть водных экосистем. Окончательно для расчета была использована формула, связывающая максимальную удельную скорость производства благополучия с нетто-фотосинтезом при стандартном содержании углекислоты в приземном слое воздуха для усредненного по фенологическому сезону и светлomu времени суток световому довольствию при достатке воды и оптимальных физико-химических условиях

$$v(w, t) = Q(w, t) \cdot F_{max}(w) \cdot I(w, t), \quad (29)$$

где  $v(w, t)$  – максимальная удельная скорость производства благополучия в момент времени  $t$  в сообществе  $w$ ,  $c^1$ ;  $F_{max}(w)$  – максимальный нетто-фотосинтез в указанных выше условиях, г(углерода)·м<sup>2</sup>(листовой поверхности)· $c^1$ , экспериментально определяемая величина, таблица 12;  $I(w, t)$  – индекс листовой поверхности, численно равный отношению площади фотосинтезирующих органов

растения к площади под ним, для выбранной экосистемы  $w$ , рассчитываемая по экспериментальным данным величина,  $\text{м}^2(\text{листовой поверхности})/\text{м}^2$ , таблица 13;  $Q(w,t)$  – размерный коэффициент, численно равный площади территории/акватории, приходящейся на единицу веса живого вещества,  $\text{м}^2/\text{г}(\text{углерода})$ , рассчитываемая по экспериментальным данным величина, таблица 14.

Как и индекс листовой поверхности, коэффициент  $Q(w,t)$  имеет ярко выраженную сезонную зависимость для всех биотопов, в которых эдификаторами являются летнезеленые растения, поэтому для удобства последующих расчетов полагаем:

$$I(w, t) = \begin{cases} I_0(w), & \text{если } t < T_0 \text{ или } t > T_1 \\ I_1(w), & \text{если } T_0 \leq t \leq T_1 \end{cases} \quad (30)$$

$Q_0(w)$ ,  $Q_1(w)$  – площадь территории или акватории, приходящаяся на единицу массы живого вещества в сообществе  $w$ ,  $\text{м}^2/\text{г}(\text{углерода})$ , таблица 14.

Рассчитанные по формулам (29, 30) максимальные удельные скорости производства благополучия  $v(w,t)$  в соответствующих фенологических состояниях индекса листовой поверхности для некоторых биотопов при  $S(w)=10^4 \text{ м}^2$  приведены в таблице 15.

Конечно, величина максимальной удельной скорости производства благополучия, оцененная по нетто-фотосинтезу продуцентов (для экосистем рис.25А) или чистой продукции редуцентов (для экосистем рис.

25Б) завышена по сравнению с наблюдаемой реально. Такая переоценка происходит из-за неизбежных потерь благополучия при переносе между трофическими уровнями, однако для предварительных грубых расчетов благополучия сообщества такой оценки достаточно.

Величина максимальной удельной скорости расхода благополучия  $u(w,t)$  на поддержание жизнедеятельности экосистемы можно вычислить по широкому набору экспериментальных данных о скорости потерь на дыхание сообществ, не подверженных стрессу (Одум, 1975; Лархер, 1978; Риклефс, 1981), и скорости распада органики в почве и лесной подстилке за счет активности микроорганизмов и почвенной микофлоры и мезофауны (рис. 35).

Все эти данные получены в экспериментах с изолированными от взаимодействия с природной экосистемой величинами и не учитывают потери благополучия на поддержание трофической структуры и взаимодействие организмов. Действительно, только часть благополучия, произведенного «фундаментом» трофической пирамиды и «потребляемого» консументами следующих уровней, переносится на более высокие уровни пирамиды. По этой причине функция благополучия в формулах (28а,б) окажется меньше на величину коэффициента потерь благополучия  $r(w,t) > 0$ , отражающие потери благополучия на поддержание трофической структуры экосистемы и взаимодействие организмов:

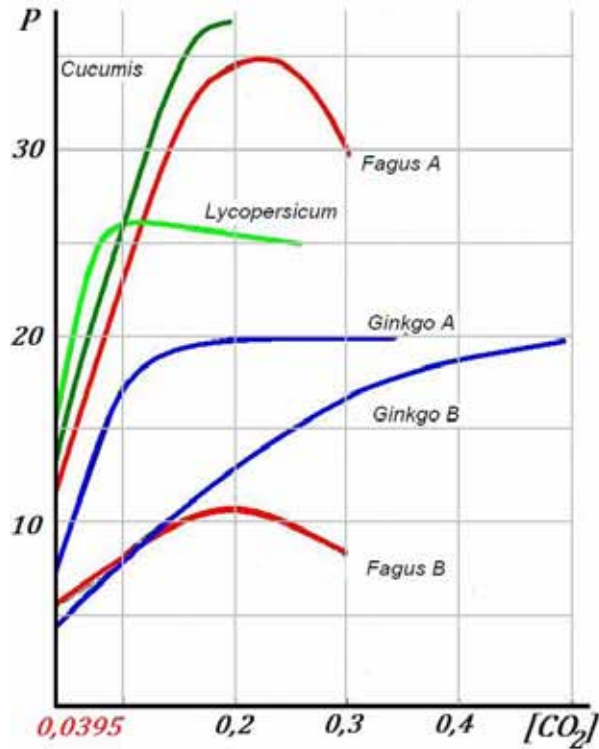


Рисунок 34.

**Фотосинтез и принцип Либиха Шелфорда.**

Экспериментальные данные по лимитированию жизнедеятельности растений (ось ординат, нетто-фотосинтез мг/час на 1 дм<sup>2</sup> листовой поверхности) углекислым газом (ось абсцисс, объемный процент CO<sub>2</sub>). Среднее объемное содержание углекислоты на 2013 год 0,0395% (0,0393 – 0,0397). Составлено по (Лархер, 1978) и данным Википедии. Обозначения: *Fagus A* – световые листья бука; *Fagus B* – темновые листья бука; *Ginkgo A* – зрелые листья гинкго; *Ginkgo B* – зрелые листья гинкго.

Таблица 12.

Максимальный нетто-фотосинтез при стандартном содержании CO<sub>2</sub> в приземном слое воздуха для усредненного по времени световому довольствию и оптимальных физико-химических условиях для растений различных биотопов.

№	Фация (вид-эдификатор)	$F_{max}(w)$	Диапазон значений
		$N \times 10^{-4} \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$	
1	<i>Ginkgo biloba</i> , гинкго	1.1	0.4 ÷ 1.7
2	<i>Fagus sylvatica</i> , бук европейский	1.8	0.7 ÷ 2.8
3	<i>Cucumis melo</i> , дыня	3.0	2.6 ÷ 3.3
4	<i>Lycopersicum esculentum</i> томат	2.2	2.0 ÷ 4.4
5	Луговые травы (не злаки)	3.0	1.7 ÷ 4.3
6	Злаки	3.0	0.5 ÷ 5.5
7	Степные травы	4.0	1.7 ÷ 5.1
8	Мелколиственные деревья	2.0	0.4 ÷ 3.6
9	Кустарники умеренной зоны	1.2	0.4 ÷ 2
10	Чапарраль, маквис	1.0	0.4 ÷ 1.3
11	Хвойные деревья	1.6	0.4 ÷ 2.8
12	Широколиственные деревья	1.8	0.7 ÷ 2.8
13	Папоротники	0.4	0.3 ÷ 0.5
14	Мхи	0.25	0.2 ÷ 0.3
15	Лишайники	0.3	0.2 ÷ 0.4
16	Болотные растения	2.5	1.7 ÷ 3.3
17	Водные травы (пресные воды)	0.5	0.3 ÷ 0.5
18	Бурые водоросли литорали	0.6	0.25 ÷ 0.84
19	Фитопланктон	0.4	0.2 ÷ 0.6
<b>Зависимость от типа фотосинтеза</b>			
20	Растения с фотосинтезом С-4	5.0	0.6 ÷ 6.6
21	Растения с фотосинтезом С-3	3.0	0.4 ÷ 5.3
22	Растения с фотосинтезом САМ	1.0	0.2 ÷ 1.7

Источники: Лархер, 1978; Одум, 1975.



Таблица 13.

Условные индексы листовой поверхности для экосистем\*\*),  $m^2(\text{лиственной поверхности})/m^2$ .

№	Наземные экосистемы	$I_0(w)$	$I_1(w)$
1	Моховая тундра	0.5 **)	1.2
2	Лишайниковая тундра	0.5 **)	1.5
3	Еловый лес	8	10
4	Сосновый лес	8	10
5	Луговое разнотравье	0.01	12
6	Мелколиственный лес	0.5	12
7	Широколиственный листопадный лес	1.5	12
8	Степь	0.01	12
<b>Водные экосистемы</b>			
9	Пресноводные водоемы	0.1	5
10	Олиготрофные пресноводные биотопы	0.1	1
11	Литораль (бурые водоросли)	0.5	2
12	Эстуарии	0.5	5

\*) Рассчитано по: Лархер, 1978; Одум, 1975.

\*\*) С учетом снежного покрова.

Таблица 14.

Территория или акватория, приходящаяся на единицу массы живого вещества,  $N \times 10^{-3} m^2/g(\text{углерода})$ .

№	Наземные экосистемы	$Q_0(w)$	$Q_1(w)$
1	Тундра	3	2
2	Еловый лес	0.1	0.1
3	Сосновый лес	0.08	0.08
4	Луговое разнотравье	1	0.7
5	Мелколиственный лес	0.08	0.08
6	Широколиственный листопадный лес	0.06	0.06
7	Степь	0.8	0.6
<b>Водные экосистемы</b>			
8	Пресноводные биотопы	5	3
9	Прибрежные морские биотопы	3	2

Рассчитано по: Лархер, 1978; Одум, 1975, Акимова и др., 2001; Базилевич и Родина, 1971.

Таблица 15.

Максимальные удельные скорости производства благополучия  $v(w,t)$ ,  $N \times 10^{-7} c^{-1}$  в типичных природных сообществах \*).

№	Наземные экосистемы	$v(w,t)$ *)	
		$t < T_0; t > T_1$	$T_0 \leq t \leq T_1$
1	Моховая тундра	0.3	0.5
2	Лишайниковая тундра	0.3	0.8
3	Хвойный лес	1.0	2.0
4	Луговое разнотравье	0.3	20
5	Мелколиственный лес	0.3	2.0
6	Степь	0.3	30
<b>Водные экосистемы</b>			
7	Пресноводные водоемы	0.3	20
8	Олиготрофные пресноводные биотопы	0.3	2.0
9	Литораль (бурые водоросли)	0.9	3.0
10	Эстуарии	0.6	4.0

\*) Рассчитано по данным таблиц 12–14, формулам (25а,б) и литературным источникам: Лархер, 1978; Одум, 1975, Акимова и др., 2001; Базилевич и Родина, 1971.

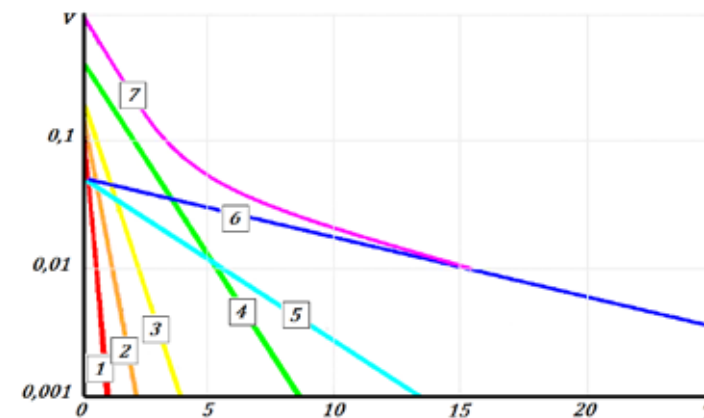


Рисунок 35. Деградация лесной подстилки.

Скорость разложения лесной подстилки (7) и ее компонентов: сахаров (1), гемицеллюлозы (2), целлюлозы (3), лигнина (4), восков (5), фенола (6). По: Лархер, 1978.

Таблица 16.

Максимальные удельные скорости затрат благополучия при стандартном содержании  $CO_2$  в приземном слое воздуха для усредненного по времени световому довольствию и оптимальных физико-химических условиях для растений различных биотопов.

№	Фация и/или вид-эдификатор	$u(w)$	Диапазон значений
			$N \times 10^{-7} c^{-1}$
1	Бук европейский	1.4	0.4 ÷ 2.4
2	Хвойные деревья	1.2	0.4 ÷ 2.0
3	Луговые травы	12	2.0 ÷ 22
4	Мелколиственные деревья	1.5	0.4 ÷ 2.6
5	Широколиственные деревья	1.5	0.4 ÷ 2.6
6	Степные травы	14	1.0 ÷ 27
7	Мхи	0.7	0.05 ÷ 1.3
8	Лишайники	0.7	0.05 ÷ 1.3
9	Болотные растения	1.7	0.5 ÷ 2.9
10	Водные травы (пресные воды)	1.6	0.2 ÷ 3.0
11	Бурые водоросли литорали	1.8	0.2 ÷ 3.6
12	Фитопланктон	1.4	0.2 ÷ 2.6

Источники: Лархер, 1978; Одум, 1975.

Таблица 17.

Максимальные удельные скорости затрат благополучия  $u(w,t)$ ,  $N \times 10^{-7} c^{-1}$  в типичных природных сообществах \*).

№	Наземные экосистемы	$r(w,t)$ *)	
		$t < T_0; t > T_1$	$T_0 \leq t \leq T_1$
1	Моховая тундра	1.2	0.5
2	Лишайниковая тундра	1.2	1.3
3	Сосновый лес	4.0	3.2
4	Луговое разнотравье	1.2	32
5	Мелколиственный лес	1.2	3.2
6	Степь	1.2	48
<b>Водные экосистемы</b>			
7	Пресноводные водоемы	1.2	32
8	Олиготрофные пресноводные биотопы	1.2	3.2
9	Литораль (бурые водоросли)	3.6	4.8
10	Эстуарии	2.4	6.4

\*) Рассчитано по данным таблиц 12–16, формулам (25а,б) и литературным источникам: Лархер, 1978; Одум, 1975; Акимова и др., 2001; Базилевич и Родина, 1971.

$$\Phi(w, x, t) = q(w) \cdot v(w, t) \left[ 1 - \frac{1}{K} \cdot \frac{u(w, t)}{v(w, t)} \right] - r(w, t). \quad (31a)$$

$$\Phi(w, z, t) = q(w) \cdot v(w, t) \left[ 1 - \frac{u(w, t)}{v(w, t)} \right] - r(w, t). \quad (31б)$$

Интенсивность дыхания растений зависит от физико-химических условий среды, стресса, фазы фенологического цикла и так далее. Строго говоря, для растений существуют два вида дыхания, но влияние одного (фотодыхание) уже учтено при использовании данных о нетто-фотосинтезе. Для определения коэффициента потерь благополучия будут использованы данные о максимальной удельной скорости темного дыхания (далее – просто дыхание) при стандартных условиях среды для различных фаций (таблица 16).

Сравнение данных в таблицах 12 и 16 позволяет утверждать, что максимальные удельные скорости потерь благополучия по порядку величины соответствуют максимальным удельным скоростям производства благополучия, что вполне объяснимо с точки зрения ферментативной гипотезы. В то же время наличие «колокола» у функции благополучия (рис. 19) возможно лишь при выполнении неравенства:

$$\frac{1}{K} < \frac{u(w, t)}{v(w, t)} < K, \quad (K > 1).$$

Это соотношение позволяет выбрать «сезонные» величины максимальной удельной скорости затрат благополучия на поддержание жизнедеятельности организмов экосистемы исходя из эколого-физиологического смысла этого параметра (таблица 17) как  $u(w,t)=K \cdot v(w,t)$  для «зимы» ( $t < T_o$ ;  $t > T_r$ ) и  $u(w,t)=0.4 \cdot K \cdot v(w,t)$  для «лета» ( $T_o \leq t \leq T_r$ ).

Значения коэффициента потерь на поддержание трофической структуры экосистемы и взаимодействие организмов удалось оценить при сравнении данных о балансе производства и потерь для климаксных сообществ (Лархер, 1978; Одум, 1975, Акимова и др., 2001; Базилевич и Родина, 1971). Для удобства дальнейших расчетов коэффициент потерь принят за постоянную величину, являющуюся характеристикой сообщества, и составляющую долю благополучия сообщества в сутки, определяемую формулой:

$$r(w, t) = r(w) = 0.18 \cdot v(\text{climax}) \cdot \frac{\Delta T(\text{summer})}{365.25}$$

Значения всех рассчитанных параметров округлялись до двух значащих цифр. Более точное и тщательное их вычисление лежит за пределами данной работы.

## 5.2. Вычисление благополучия экосистем

Когда определены максимальная скорость производства благополучия и коэффициент потерь, вычисление благополучия сообщества в стандартных условиях (обеспеченность всеми ресурсами кроме  $\text{CO}_2$ , который лимитирует рост и развитие, неизменные благоприятные условия среды с учетом (30а,б), отсутствие антропогенного воздействия и так далее) несложно выполнить по формуле (20) с учетом потерь благополучия за счет переноса по трофической цепи и взаимодействие организмов. Без учета последнего, годовой баланс производства автотрофов выглядит так, как показано на рис.36.

Принимая во внимание (27) и считая нормировочный коэффициент  $q(w)=1$ ,

$$\ln \frac{y(t_{i+1})}{y_0(t_i)} = \int_{t_i}^{t_{i+1}} v(w, \tau) \left[ \frac{z}{1+z} - r(w, \tau) \frac{z}{K+z} \right] d\tau - r \cdot (t_{i+1} - t_i), (32)$$

где  $y(w)$  – благополучие экосистемы рассматриваемой стадии сукцессии,  $y_0(w)$  – благополучие экосистемы в начале рассматриваемой стадии сукцессии.

Величина  $z$  рассчитана как отношение концентрации углекислоты в приземном слое атмосферы  $x = 0.04\%$  (считается постоянной величиной) и константы Михаэлиса для реакции карбоксилирования при фотосинтезе 0.15 (0.1 – 0.2)% для РудФ-карбоксилазы С-3 растений

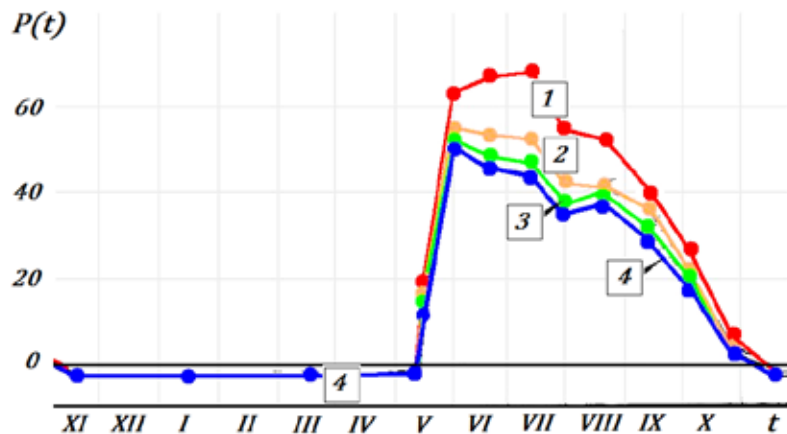


Рисунок 36. Годовой углеродный баланс экосистемы.

Типичный положительный годовой углеродный баланс хвойных (4) без учета потерь на перенос по трофической цепи и естественное отмирание. Отдельно показаны составляющие годового баланса (4): полное производство фотосинтеза (брутто-фотосинтез, 1); с учетом фотодыхания (нетто-фотосинтез, 2); с учетом фотодыхания и темнового дыхания (3) всех частей растений (Лархер, 1978).

Таблица 18.

Параметры «стандартных» экосистем для расчета благополучия.

№	параметр	тундра	лес	степь
1	Длительность до климакса $n$ , лет	50	100	50
2	Начало вегетативного сезона $T_0$ , сут	150	120	90
3	Продолжительность вегетации $\Delta T_1$ , сут	90	150	210
4	Производство благополучия $v(1)$ , $\text{сут}^{-1}$	0.005	0.2	0.2
5	Производство благополучия $v(c)$ , $\text{сут}^{-1}$	0.008	0.02	0.3
6	Доля затрат благополучия $\rho$ , $N \times 10^{-2}$	2.64	7.25	10.3

Рассчитано по таблицам 12 – 17 и работам (Одум, 1975; Лархер, 1978; Риклефс, 1981).

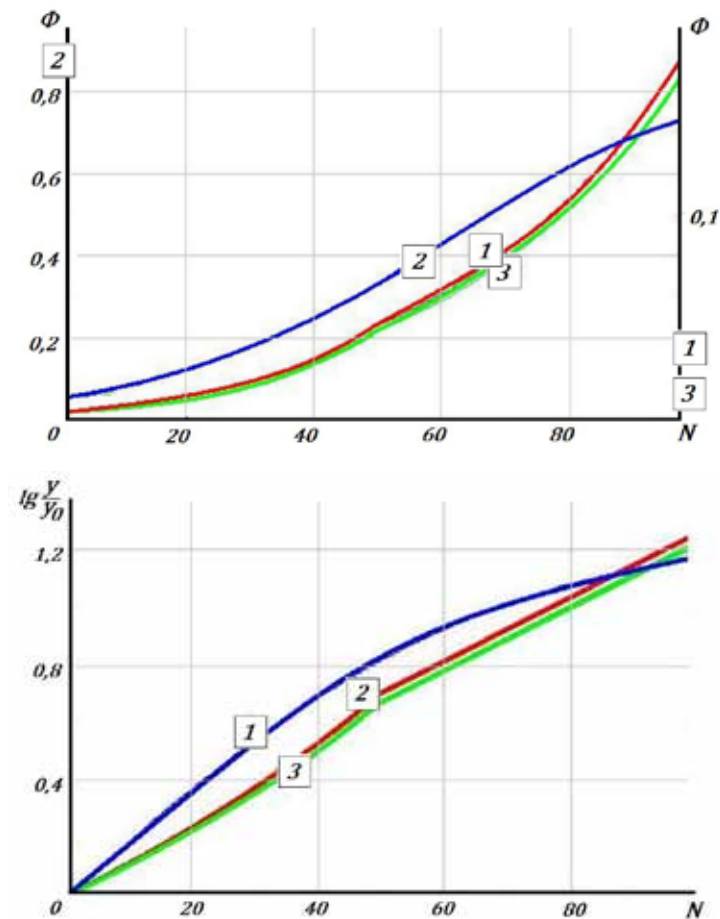


Рисунок 37. Изменение благополучия в процессе сукцессии.

А – динамика изменения благополучия модельной экосистемы в процессе сукцессии от пионерного сообщества до климакса.

Б – динамика изменения десятичного логарифма благополучия модельной экосистемы относительно благополучия пионерного сообщества  $y_0$  в зависимости от времени, прошедшего с начала сукцессии. Цифрами обозначены «стандартные» экосистемы: 1 – тундра; 2 – лес; 3 – степь.



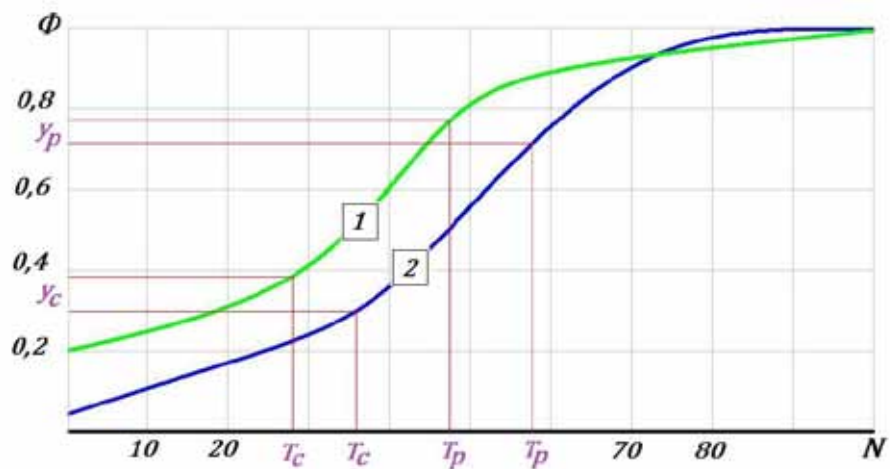


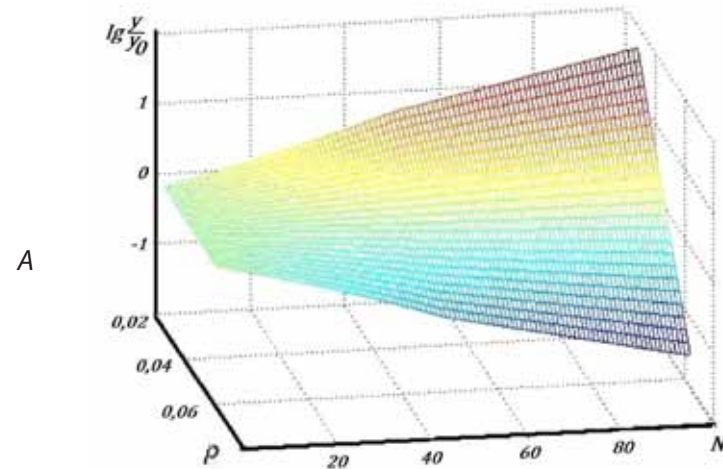
Рисунок 38. Изменение благополучия в процессе сукцессии.

Динамика изменения благополучия сукцессии степи (1) и леса (2) в зависимости от стадии сукцессии. Моменты начала ( $T_p$ ) и окончания ( $T_c$ ) быстрого роста соответствуют значениям благополучия  $y_p$  и  $y_c$ .

Таблица 19.

Граничные значения благополучия  $y_{p,c}$  относительно процветающего сообщества стадии климакса утах для различных стадий сукцессии «стандартных» экосистем.

№	Стадия сукцессии	$y_{p,c}/y_{max}$ для экосистемы		
		тундра	лес	степь
1	Пионерное сообщество $y_p$	0.4	0.3	0.4
2	Климаксовое сообщество $y_c$	0.8	0.7	0.8



Б

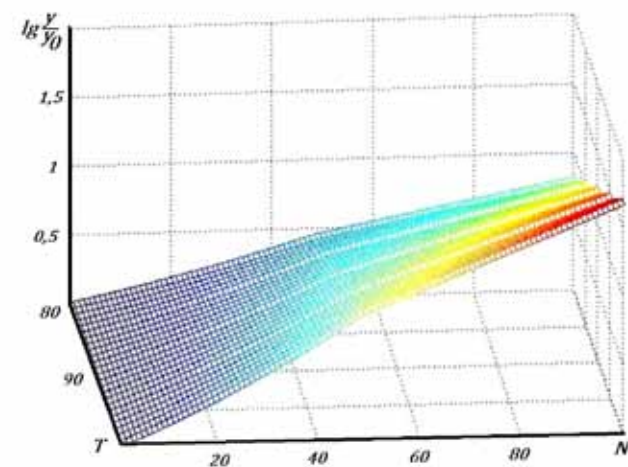
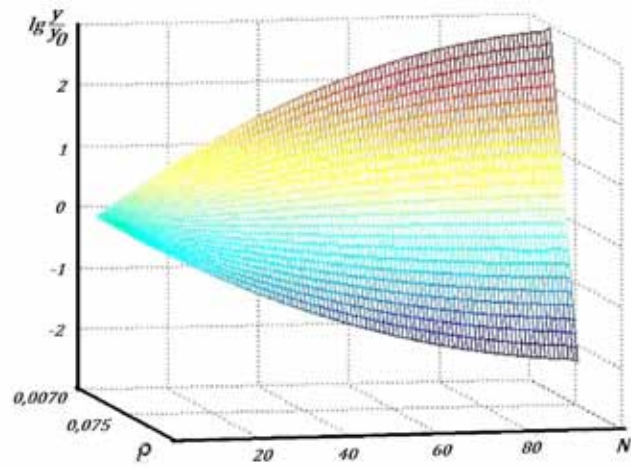
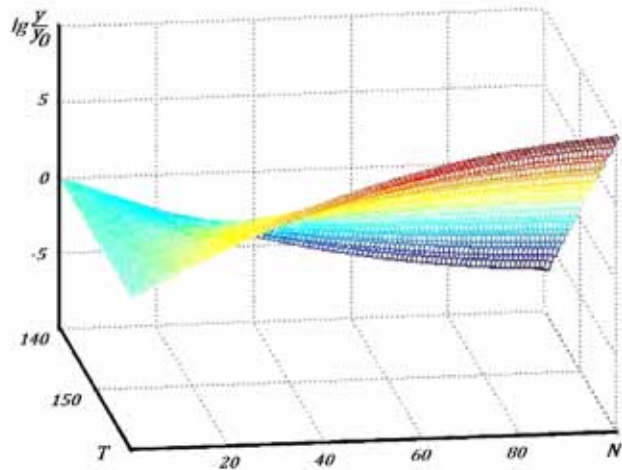


Рисунок 39. Вариабельность благополучия экосистемы.

Динамика вариабельности благополучия «стандартной» экосистемы тундры  $y$  относительно благополучия пионерного сообщества  $y_0$  при изменении коэффициента потерь на взаимодействие организмов  $\rho$  (А) и продолжительности вегетативного сезона  $T$ , суток (Б) за период наблюдения  $N$ , лет.

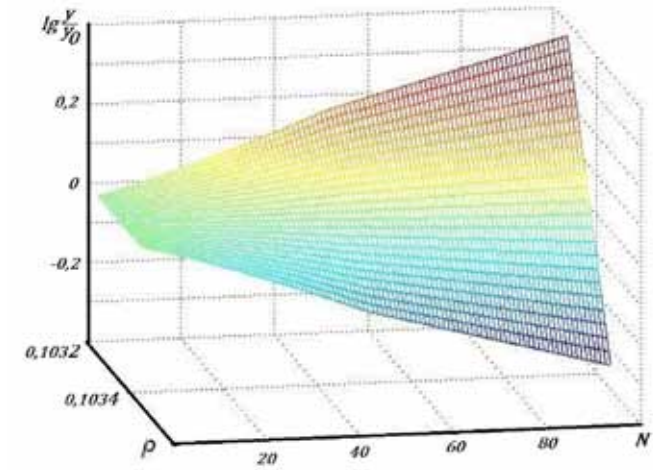


А

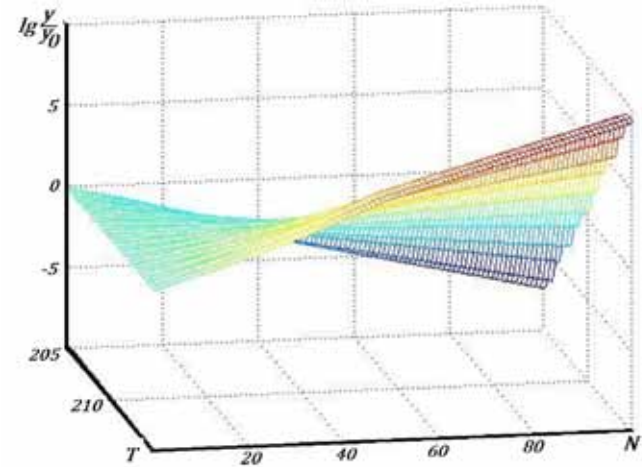


Б

**Рисунок 40. Вариабельность благополучия экосистемы.**  
 Динамика вариабельности благополучия «стандартной» экосистемы леса  $y$  относительно благополучия пионерного сообщества  $y_0$  при изменении коэффициента потерь на взаимодействие организмов  $\rho$  (А) и продолжительности вегетативного сезона  $T$ , суток (Б) за период наблюдения  $N$ , лет.



А



Б

**Рисунок 41. Вариабельность благополучия экосистемы.**  
 Динамика вариабельности благополучия «стандартной» экосистемы степи  $y$  относительно благополучия пионерного сообщества  $y_0$  при изменении коэффициента потерь на взаимодействие организмов  $\rho$  (А) и продолжительности вегетативного сезона  $T$ , суток (Б) за период наблюдения  $N$ , лет.

(Диксон, Уэбб, 1981), 0.3 (0.1 – 0.5)% для ФЕП-карбоксилаза для C-4 и САМ растений (приложение 2) и равна 0.2 и 0.1 соответственно. Для выполнения расчетов принято единое значение для всех экосистем

$$z = \frac{x}{K_v} = \frac{0.03}{0.15} = 0.2.$$

Величина константы Михаэлиса для процессов распада может быть оценена в 0.6 (0.3 – 0.9)% (Диксон, Уэбб, 1981), поэтому константа  $K = 4$  для C-3 растений (лес, тундра) и  $K = 2$  для C-4 и САМ-растений (степи). Для выполнения расчетов принято единое значение для всех экосистем  $K=4$ .

Конечно, такие оценки являются весьма приближенными, как и значения параметров в таблицах 12 – 18. Однако подобные оценки позволяют предложить «стандартный» набор экосистем (таблица 18), примерно отражающих последовательные стадии сукцессии для биомов России. Такой набор позволяет произвести оценочные расчеты благополучия и определить критерии безопасности количественно.

Упрощенные формулы для расчета благополучия «стандартной» экосистемы  $w$   $y(n)$  на начало вегетативного сезона  $n$ -го года, начиная с первого

$$y(n) = y(w, n - 1) \cdot e^{0.18 \cdot v(n) \cdot \Delta T_1} \cdot e^{-r(n) \cdot (\Delta T_1 + \Delta T_0)}, \quad (33a)$$

на любой момент времени вегетативного сезона этого года

$$y(n, t) = y(n - 1) \cdot e^{0.18 \cdot v(n) \cdot t} \cdot e^{-r(n) \cdot t}, \quad (33б)$$

для  $t < T_p$ , где  $t$  – время с начала вегетативного сезона, и

$$y(n, t) = y(n - 1) \cdot e^{0.18 \cdot v(n) \cdot \Delta T_1} \cdot e^{-r(n) \cdot t}, \quad (33в)$$

для  $t \geq T_p$ , где  $T_p$ ,  $T_1 = T_0 + \Delta T_1$  – время начала и окончания вегетативного сезона,  $\Delta T_1$  – продолжительность вегетативного сезона,  $\Delta T_0 = 365 - \Delta T_1$ .

В качестве «стандартных» экосистем для расчета выбраны три модельных сукцессии: тундра, лес умеренной зоны, степь. Параметрами для расчета являлись продолжительность сезона вегетации, максимальная удельная скорость производства благополучия для пионерного и климаксного сообщества и длительность сукцессии. Для каждого сезона, начиная со второго, по этим параметрам рассчитывалась максимальная удельная скорость производства благополучия  $v(T_p)$  по формуле

$$v(n) = \frac{n-1}{c-1} (v(c) - v(1)) + v(1), \quad n=2, \dots, c, \quad v(n)=v(c) \text{ для } n>c, \quad (34)$$

где  $v(1)$ ,  $v(c)$  – максимальная скорость производства благополучия для пионерного и климаксного сообщества соответственно,  $c$  – сезон достижения климакса, и благополучие в начале следующего сезона вегетации по формуле (33а). Коэффициент потерь на поддержание

трофической структуры и взаимодействия организмов сообщества рассчитывался для каждого сезона по формуле

$$r(n) = \rho \cdot \frac{\Delta T_1}{\Delta T_1 + \Delta T_0} \cdot v(n), \quad (35)$$

где  $\rho$  – доля благополучия, затрачиваемая сообществом на поддержание собственной трофической пирамиды и структуры других взаимоотношений между организмами. Начало вегетативного сезона для тундры выбрано 31 мая ( $T_0 = 150$  сут), для лесов – 1 мая (120 сут), для степей – 1 апреля (90 сут), окончание –  $T_1 = 240, 270, 300$  сут, начальное благополучие пионерных сообществ тундры и степи было принято за 0.01, леса – за 0.05 с учетом нормирующего коэффициента  $q(w)=1$ . Параметры для расчета благополучия «стандартных» экосистем приведены в таблице 18.

Результаты расчетов благополучия различных этапов сукцессии для «стандартных» экосистем приведены на рисунках 37, 38 и в таблице 19.

Зависимость благополучия от стадии сукцессии сообщества, приведенные на рисунке 37, имеют выраженный S-образный характер. При этом, из-за выбранной огрубленной модели климакса благополучие для модельной степи и тундры снова возобновляет рост. Если принять благополучие сообщества на момент достижения климакса за единицу, и не брать в рассмотрение постклимаксные изменения, то результирующая картина будет выглядеть, как представлено на рисунке 38.

Граничные значения благополучия, связанные с окончанием развития пионерного сообщества ( $y_p$ ) и приближением к климаксу ( $y_c$ ) связаны с началом и окончанием периода быстрого накопления благополучия на промежуточных стадиях сукцессии.

Значение  $y_c/y_{max} = 0.8$  означает, что при снижении благополучия до 80% от благополучия накопленного сообществом климакса, происходит его деградация до предыдущих стадий сукцессии. Аналогично значение  $y_p/y_{max}$  показывает уровень, при снижении благополучия ниже которого зрелое сообщество замещается пионерным. Конечно, эти значения являются ориентировочными, так как получены на грубой модели взаимодействия организмов экосистемы. Сама модель демонстрирует сильную зависимость результатов от величины коэффициента потерь на взаимодействие организмов и длительности вегетативного сезона (рис. 39 – 41).

Такая зависимость, возможно, является результатом или грубого округления, с одной стороны, или крайней важности для экосистемы продолжительности сезона вегетации и коэффициента потерь на взаимодействие организмов. Прояснение причин появления этого эффекта требует дополнительных исследований. Однако, для демонстрации возможности вычисления критериев безопасности для экосистем целого, этого достаточно. Действительно, если связать снижение благополучия с уровнем опасности, например дозой загрязнителя, то



Таблица 20.

Ориентировочные значения 50% летальных доз для живых организмов, участвующих в формировании фундамента трофических пирамид природных экосистем.

№	Вид-эдификатор	ЛД, Гр	Разброс ЛД, Гр <sup>*)</sup>	$k_{rad}$ Гр <sup>-1</sup> <sup>**)</sup>
1	Лишайники	500	200 – 1000	0.0008
2	Мхи	200	100 – 500	0.002
3	Луговые травы	100	50 – 200	0.003
4	Разнотравье	100	50 – 200	0.003
5	Степные травы	100	50 – 200	0.004
6	Кустарники	50	20 – 200	0.006
7	Мелколиственные листопадные деревья	30	10 – 50	0.01
8	Хвойные деревья	10	5 – 20	0.03

<sup>\*)</sup> Источники: (ICRP, 1990; UNSCEAR, 2008).

<sup>\*\*)</sup> Рассчитано по формуле (31) и таблице 18.

Таблица 21.

Критерии безопасности для «стандартных» наземных экосистем в условиях радиоактивного облучения.

№	«Стандартная» экосистема	$H_c$ , Гр/год	Разброс $H_c$ , Гр/год
1	Тундра	0.1	0.05 – 0.5
2	Лес умеренной зоны	0.02	0.01 – 0.1
3	Степь	0.05	0.02 – 0.2

эти значения дадут искомые критерии безопасности для природных экосистем как целого относительно воздействия данного загрязнителя.

### 5.3. Определение критериев безопасности для экосистемы, находящейся под воздействием ионизирующего излучения

С точки зрения концепции благополучия, гибель сообщества происходит при снижении его благополучия до значения менее благополучия пионерного сообщества и отрицательного значения функции благополучия за промежуток времени до следующего сезона вегетации (таблицы 10,11):

$$\begin{cases} y(t) < y_p \\ \int_{t_0}^{365} \Phi(\tau) d\tau \leq 0, \quad t_0 < t < 365. \end{cases} \quad (36)$$

В реальных условиях выполнение такого условия для промежутка времени, начиная с  $t_0$ , возможно, если ресурсы ВОС сообщества истощены, и производство благополучия не превышает его трату на поддержание жизнедеятельности организмов. Эти условия означают сначала гибель организмов, формирующих фундамент трофической пирамиды, затем, при истощении появившихся в результате их гибели ресурсов ВОС, гибель всех остальных организмов. В экспериментальных условиях подобное наблюдается при

Таблица 22.

Анализ результатов натуральных исследований воздействия радиоактивного облучения на экосистемы как целое.

№	Экосистема	Уровень воздействия <sup>*)</sup>	Наблюдаемый результат	Ссылка
1	Лес, Белоруссия, в зоне влияния аварии на ЧАЭС	0.1 – 0.5 Гр/год <sup>**)</sup>	Существенные изменения претерпевает состав и структура зооценозов в зонах отчуждения и отселения	НД-2001; Чернобыль-1996
2	Лес, Великобритания	67 мкГр/ч или 0.6 Гр/год	Уровень, при котором эффекты не выявлены	Copplestone et al., 2004; Laplace et al., 2006
3	Лесные и пресноводные экосистемы	Разовое воздействие 1 – 5.5 Гр	Опасное воздействие на экосистему	Laplace et al., 2006
4	Лес, зона ЧАЭС	50 – 100 Гр	Гибель деревьев	Чернобыль-2001
5	Лес, зона ЧАЭС	10 – 50 Гр	Опадение хвои, листьев, частичное отмирание деревьев	Чернобыль-2001
6	Лес, зона ЧАЭС	1 – 10 Гр	Нарушение роста, морфологические изменения деревьев	Чернобыль-2001
7	Экосистемы Полесья	0.1 – 1 Гр	Изменение видового состава и структуры экосистем	Чернобыль-2001
8	Наземные экосистемы	0.1 – 0.5 Гр/год <sup>**)</sup>	Значительное снижение биоразнообразия насекомых, птиц	Moller et al. 2009a; 2009b; Moller et al. 2010;
9	Пресноводные водоемы, Европа	10 мкГр/ч или 0.09 Гр/год	Уровень, при котором эффекты не выявлены	Laplace et al., 2006
10	Водоем, водоем-охладитель ЧАЭС и река Припять	0.0013 Гр/сут или 0.475 Гр/год	Уменьшается численность и биомасса фито- и зоопланктона. Смена доминирующих видов в составе ихтиофауны. Снижение темпа роста и плодовитости у многих видов рыб.	Архипов и др., 1998; Гайченко и др., 1993; Пикулик, Дробенков, 1995

<sup>\*)</sup> Уровень воздействия, при котором отмечены изменения в экосистеме.

<sup>\*\*)</sup> Рассчитано по данным, приведенным в ссылках.

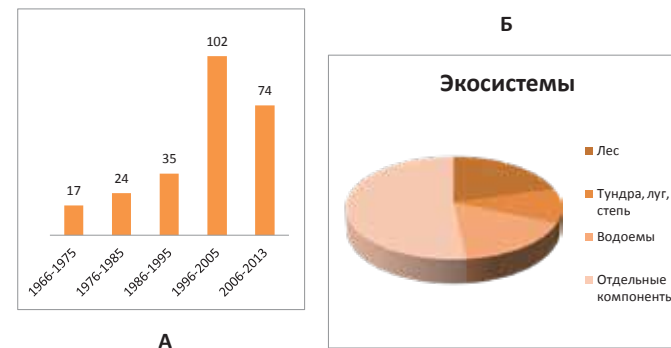


Рисунок 42. Многолетняя динамика радиоэкологических исследований.

Общее число радиоэкологических исследований воздействия ионизирующего излучения на экосистемы как целое в общем числе радиоэкологических исследований (А) и доля экспериментальных исследований каждой тематики (Б), по данным интернет-библиотеки PubMed, 2013.

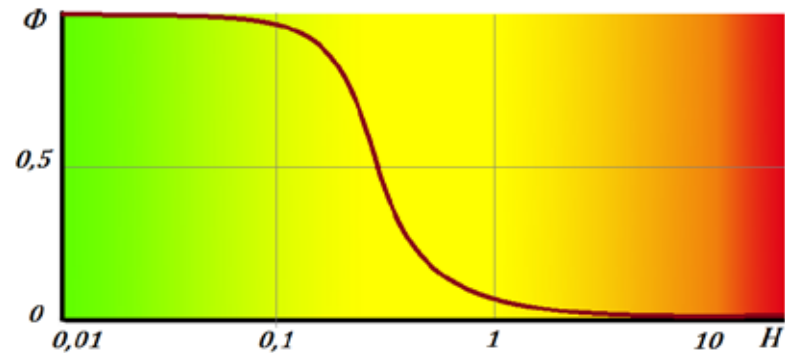


Рисунок 43. Изменение благополучия под действием ионизирующего излучения.

Зависимость  $\Phi$  благополучия экосистемы как целого от мощности дозы  $H$ , Гр/год. До уровня 0.1 Гр/год воздействие можно считать безопасным для экосистемы, в пределах 0.1 – 1 Гр/год – опасным, свыше 1 Гр/год – губительным.

летальных дозах радиоактивного облучения (таблица 20), которые несложно соотнести с условиями (36). Конечно, эксперименты по определению летальных доз облучения (например доз 50% гибели) происходят в условиях практической изоляции организмов от взаимодействия с другими элементами реальной экосистемы, но, с позиций концепции благополучия это как раз и означает выполнение первого из условий (36). Летальная доза в условиях эксперимента будет означать отрицательное изменение благополучия и неположительность интеграла от функции благополучия за рассматриваемый период времени:

$$k_{rad} \cdot LD \sim -\Delta y_{LD} = -y_p, \quad (37)$$

где  $k_{rad}$  – коэффициент пересчета летальной дозы ЛД в изменение благополучия  $\Delta y_{LD}$ , Гр<sup>-1</sup>.

С учетом естественного прироста благополучия  $\Delta y$  для тундровых и степных экосистем в среднем 0.002 год<sup>-1</sup> и лесных 0.007 год<sup>-1</sup> за 100 лет сукцессии, следует считать снижение в результате антропогенного воздействия этой величины более чем на 10% опасной,

$$H_c = 0.1 \cdot \frac{\Delta y}{k_{rad}} .$$

Величина  $H_c$  и является искомым критерием безопасности для экосистемы как целого (таблица 21). Данный критерий – среднегодовая мощность

дозы, превышение которой опасно для целостности экосистемы. Такой уровень воздействия неизбежно вызовет изменения в структуре взаимодействий внутри экосистемы, которые неизбежно скажутся на видовом разнообразии сообщества, приведут к задержке его развития и, возможно, к изменению ранга.

Конечно, величины в таблице 22 являются ориентировочными, но вполне иллюстративными для оценки опасности радиоактивного облучения экосистемы как целого. Сильная зависимость вычисленного значения благополучия связана с использованием грубого приближения в оценке величины взаимодействия компонентов экосистемы и может быть преодолена более тщательным анализом механизмов такого взаимодействия. Однако возможный диапазон неточностей и допущений в оценке благополучия практически не повлияет на порядок величины критериев безопасности для экосистем как целого, а величина 0.1 Гр/год оказывается репрезентативным уровнем безопасности, учитывающим и возможные неточности в исходных данных, и ошибки округления общей картины воздействия.

#### 5.4. Сравнение полученных значений критерия безопасности с экспериментальными данными

Каждый год в научной литературе публикуется до десятка тысяч экспериментальных радиоэкологических работ. Из этого большого числа экспериментов для анализа в рамках данной работы интересны лишь проводившиеся с живыми организмами, непосредственно входившими в состав естественных экосистем в процессе всего времени наблюдения. Таких работ проводится относительно немного, от нескольких десятых до одного-двух процентов всех радиоэкологических работ, публикуемых за год (рис. 42).

В рамках данной работы проанализированы результаты более 200 полевых исследований по воздействию ионизирующего излучения на естественные наземные и пресноводные экосистемы умеренной зоны. В основном данные исследования проводились в районах Украины и Белоруссии, пострадавших от Чернобыльской аварии (более 80% всех работ), остальные работы связаны или с прямыми экспериментами по воздействию гамма-источников на наземные экосистемы (около 8% работ), или с изучением последствий сбросов радионуклидов в поверхностные воды для пресноводных и морских экосистем (рис. 42).

Типичные результаты этих исследований с позиции данной работы приведены в таблице 22.



**Рисунок 44.**

#### **Деградикация луговой экосистемы.**

*Деградикация луговой экосистемы под действием комплекса факторов: стресса, шумового, механического и химического загрязнения. Участки луговой экосистемы, прилегающие к автодороге (Рижское шоссе, июнь 2011), на различных расстояниях (А – 3-5 м, деградикация ранга экосистемы и замещение её отдельными пионерными консорциями, снижение благополучия; Б – 5-20 м, деградикация ранга экосистемы, снижение благополучия; В – 20-50 м, снижение благополучия и ранга до фаций; Г – свыше 50 м – луговой биотоп со сниженным благополучием; Д – естественный луговой биотоп на расстоянии около 300 м.*



В целом, анализ экспериментальных данных показывает, что при уровнях облучения менее 0.1 Гр/год достоверные эффекты воздействия ионизирующего излучения не обнаружены. При уровнях 0.1 – 1 Гр/год достоверно наблюдаются предсказанные в данной работе эффекты облучения: резкое снижение благополучия природных сообществ, проявляющееся как снижение биоразнообразия, деградация трофической структуры экосистем, изменение состава экосистем. При уровнях воздействия 1 - 10 Гр/год наблюдается снижение ранга экосистемы и стадии сукцессии, а при более высоких уровнях – гибель экосистемы с ее вероятным в будущем замещением пионерными сообществами, характерными для сукцессии данной климатической зоны (биома).

Таким образом, полученная в данной работе величина 0.1 Гр/год может служить критерием безопасного уровня радиоактивного облучения для экосистем умеренной и арктической климатической зоны как целого (рис.43).



## **6. Антропогенное воздействие и его эффекты в экосистемах**

### **6. Антропогенное воздействие и его эффекты в экосистемах**



#### **6.1. Специфическая и неспецифическая составляющая воздействия**

Все антропогенные факторы имеют специфическую и неспецифическую составляющую в эффекте воздействия. Неспецифическая составляющая эффекта – стресс – сходна для всех антропогенных факторов воздействия. Стресс связан со способностью живых организмов стандартно реагировать на любые изменения факторов внешней среды и является необходимым звеном в защитно-приспособительной реакции живых организмов в ответ на стороннее воздействие. Стресс практически служит сигналом для мобилизации внутренних резервов (ВОС) для поддержания гомеостаза. Степень и выраженность стресса связаны с интенсивностью и продолжительностью воздействия. Влияние стресса на живые организмы широко известно в настоящее время.

По этой причине в экспериментальных исследованиях помимо контрольного эксперимента используют «ложное» воздействие, имитирующее воздействие вредного фактора при отсутствии его в реальности. Стресс, в том числе и психоэмоциональный, способен вызывать индукцию цитогенетических повреждений с последующими

мутагенными эффектами. В частности, эффекты аварии на ЧАЭС, проявившиеся в виде множественных расстройств здоровья, имеют именно психоэмоциональную природу и не могут рассматриваться как непосредственный результат облучения. (Fischman et al., 1996; Fischman et al., 1999; Ингель и др., 2002; Nersesyan A. et al., 2001; Dimitroglou E. et al., 2003; Bozkurt G. et al., 2004; Даев Е.В. и др., 2007).

Биохимически стресс связан с возникновением внутри живых организмов молекул свободных радикалов – молекул и атомов с неспаренными электронами на внешних молекулярных и атомарных орбиталях, обладающих по этой причине повышенной реакционной активностью. «Время жизни» таких молекул составляет от миллисекунд до минут. Вступая в «несанкционированные» СФР химические реакции с биологически значимыми молекулами (нуклеиновыми кислотами, ферментами, мембранами клеток и органелл), они блокируют соответствующие функции клетки. Результатом этого является снижение жизнеспособности организма в целом, утрата взаимодействия между клетками (канцерогенез) и так далее. Конкретные механизмы возникновения неспецифического эффекта могут различны (например, для тяжелых металлов и гамма-излучения), но результат всегда один – образование свободных радикалов и последующий негативный эффект их воздействия.

Специфический характер воздействия антропогенных факторов на живые организмы и их сообщества зависит от вида этого фактора.

## 6.2. Сокращение территории

Наиболее очевидное, и в то же время наименее бросающееся в глаза воздействие на природные сообщества – отчуждение природных территорий/акваторий под антропогенную деятельность. Специфическое (помимо стресса) воздействие такого фактора связано с изменением размера экосистем на прилегающих участках и уничтожением природных экосистем на отчуждаемом участке. Границы отчужденного участка не обязательно совпадают с границами соседних биотопов, уменьшая доступное им пространство. Даже незначительное уменьшение территории/акватории снижает благополучие экосистемы и, следовательно, ее устойчивость к иным неблагоприятным воздействиям.

Механизм такого воздействия очевиден: у экосистемы вместе с частью территории/акватории изымается и соответствующая часть благополучия, и нарушаются ранее действовавшие связи между элементами экосистемы, восстановление которых приводит к дополнительным затратам благополучия. Кроме этого, возможное снижение ранга экосистемы нарушает ее устойчивость и исчезновение видов живых организмов, нуждающихся в более высоком ранге экосистемы. Совместно все эти механизмы способны вызвать широкий спектр эффектов от простого угнетения жизнедеятельности элементов экосистемы до снижения сукцессионной стадии и гибели.

### 6.3. Тепловое загрязнение

Повышение температуры окружающей среды смещает ее «качество» от оптимального или близкого к оптимальному к границам толерантной зоны. В соответствии с принципом Холлинга такое смещение приводит к замещению экосистемы на сходную с ней, но более приспособленную к новым условиям. Естественно, в ходе такого замещения снижается и сукцессионная стадия экосистемы, и на некоторое время снижается благополучие сообщества на данной территории/акватории. Если замещаемое сообщество было крайним в холлинговском ряду, вместо замещения происходит вымирание и связанное с ним неизбежное опустынивание территории.

Механизм такого воздействия связан с изменением максимальных удельных скоростей процессов синтеза и распада и, в результате, искажению ширины и амплитуды «колокола» экологической ниши. Следствием этого будет неизбежное замещение исходной экосистемы на соответствующую новым условиям экосистему холлинговского ряда, или снижение сукцессионной стадии экосистемы и даже ее гибель.

### 6.4. Биологическое загрязнение

Этот тип антропогенного воздействия связан с внесением (интродукцией) в сообщество новых биологических видов, ранее ему не свойственных. Интродукция вида может закончиться или его полным исчезновением из экосистемы (неудачная интродукция), или его встраиванием в структуру сообщества с завоеванием собственной экологической ниши (благоприятная интродукция), или уничтожением экосистемы вследствие вытеснения видом-вселенцем эдификаторов экосистемы (инвазия). Во всех трех случаях неизбежно первоначальное снижение благополучия сообщества, однако при неблагоприятной интродукции сообщество восстанавливает первоначальное благополучие, во втором переходит в новое в холлинговском ряду состояние, а в третьем снижает сукцессионную стадию и продолжает терять благополучие в том числе до пионерного сообщества.

Механизм воздействия удачной и неудачной интродукции и соответствующее снижение благополучия хорошо объясняются конкурентным исключением (принцип Гаузе). Механизм инвазивного воздействия связан с исчезновением целой группы экологических ниш и необходимостью их длительного восстановления в процессе сукцессии. Простое вселение в экосистему исчезнувших вследствие инвазии видов приведет только к дополнительному биологическому загрязнению (интродукции) с соответствующим снижением благополучия.



## 6.5. Шумовое, световое, электромагнитное загрязнение

Шумовое, или акустическое загрязнение – это беспорядочное сочетание различных по силе и частоте звуков, нарушающих жизнедеятельность живых организмов и их сообществ. Главный источник шумового загрязнения – транспорт (автомобили, поезда, самолёты и так далее), доля которого в шумовом загрязнении  $60 \div 80$  %. Остальные источники шумового загрязнения – промышленные предприятия, строительные и ремонтные работы и так далее. Большая часть территории Европы имеет уровень шумового загрязнения свыше 50 дБ.

Шумовое загрязнение приводит к нарушению жизнедеятельности живых существ из-за снижения способности ориентироваться в пространстве и осуществлять межвидовые и внутривидовые взаимодействия. Вследствие этого нарушается трофическая структура экосистем, приводящая к снижению сукцессионной стадии. Даже при незначительном уровне шумового загрязнения происходит снижение благополучия сообщества из-за роста затрат на поддержание его нормальной структуры (Тольский и др., 1995; Луканин, 2001).

Световое загрязнение — осветление окружающего пространства, и прежде всего, ночного неба над городами, промышленными комплексами и транспортными магистралями, искусственными источниками света. Их свет

рассеивается в нижних слоях атмосферы, создавая хорошо наблюдаемое осветление ночного неба (эффект «световых куполов»). Этот эффект усиливается частицами пыли, взвешенными в воздухе, рассеивающими и отражающими искусственный свет. В настоящее время ежегодный рост светового загрязнения в городах составляет 5 – 10%. Световое загрязнение меняет восприятие суточного цикла, нарушая гормональный баланс животных и человека, приводя к стрессу. Световое загрязнение изменяет суточный и фенологический циклы растений, влияет на их рост. Искусственные источники света с большой спектральной долей голубого света сбивают механизмы ориентации многих видов насекомых и перелётных птиц и являются непосредственной причиной гибели насекомых. Ежесуточно на планете от светового загрязнения погибает более десяти миллиардов насекомых (Радзевич, 1986; Гарин, 2001; Юсорин, 2002; Медведев, 2002; Сподобаев, Кубанов, 2000).

Механизм специфического воздействия этих факторов связан с увеличением потерь элементов и, следовательно, экосистемы в целом на поддержание жизнедеятельности (увеличение  $d(x,w,t)$  в уравнениях 15- 20) и соответствующим снижением благополучия. Значительное снижение благополучия приведет к понижению ранга или стадии сукцессии экосистемы, что, в свою очередь, увеличит риск ее гибели.

## 6.6. Химическое загрязнение

Химическое загрязнение ядовитыми веществами, в том числе отравляющими, пестицидами, ксенобиотиками, тяжелыми металлами и так далее, кроме указанного выше неспецифического, оказывает на живые организмы специфические воздействия. Их, с позиции ферментативной гипотезы, удобно разделить на три типа.

К первому типу следует отнести воздействие, изменяющее константы Михаэлиса ферментативных реакции синтеза и/или распада, ко второму – воздействие, изменяющее максимальную удельную скорость ферментативных реакций синтеза и распада. Результатом воздействий первого и второго типов будет искажение формы (ширины и амплитуды) «колокола» экологической ниши. Следствием этого будет неизбежное замещение исходной на соответствующую новым условиям экосистему холлинговского ряда, или снижение сукцессионной стадии экосистемы и даже ее гибель.

Воздействие третьего типа изменяет доступность лимитирующего биогена, вследствие чего происходит смещение текущего состояния экосистемы и ее замещение на ту экосистему холлинговского ряда, которая окажется наиболее приспособлена к новым условиям.

Естественно, воздействия всех трех типов неизбежно приведут в первоначальный момент к снижению благополучия экосистемы.

## 6.7. Радиоактивное загрязнение

Радиоактивное загрязнение оказывает негативное влияние на живые организмы и их сообщества за счет ионизирующего излучения от

- загрязненной радионуклидами поверхности почвы и объектов окружающей среды;
- загрязненного радионуклидами приземного слоя воздуха;
- радионуклидов, поступивших внутрь живых организмов за счет процессов дыхания и питания.

Кроме неспецифического эффекта (косвенного воздействия за счет возникновения свободных радикалов), указанного выше, существует еще и специфические эффекты ионизирующего излучения, связанные с прямым повреждением клеточных структур и важных биологических макромолекул. Этот эффект становится заметным при поглощенных дозах свыше 0.5 Гр, и приобретает решающее значение при дозах десятки грей и выше. В целом проблема воздействия ионизирующего излучения на живые объекты хорошо проработана и продолжает тщательно исследоваться, однако изучению воздействия ионизирующего излучения на экосистемы как целое посвящено лишь небольшое число работ (рис.42).

Как было показано в ряде работ по изучению воздействия гамма-излучения на лесные экосистемы и растительные биоценозы (Woodwell, Rebeck, 1967; Одум, 1975; Woodwell, Houghton, 1990; Радиационные

исследования, 2006; Moller, Mousseau, 2006; Moller, Mousseau, 2007; Moller, Mousseau, 2009; Moller, Mousseau, 2010), его эффект заметен уже при поглощенных дозах от 0.1 Гр и проявляется в угнетенном состоянии растительности, снижению биоразнообразия и повышенном выделении углекислого газа элементами экосистемы. При более высоких дозах происходит выпадение части значимых для экосистемы видов (холлинговское замещение), а при дозах выше 10 Гр – деградация экосистемы (изменение стадии экосистемы). При дозах менее 10 Гр возможно появление эффекта кажущегося радиационного гормезиса – улучшение состояния отдельных живых организмов или их популяций. На самом деле этот эффект – лишь следствие действия принципа конкурентного исключения Гаузе (см. выше): при вымирании конкурентов у организма исчезают траты на этот вид взаимодействия и его благополучие, очевидно, увеличивается.

С точки зрения концепции благополучия, перечисленные эффекты воздействия ионизирующего излучения связаны с изменением максимальных удельных скоростей процессов синтеза и распада и, в результате, искажению ширины и амплитуды «колокола» экологической ниши. Следствием этого являются наблюдаемые в экспериментах замещение исходной экосистемы на соответствующую новым условиям экосистему холлинговского ряда, или снижение сукцессионной стадии экосистемы и даже ее гибель.

Таблица 23.

*Механизмы и эффекты различных видов антропогенного воздействия.*

№	Воздействие	Механизм	Изменение благополучия	Влияние на экосистему
1	Отчуждение территории	Уменьшение производства живого вещества и биомассы	Снижение благополучия	Снижение ранга, стадии сукцессии, видового разнообразия
2	Тепловое загрязнение	Увеличение максимальных удельных скоростей синтеза и распада в СФР	Снижение благополучия; искажение формы «колокола» экологической ниши	Смещение в холлинговском ряду, снижение ранга, стадии сукцессии, видового разнообразия
3	Биологическое загрязнение	Увеличение скорости распада за счет увеличения затрат на взаимодействие элементов экосистемы	Снижение благополучия; искажение формы «колокола» экологической ниши	Смещение в холлинговском ряду, снижение ранга, стадии сукцессии, видового разнообразия
4	Световое, шумовое, электромагнитное загрязнение	Увеличение скорости распада за счет нарушения взаимодействия между элементами экосистемы	Снижение благополучия; искажение формы «колокола» экологической ниши	Смещение в холлинговском ряду, снижение ранга, стадии сукцессии, видового разнообразия
5	Химическое загрязнение	Ингибирование ферментативных реакций; изменение доступности биогенов	Снижение благополучия; искажение формы «колокола» экологической ниши	Смещение в холлинговском ряду, снижение ранга, стадии сукцессии, видового разнообразия
6	Радиоактивное загрязнение	Прямое повреждение клеточных структур и важных биомакромолекул	Снижение благополучия за счет увеличения затрат на поддержание жизнедеятельности	Смещение в холлинговском ряду, снижение ранга, стадии сукцессии, видового разнообразия
7	Стресс	Ингибирование реакций СФР свободными радикалами, повреждение клеточных структур и биомолекул	Снижение благополучия за счет увеличения затрат на поддержание жизнедеятельности	Смещение в холлинговском ряду, снижение ранга, стадии сукцессии, видового разнообразия

### 6.8. Загрязнение наночастицами

Наночастицы обладают неспецифическим действием (формирование свободных радикалов) на живые объекты (Лысцов, Мурзин, 2007; Oberdorster et al, 2007; Buzea et al., 2007; Самсонова, 2008). И, хотя воздействие наночастиц на экосистемы как целое пока не изучено, следует ожидать, что оно окажется подобным неспецифическому действию других факторов загрязнения и сформирует сходные эффекты.

Вероятно, из-за неспецифического воздействия наночастиц изменятся максимальные удельные скорости процессов синтеза, распада и ингибирования соответствующих ферментативных реакций. В результате произойдет искажение ширины и амплитуды «колокола» экологической ниши и замещение исходной на соответствующую новым условиям экосистему холлинговского ряда, снижение сукцессионной стадии экосистемы и даже ее гибель.

### 6.9. Антропогенное воздействие с точки зрения концепции благополучия

Итоговые характеристики различных типов антропогенных воздействий на экосистемы как целое с точки зрения ферментативной гипотезы и концепции благополучия приведены в таблице 23.

Таким образом, с точки зрения концепции благополучия

- экосистема есть целостный объект, на который оказывается вредное воздействие;
- мерой воздействия является изменение благополучия экосистемы;
- способность экосистемы к компенсации воздействия и самовосстановлению после его прекращения определяется благополучием экосистемы.

Антропогенное воздействие на экосистему как целое имеет ряд важных особенностей.

- Небольшое по величине и длительности внешнее воздействие первоначально не вызывает видимых изменений ни в составе сообщества, ни в его структуре, так как оно скомпенсировано использованием имеющихся запасов вещества и энергии («благополучия»).
- Увеличение величины и/или продолжительности воздействия приводит к истощению запасов, после которого происходит смена доминирующих видов на более приспособленные и изменение экосистемы, или, при высоких уровнях воздействия, полная деградация и гибель экосистемы.
- При равном влиянии на структуру и состав экосистемы более опасным оказывается то воздействие, которое требует больше времени на восстановление экосистемы до нормального состояния после своего прекращения.
- Равное по величине и продолжительности воздей-



ствие может привести к различным откликам экосистемы в зависимости от сезона года и фенологической фазы подвергающегося воздействию сообщества.

Это означает, что критериями безопасности для экосистемы как целого является возможность ее естественного восстановления, которое произойдет, если

- суммарная величина воздействия в любой момент времени не превышает компенсационные возможности экосистемы на этот же момент времени;
- продолжительность периода восстановления экосистемы после внешнего воздействия по величине много меньше «времени жизни» соответствующей стадии сукцессии для данной экосистемы.



## 7. Безопасность экосистем высшего ранга и международное сотрудничество



## 7. Безопасность экосистем высшего ранга и международное сотрудничество

### 7.1. Проблемы безопасности экосистем высшего ранга

К высшим рангам экосистем можно отнести региональные ландшафты, биомы и всю биосферу как целое. Характерные размеры этих экосистем простираются от десятков и сотен километров до десятков тысяч километров (40 тысяч километров – протяженность земного экватора). Основные биомы Земли это арктические и альпийские тундры, северная тайга, листопадные леса умеренной зоны, степи, пустыни, тропические саванны, сезонные и дождевые тропические леса, болота. В особые категории следует выделить пресноводные озера и реки, а также морские экосистемы открытого моря, континентального шельфа и зон апвеллинга. В последние годы мировой океан с экологической точки зрения принято (ИОС, 2000; Duda, Sherman, 2002, Sherman, McGovern, 2012) разделять на большие морские экосистемы (рис. 45). В масштабах биосферы можно говорить о таких характеристиках как средняя температура воздуха у поверхности Земли, содержание углекислого газа в атмосферном воздухе, кислотность поверхностных вод океана, содержание стойких органических загрязнителей (СОЗ) в воздухе и воде,



концентрация озона в защитном озоновом слое и многих других параметрах общепланетарной значимости.

Обеспечение безопасности экосистем высокого ранга и биосферы в целом требует регулирующих усилий в планетарном масштабе с идентификацией источников и уровней неблагоприятных воздействий. Уже в шестидесятые годы прошлого века серьезную тревогу вызвало загрязнение СО<sub>2</sub>, в частности, таким инсектицидом как ДДТ. В те годы громким предупредительным сигналом послужила книга Рейчел Карсон «Молчаливая весна» (1962), где рассказывалось о гибели птиц, отравленных ДДТ. Другим сигналом неблагополучия в организации охраны окружающей среды стала книга Г. Хардина «Трагедия общественного достояния» (1968). Промышленно развитые страны вдруг обнаружили, что их реки напоминают сточные канавы, города окутаны смогом, леса вымирают и уступают место урбанизированным территориям. Масла в огонь добавили фотосъемки со спутников, которые наглядно показали, как ужимаются региональные ландшафты и отступают границы природных экосистем. Знаменитое крушение танкера «Торри Каньон» привело к загрязнению живописного северного побережья Франции. Шведы сообщили о подкислении тысяч озер и гибели в них рыб и других организмов в результате трансграничного переноса химикатов из промышленных центров Западной Европы. К началу семидесятых годов проблемы охраны окружающей среды оказались в центре горячих политических дискуссий.

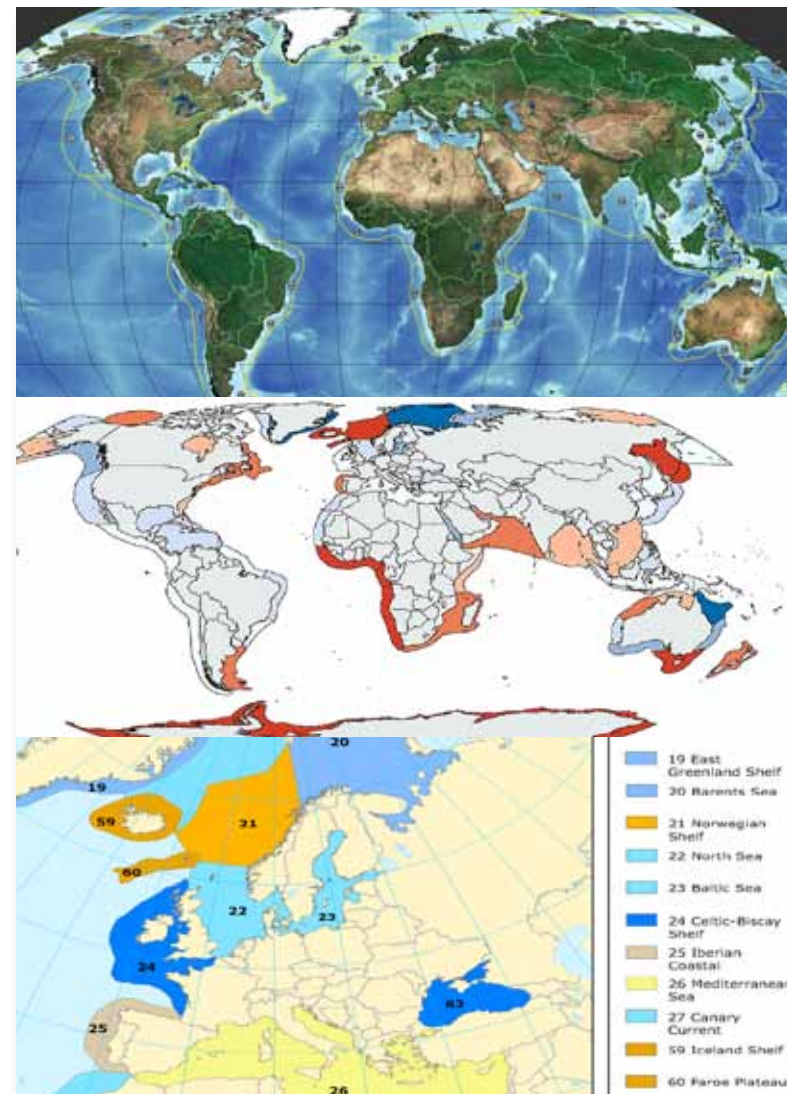


Рисунок 45.

*Безопасность экосистем высшего ранга.*

*Большие морские экосистемы Земли (А), Европы (В) и уровень их безопасности по данным 2004 года (Б).*

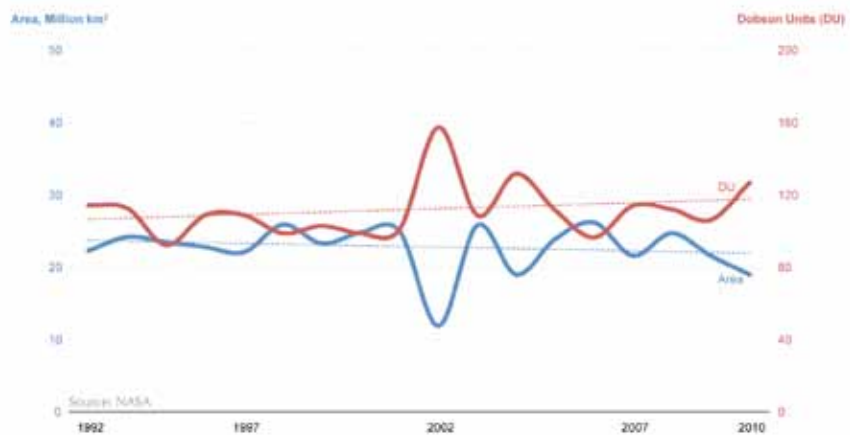
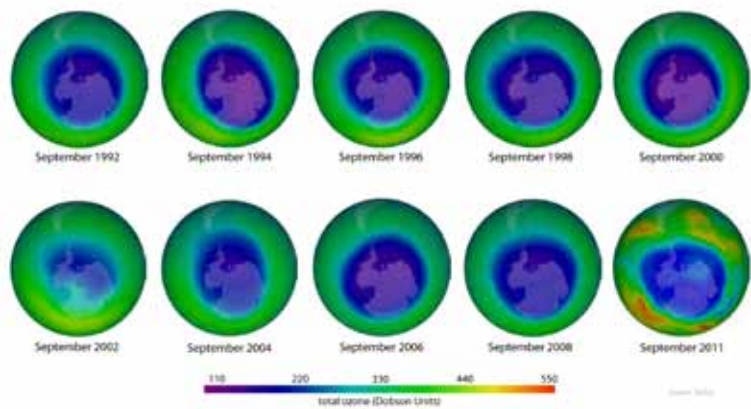


Рисунок 46.

**Динамика «озоновой дыры» над Антарктидой.**

После незначительного улучшения в начале XXI века «дыра» восстановила свой размер продолжает существовать даже несмотря на избыток озона в Южном полушарии. Трудности восстановления озонового слоя связаны с особенностями циркуляции атмосферы Земли.

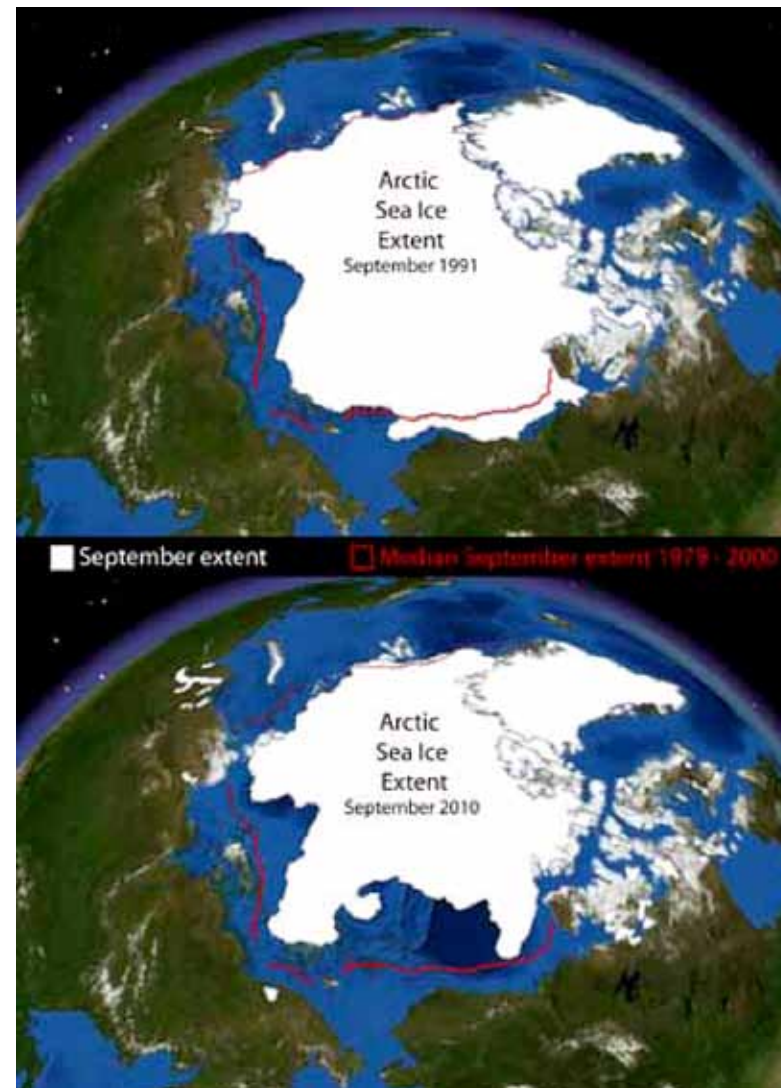
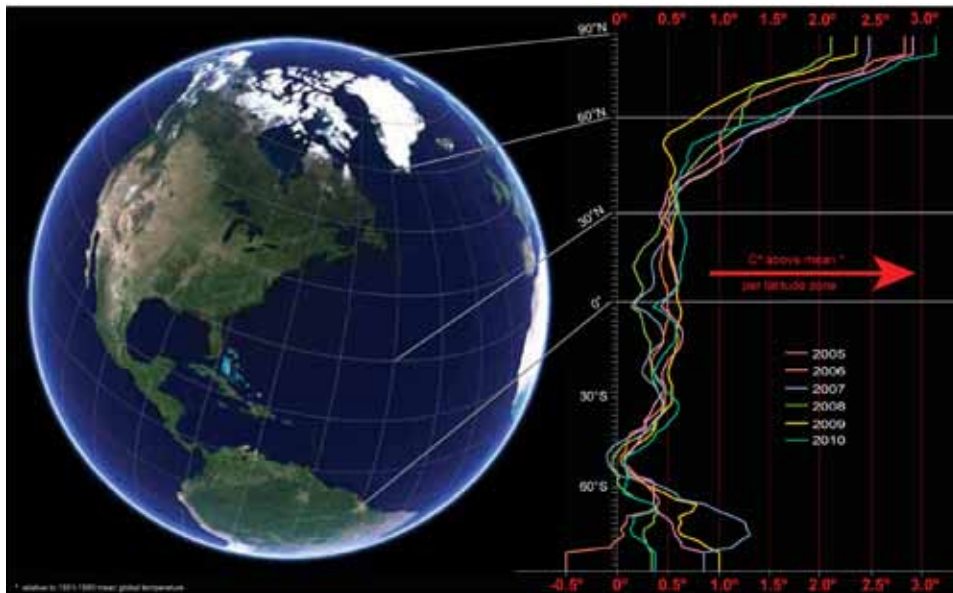
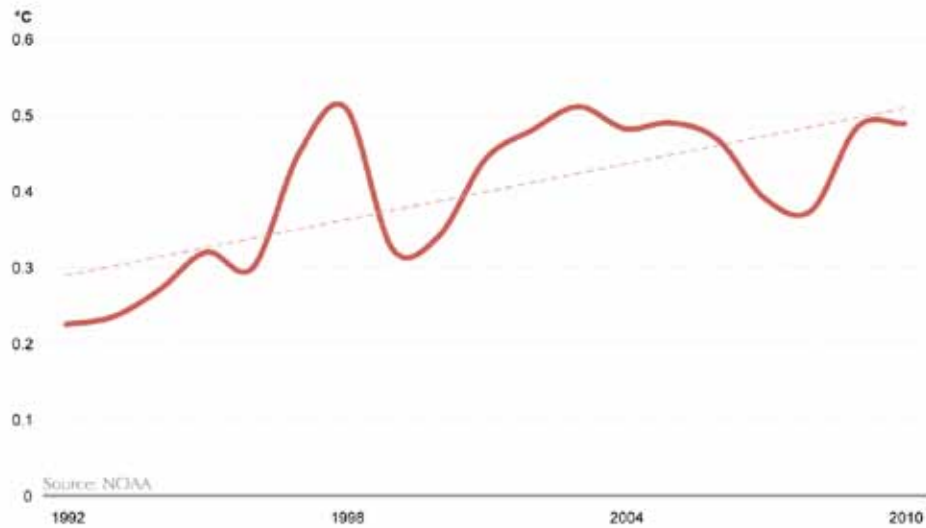


Рисунок 47.

**Потепление климата и его последствия.**

Площадь арктических льдов в 1991 (А) и 2010 (Б) годах и ход изменения среднегодовой температуры (В, Г).

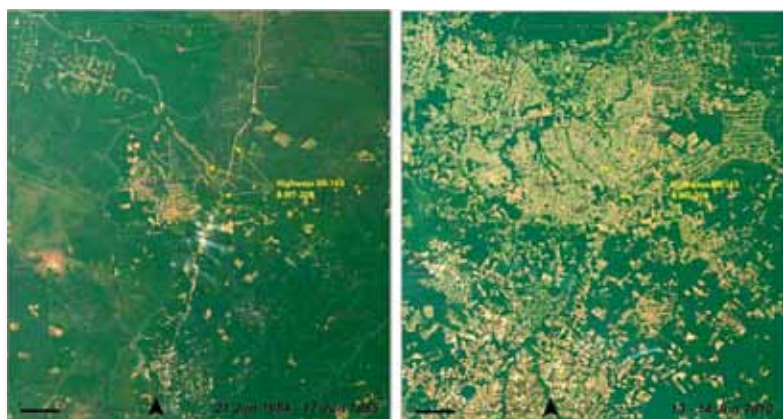
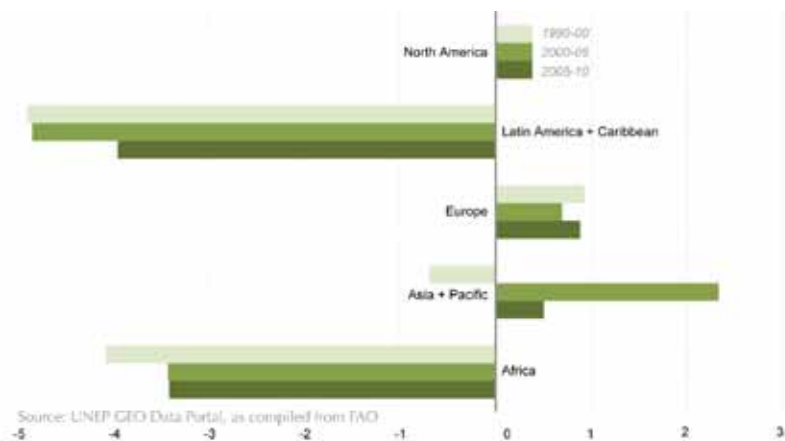




Ответом мирового сообщества на эти вызовы стал созыв по шведской инициативе в 1972 году в Стокгольме «Конференции ООН по проблемам окружающей человека среды», которая стала точкой отсчета для всемирных усилий по сохранению биосферы и образующих ее биомов. На конференции были сформулированы и приняты международным сообществом некоторые общие принципы:

- Природные ресурсы подлежат охране;
- Дикая флора и фауна подлежат охране;
- Способность планеты Земля по восстановлению возобновляемых ресурсов должна поддерживаться на достаточно высоком уровне;
- Не возобновляемые ресурсы должны быть разделены между странами и не истощены полностью в результате избыточного потребления;
- Загрязнение не должно превышать способности окружающей среды к самоочищению;
- Губительное загрязнение океана должно быть предотвращено.

По инициативе развивающихся стран было принято, что развитие является необходимым фактором улучшения состояния окружающей среды. Поддержка со стороны развитых стран была задекларирована еще по целому ряду позиций. Хотя Декларация Стокгольмской конференции не была юридически обязывающей, она отразила преобладающий мировой подход к проблемам охраны окружающей среды и привела к некоторым существенным



**Рисунок 48.**

**Деградация лесных экосистем.**

Глобальное сокращение площади лесов (1990-2010, слева) и локальное изменение, как оно выглядит из космоса (1985-2010, справа). Бразилия, бассейн Амазонки, Мато-Гроссо.

последствиям. Конференция рекомендовала образовать в структуре ООН «Программу ООН по окружающей среде (ЮНЕП)», а для стран – участниц составить собственные планы охраны окружающей среды. Насколько своевременными были эти рекомендации, говорит тот факт, что если в 1972 году только в 10 странах существовали министерства по охране окружающей среды, то в 1982 году их насчитывалось уже 110.

В восьмидесятые годы был сделан следующий важный шаг в этой области. В свое время Индира Ганди сказала: «Бедность – это худшая форма загрязнения». Поэтому в современном мире проблемы развития и охраны окружающей среды остаются плотно связанными друг с другом. В 1983 году при ООН была создана Всемирная комиссия по окружающей среде и развитию (Комиссия Брундтланд). В 1987 году Комиссия Брундтланд опубликовала доклад «Наше общее будущее», в котором впервые ввела в обиход понятие «устойчивого развития». Это «развитие, направленное на удовлетворение потребностей нынешнего поколения, которое не лишает будущие поколения возможности удовлетворять свои собственные потребности». С тех пор требование устойчивого развития остается обязательным элементом различных программ и планов.

В восьмидесятые же годы осознаны были тяжелые последствия возникновения «дыр» в озоновом слое, который фильтрует жесткую часть ультрафиолетового

излучения солнца (рис.46). Под воздействием такого излучения у человека может возникнуть рак кожи или повреждено зрение. Другие виды живых организмов также повреждались под воздействием ультрафиолета. Информация об этом была воспринята в политических кругах, что привело к первым практическим действиям. В 1985 году была заключена «Венская конвенция об охране озонового слоя», которая в 1987 году была дополнена «Монреальским протоколом по веществам, разрушающим озоновый слой». Вскоре, прежде всего в холодильной промышленности, началось замещение производства веществ, признанных опасными для озонового слоя.

Другая проблема, привлекающая не меньшее общественное внимание, – глобальное потепление климата (рис.47). Его основной причиной, по мнению большинства экспертов, стало сжигание ископаемого топлива – нефти и газа – и поступление углекислого газа в атмосферу. Этот непрерывный рост концентрации  $\text{CO}_2$  в воздухе с 1958 года измеряли в обсерватории Мауна Лоа на Гавайских островах, а затем еще в 5 точках по земному шару.

Приобрели остроту и проблемы на уровне отдельных биомов (рис.48). Среди них можно назвать уменьшение площадей лесных биомов (обезлесение), продвижение пустынь на соседние территории (опустынивание), уменьшение площади сельскохозяйственных угодий и еще целый ряд проблем, связанных как с наземными, так и водными экосистемами.

## **7.2. Международное сотрудничество в области защиты окружающей среды**

По инициативе ООН в 1992 году было решено провести «Конференцию ООН по охране окружающей среды и развитию». Конференция состоялась в Рио-де-Жанейро и по своим масштабам превзошла все когда-либо проводившиеся международные встречи. Ее рабочим названием стало «Саммит Земли Рио 1992». В ней участвовало 176 представителей правительств, более 100 глав государств, около 10 000 делегатов, 9 000 журналистов, 1400 представителей общественных организаций.

Основными результатами Саммита Рио 1992 можно считать следующие документы:

- Декларация Рио по окружающей среде и развитию (содержит 27 принципов);
- Повестка дня на 21 век (Повестка 21);
- Рамочная конвенция ООН об изменении климата;
- Конвенция о биологическом разнообразии;
- Положение о Комиссии по устойчивому развитию (КУР);
- Соглашение о подготовке Конвенции по борьбе с опустыниванием;
- Положение о принципах устойчивого управления лесами.

Особое место среди этих документов заняла «Повестка 21», где в разделе II «Сбережение ресурсов и управление ими в целях развития» в главах с 9 по 22 ставятся задачи

по сохранению устойчивости биосферы в целом и ее отдельных биомов. По оценкам Секретариата Саммита Рио 92 на выполнение «Повестки 21» развивающимся странам потребуется около 625 млрд. долларов в год. При этом 80% или 500 млрд. долларов в год должны обеспечить сами развивающиеся страны, а недостающие 125 млрд. долларов в год должны выделить развитые страны, зарезервировав для этих целей 0,7% валового национального продукта.

Параллельно с подготовкой к конференции в Рио в 1991 году был создан Глобальный экологический фонд (ГЭФ). ГЭФ был образован как партнерство ЮНЕП, ПРООН и Всемирного банка. Задачей ГЭФ стало финансирование международных экологических проектов, прошедших процедуры отбора на соответствие целям «Повестки 21». Распределение финансирования экологических проектов между развитыми и развивающимися странами также стало предметом компетенции ГЭФ. Так, например, в 1995 году директор ГЭФ Эль-Ашри отметил низкий уровень финансирования со стороны развитых стран, всего в 0,29% от ВВП.

С 1997 года началась подготовка к введению в действие Киотского протокола к Рамочной конвенции ООН об изменении климата. Положения протокола основывались на предположении, что наблюдаемое глобальное потепление обусловлено «парниковым эффектом». «Парниковые газы» – водяной пар, углекислый газ, метан, фтор- и хлор- содержащие соединения, закись

азота – прозрачны для солнечного света, но подобно стеклу или прозрачной пленке парника удерживают тепловое инфракрасное излучение. Поэтому Киотский протокол направлен прежде всего на предотвращение накопления углекислого газа в атмосфере. Развитым странам предлагалось добиться к 2012 году сокращения суммарных выбросов CO<sub>2</sub> на 5,2% по сравнению с суммарным уровнем выбросов в 1990 году. На развивающиеся страны протокол не накладывал никаких обязательств, кроме рекомендаций по возможности переходить на энергосберегающие технологии. Протокол ратифицировали более 120 стран (включая Европейский союз, Японию, Китай и Индию). Но США, ответственные за 36% выбросов, вышли из протокола. Россия, ответственная за 17% мировых выбросов, к 2005 году ратифицировала протокол. После этого с февраля 2005 года протокол вступил в действие, так как было выполнено предварительное условие, что ратифицировавшие протокол страны отвечают за 55% суммарных выбросов. При Секретариате Рамочной конвенции ООН по изменению климата была создана Межправительственная группа экспертов по изменению климата (МГИК), которая организовала сбор и анализ всей информации по проблеме и стала публиковать периодические доклады. Одним из неожиданных результатов этого анализа оказалось 2-3х кратное превышение прироста температуры в Арктике по сравнению со среднемировым приростом.



Еще раньше тревогу вызвали сведения о переносе в Арктику воздушными потоками из умеренных и южных широт загрязняющих веществ и, в том числе, CO<sub>2</sub>. Под ударом оказались виды на верхних этажах экологической пирамиды, такие как белые медведи и хищные птицы. Накопление CO<sub>2</sub> отмечалось и в рационе и в тканях коренных жителей Арктики (эскимосов, саами и др. народностей). Необходимость неотложного решения экологических проблем арктического региона стала очевидной. В 1996 году 8 приполярных стран (Россия, Канада, США, Дания, Норвегия, Швеция, Финляндия и Исландия) заключили соглашение о создании Арктического Совета (АС), основной целью которого стала организация сотрудничества по защите окружающей среды этого региона.

В девяностые и нулевые годы продолжалась работа по уже существующим и новым международным конвенциям. В 1982 году была подписана Конвенция по морскому праву. Но в действие она вступила только в 1994 году, когда была согласована всеми 136 ее участниками, которые приняли целый ряд обязательств по охране морской среды. Продолжалось совершенствование и рост числа участников Лондонской конвенции 1972 года по предотвращению загрязнения морей сбросами отходов и других материалов. В октябре 1995 года ЮНЕП созвал в Вашингтоне конференцию по проблемам загрязнения океана от источников находящихся на суше. Конференция

приняла решение об учреждении Глобальной программы действий по защите морской среды от наземных источников (ГПД ЗМС). В 2001 году вышел обзор «Защита океана от наземных источников». Отдельные страны и группы стран на основе ГПД ЗМС разработали свои региональные программы действий. Особый интерес представляет для нас Региональная программа действий для Арктики, которая выполняется в рамках Арктического Совета. Ее составной частью является российский «Национальный план действий (НПД) Арктика», разработка которого была также поддержана со стороны ГЭФ.

Конвенция по биологическому разнообразию (КБР) вступила в силу в 1993 году. КБР можно рассматривать как первое глобальное соглашение по сохранению и устойчивому использованию биоразнообразия. Конвенция преследует три главных цели – сбережение разнообразия, практическое использование его элементов, и, наконец, равное и справедливое распределение выгод от использования генетических ресурсов. КБР – один из первых документов международного права, где для защиты биоразнообразия был использован всеобъемлющий экосистемный подход. К концу 2001 года КБР ратифицировали 182 страны. Дополнительным документом к Конвенции стал Картахенский протокол по биологической безопасности.

Конвенция о борьбе с опустыниванием (КБО) вступила в силу в 1996 году. От других конвенций ее

отличает большая «локальность» применения в таких регионах как Азия, Латинская Америка, Карибский бассейн, Средиземноморье. Национальные планы действий составляют основное содержание конвенции. К декабрю 2001 года к ней присоединились 177 стран.

В мае 2001 года была подписана «Стокгольмская конвенция по стойким органическим загрязнителям». Конвенция утвердила юридически обязывающие меры по контролю за 12 химическими соединениями. Эти соединения включают:

- Восемь пестицидов: альдрин, хлордан, ДДТ, диэлдрин, эндрин, гептакол, мирекс и токсафен;
- Два вида промышленных химикатов: полихлорированные бифенилы (ПХБ) и гексахлорбензол;
- Два побочных продукта сгорания и некоторых других промышленных процессов: диоксины и фураны.

Запрещены преднамеренные выбросы этих химикатов, и оператор обязан вести производственные процессы таким образом, чтобы аварийные выбросы оказались минимальными. По мере технологического развития желательно вообще отказаться от использования СОЗ. Временное исключение вплоть до 2025 года сделано для ДДТ, который в ряде стран используется для борьбы с малярией. Разумеется, переход на новые пестициды потребует заметных затрат. Поэтому принято решение о финансировании необходимых действий в развивающихся странах через процедуры ГЭФ.

Перечисленные здесь конвенции и протоколы с течением времени подвергаются необходимым дополнениям и изменениям и служат основой для будущих природоохранных мероприятий. Успешный опыт организации конференции Рио-92 был использован при созыве новых международных экологических конференций на высшем уровне. Они состоялись в 1997 году в Нью-Йорке (Рио+5), в 2002 году в Йоханнесбурге (Рио+10) и в 2012 году снова в Рио-де-Жанейро (Рио+20). Настроение на Рио+5 было в основном критическим. Так, участники отмечали, что принятая на Рио-92 Повестка 21 выполняется слишком медленно и непоследовательно. Развивающиеся страны выразили свое разочарование в партнерстве с развитыми странами, в нарушении принятого главного принципа общей и разграниченной ответственности. В Йоханнесбурге на Рио+10 был принят новый план действий, который в частности предусматривал к 2015 году сокращение вдвое числа людей, лишенных доступа к качественной воде и не имеющих возможности поддерживать санитарные нормы. К 2010 году предлагалось существенно снизить потери биоразнообразия. Также к 2015 году должно было вдвое снизиться число людей, проживающих за чертой бедности. Был снова подтвержден основной перечень Повестки 21.

Оценка современной экологической ситуации была сделана на встрече Рио+20, «Конференция ООН по устойчивому развитию», которая состоялась 20-22 июня 2012 года. В конференции участвовало 12 тысяч делегатов

из 188 стран мира, 10 тысяч представителей общественных организаций, 4 тысячи журналистов, всего 45 тысяч человек. Основным выводом, сформулированный в обзоре ЮНЕП к конференции, состоит в том, что мировое сообщество продолжает идти по пути неустойчивого развития, хотя уже согласовано более 500 целей и задач для перехода на устойчивый путь.

В докладе ЮНЕП «Глобальная экологическая перспектива-5» (GEO-5, UNEP 2012) выбрано 90 целей по окружающей среде и оцениваются успехи в их выполнении. Оказалось, что серьезный прогресс в достижении целей, наблюдается лишь по четырем из них. Это – исключение из оборота веществ разрушающих озоновый слой, отказ от добавления свинца в бензин, увеличение доступа к качественной воде и активизация исследований по сокращению морского загрязнения. Определенный прогресс был достигнут по 40 целям, включая увеличение площадей особо охраняемых природных территорий (в частности, национальных парков) и меры по сокращению обезлесивания. Еще по 24 целям (включая изменение климата, рыбные ресурсы, опустынивание) прогресс был незначительным или ситуация даже ухудшилась. Дальнейшее ухудшение было отмечено по 8 целям (включая гибель коралловых рифов), а по 14 другим целям не хватило данных для анализа.

По словам исполнительного директора ЮНЕП А. Штайнера, если сохранятся текущие тенденции,

если возобладают существующие варианты структуры производства и потребления природных ресурсов и их не удастся обратить вспять и ослабить, то правительствам придется столкнуться с беспрецедентными уровнями ущерба и ухудшения. Поэтому важен протокол успехов и неудач в достижении избранных целей для экосистем высших рангов (по материалам обзора ЮНЕП GEO-5, UNEP 2012).

Из девяти согласованных на международном уровне целей в области атмосферного воздуха значительный прогресс был достигнут в отказе от веществ, разрушающих озоновый слой, и постепенном отказе от добавления свинца в бензин, однако лишь незначительные успехи или полное отсутствие прогресса были отмечены в решении таких серьезных проблем, как загрязнение воздуха внутри помещений и изменение климата. Вот список наиболее острых проблем международной экологической безопасности.

### **7.2.1. Озон**

Мировое сообщество почти полностью прекратило производство и использование веществ, разрушающих озоновый слой, в соответствии с Монреальским протоколом. По оценкам специалистов, в результате реализации Протокола только в Соединенных Штатах

уменьшится на 22 миллиона число случаев заболевания катарактой среди людей, родившихся между 1985 и 2100 годами, а к середине столетия на 6,3 миллиона уменьшится число случаев смерти от рака кожи. Хотя дальнейшее расширение «озоновой дыры» над Антарктикой остановлено, полная ее ликвидация ожидается не ранее середины столетия. «Заращение дыры» происходит достаточно медленно.

### 7.2.2. Свинец в бензине

Почти все страны постепенно прекратили производство этилированного бензина. Экономический эффект от сокращения рисков для здоровья в результате отказа от этилированного бензина оценивается в 2,45 триллиона долларов в год, или примерно в 4 процента от мирового ВВП.

### 7.2.3. Изменение климата

По существующим модельным оценкам выбросы парниковых газов могут удвоиться в течение следующих 50 лет, что приведет к повышению глобальной температуры на 3°C и выше к концу столетия. По сравнению с 1992 годом выбросы CO<sub>2</sub> развитыми странами

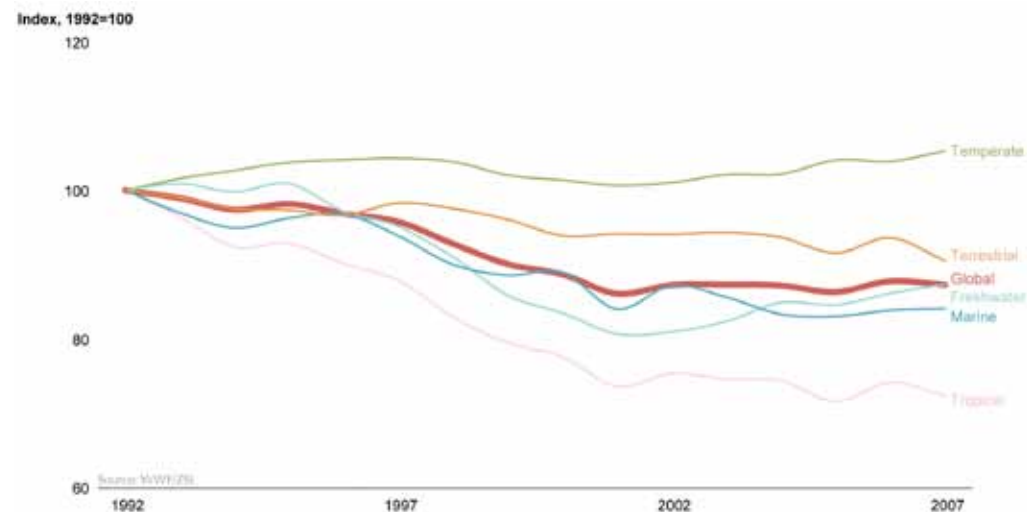
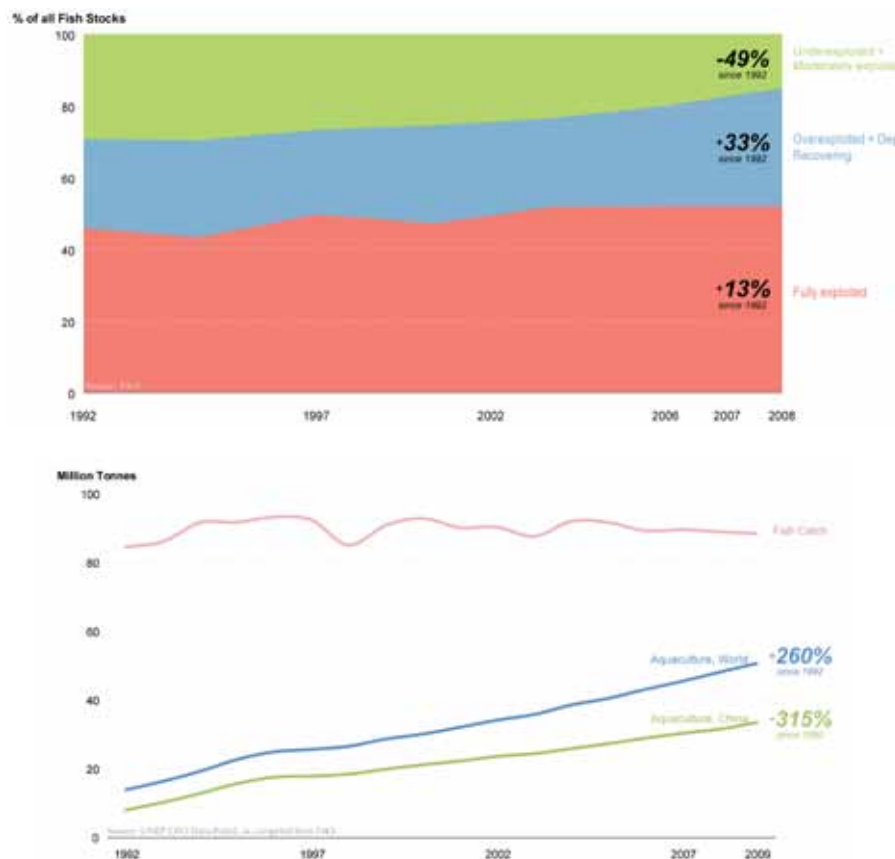


Рисунок 49.

#### Снижение биоразнообразия.

Изменение глобального индекса биоразнообразия за 15 лет с 1992 по 2007 годы. Глобальный индекс сократился на 12%, тогда как для тропической зоны величина этого снижения достигает 30% (UNEP, 2012).





**Рисунок 50.**

**Истощение глобальных рыбных ресурсов.**

А. Процент умеренно эксплуатируемых ресурсов рыбы сократился в 2010 наполовину по сравнению с 1992 годом, находящихся под угрозой истощения – вырос на 32%, полностью истощённых – на 13%. Только 5% морских экосистем находились в относительно благополучном состоянии в 2010 году. Б. Общемировой вылов рыбы за период с 1992 по 2008 годы, миллионов тонн (UNEP, 2012).

не только не уменьшились (что предусматривалось Киотским протоколом), но возросли к 2008 году на 8%. Рост выбросов CO<sub>2</sub> развивающимися странами составил 64%. Суммарный мировой выброс возрос на 36%. Четыре независимых аналитических исследования показали, что 2000-2009 годы были самым теплым десятилетием с начала метеонаблюдений и что в 2010 году был зарегистрирован рекордно высокий уровень выбросов CO<sub>2</sub> в результате сжигания ископаемых видов топлива и производства цемента. Ежегодный экономический ущерб от изменения климата оценивается в 1-2 процента от мирового ВВП к 2100 году в случае повышения температуры на 2,5<sup>o</sup>C. Температура в 2010 году по сравнению со средней в период 1950 – 1980 гг. выросла на 0,5<sup>o</sup>C. Подтвердилась сильная широтная зависимость прироста температуры. Если в умеренных широтах (30<sup>o</sup>N) прирост близок к глобальным 0,5<sup>o</sup>C, то для полярных районов Арктики (70<sup>o</sup> – 90<sup>o</sup>N) он составил более 3<sup>o</sup>C. Повышение температуры океана в 2010 году по сравнению с 1992 годом составило около 0,3<sup>o</sup>C. Средний уровень океана за тот же период вырос на 5 см, что соответствует ежегодному приросту в 2,5 мм.

## 7.2.4. Биоразнообразие

Мировое сообщество не смогло достичь цели в области значительного сокращения темпов утраты

биологического разнообразия к 2010 году. Около 20 процентов видов позвоночных животных находится под угрозой вымирания. Риск вымирания возрастает более быстрыми темпами для кораллов по сравнению со всеми другими группами живых организмов, при этом состояние коралловых рифов ухудшилось на 38 процентов с 1980 года. Сейчас рН океанов снизился с 8,11 в 1992 году до 8,06 в 2007 году. Вследствие роста температуры и кислотности океана к 2050 году прогнозируется быстрое сокращение площади коралловых рифов. Биоразнообразие снижается и в связи с тем, что более 30 процентов поверхности суши на Земле используется в целях сельскохозяйственного производства. Площади некоторых природных сред обитания сократились более чем на 20 процентов, начиная с 1980-х годов. Тревожные сведения о существенных сокращениях площади критически важных лесных биомов подтверждаются результатами спутниковых съемок.

Охраняемые территории охватывают почти 13 процентов поверхности суши в мире, но лишь 1,6 процента морской поверхности, по сравнению с 17 процентами и 10 процентами соответственно, которые были установлены в качестве целевых показателей на 2020 год. Приоритетные направления деятельности для охраняемых территорий включают выделение достаточных ресурсов, четкие механизмы управления и конкретизацию показателей для оценки эффективности предпринимаемых усилий.

### **7.2.5. Рыбные ресурсы**

В течение двух последних десятилетий отмечалось беспрецедентное ухудшение состояния рыбных ресурсов. Хотя в период с начала 1950-х годов до середины 1990-х годов объемы добычи увеличились более чем в четыре раза, они с тех пор стабилизировались или уменьшились, несмотря на расширение рыбного промысла. В 2000 году объемы добычи могли бы быть выше до 36 процентов, если бы не истощение рыбных ресурсов. Это вылилось в экономические потери в размере 36 миллиардов долларов США. Промысловое рыболовство и перелов рыбы являются основными угрозами для сохранности рыбных ресурсов. Рыбопродукты, сертифицированные Морским попечительским советом, составили лишь 7 процентов от мирового рыбного промысла в 2007 году.

### **7.2.6. Питьевая вода**

Из 30 экологических целей в отношении воды, только по одной цели – расширение доступа к чистой питьевой воде – отмечается значительный прогресс. Меньший прогресс был достигнут в сельских районах. Качество воды остается самой распространенной причиной возникновения проблем со здоровьем человека во всем мире. В то же время изменение климата и дальнейший

рост численности населения, вероятно, приведут к еще большей нехватке воды во многих регионах. Качество воды, по меньшей мере, на отдельных участках большинства основных речных систем по-прежнему не отвечает нормам Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ). Ожидается, что к 2015 году более 600 миллионов людей не будут иметь доступа к безопасной питьевой воде, при этом более 2,5 миллиарда людей не будут иметь доступа к элементарной санитарии. По мере увеличения нехватки воды некоторые регионы будут вынуждены в большей степени полагаться на энергоемкие технологии опреснения воды. По оценкам специалистов, к 2030 году 9-11 миллиардов долларов США будут расходоваться ежегодно на дополнительную инфраструктуру для обеспечения достаточных количеств воды, особенно в развивающихся странах. Прогнозируется увеличение концентрации нитратов вследствие загрязнения воды под воздействием удобрений и недостаточной санитарии, в результате чего возникнут серьезные угрозы для здоровья человека и водной флоры и фауны. Несмотря на то, что загрязнение пресной воды, судя по всему, возрастает, надлежащий мониторинг во многих регионах сократился.

### **7.2.7. Загрязнение морской среды**

Лишь незначительный прогресс был, в лучшем случае, достигнут в предотвращении, сокращении или сдерживании загрязнения морской среды. В последние годы резко возросло число прибрежных «мертвых» зон. Из 169 прибрежных «мертвых» зон во всем мире только в 13 зонах наблюдается восстановление, а 415 прибрежных зон страдают от эвтрофикации. Примерно в 80 процентах случаев загрязнение морской среды вызывается хозяйственной деятельностью на суше. Из 12 морей, обследованных в период с 2005 по 2007 годы, наибольшее количество морского мусора содержалось в юго-восточной части Тихого океана, северной части Тихого океана, морях Восточной Азии и Карибском бассейне. Результатом ратификации Международной конвенции по предотвращению загрязнения с судов (МАРПОЛ) 150 странами стало сокращение загрязнения непосредственно с судов.

### **7.2.8. Химикаты и отходы**

Был достигнут некоторый прогресс в решении проблем, связанных с тяжелыми металлами, стойкими органическими загрязнителями и радиоактивными отходами. Вместе с тем, более чем в 90 процентах образцов

воды и рыбы из различных водоемов обнаружены пестициды. Также широко распространено загрязнение стойкими органическими загрязнителями (СОЗ), в частности, затрагивающее отдаленные районы, такие как Арктика и Антарктика. К числу проблем, которые требуют внимания, относятся скорейшее рациональное регулирование утилизации отработавшего электронного и электрического оборудования и проблемы химических веществ, разрушающих эндокринную систему, пластмасс в окружающей среде, сжигания на открытом воздухе, а также производства и использования наноматериалов.

### 7.2.9. Чрезвычайные ситуации

В докладе ЮНЕП GEO-5 подчеркивается необходимость наращивания усилий по предотвращению и смягчению воздействия чрезвычайных ситуаций, в том числе стихийных бедствий, вызванных изменением климата. Канализирование русел рек, потеря пойменных земель, урбанизация и изменение землепользования являются важными экологическими факторами, усиливающими воздействие наводнений и засухи. Число катастрофических наводнений и засух выросло на 230 процентов и 38 процентов соответственно в период с 1980-х по 2000-е годы, при этом число людей, подвергшихся воздействию наводнений, увеличилось на 114 процентов. По оценкам

специалистов, стоимость адаптации прибрежных районов к изменению климата должна достичь от 26 до 89 миллиардов долларов США к 2040-м годам в зависимости от величины повышения уровня моря.

### 7.3. Рекомендации ЮНЕП

В погоне за развитием нет необходимости жертвовать окружающей средой или населением, которое от нее зависит. Действительно, работа по многим проектам подтверждает, что развитие можно стимулировать за счет более полного использования ценности природных ресурсов. Прежде всего, необходимо новое определение богатства, выходящее за рамки валового внутреннего продукта. Оно должно быть основано на более устойчивом показателе, который мог бы стимулировать повышение качества жизни и благосостояния всех общин. В докладе ЮНЕП имеются следующие рекомендации:

- Нужны более надежные данные для принятия обоснованных решений о ресурсах окружающей среды и для оценки прогресса на пути к достижению экологических и экономических целей.
- Необходимы четкие долгосрочные целевые показатели в области охраны окружающей среды и развития, а также усиление подотчетности в международных соглашениях.



- Большое значение имеет международное сотрудничество, поскольку экологические проблемы не признают национальных границ. Глобальные меры могут играть ключевую роль в установлении целей, формировании финансовых ресурсов и обеспечении обмена передовым практическим опытом.
- Несмотря на то, что в ряде случаев национальные и региональные меры привели к успеху, для достижения эффективных и справедливых конечных результатов необходим полицентрический подход к управлению.
- Повышение благосостояния населения зависит от возможностей как отдельных лиц и учреждений, так и от стран и мирового сообщества в целом в их усилиях по адаптации к изменениям окружающей среды.



## 8. Современное состояние безопасности экосистем



## 8. Современное состояние безопасности экосистем

Современное состояние экосистем значительно меняется от биома к биому, от региона к региону, от высшего ранга к низшему и требует для оценки внимательного комплексного подхода. Это связано со значительной сложностью природных экосистем и необходимостью учёта не просто физиологического состояния их живых элементов, но ещё и стадии сукцессии, положения в холлинговском ряду, а также, и в первую очередь, ранга.

Безопасность экосистем высшего ранга – биомов, региональных ландшафтов, больших морских экосистем – не может быть обеспечена без плотного международного сотрудничества, и именно с этой точки зрения в качестве критериев их безопасности необходимо использовать различные показатели биоразнообразия, годовой первичной продукции и степень эксплуатации природных биомов человеком. К сожалению, как показано в предыдущей главе, безопасность экосистем данного ранга по оценкам международных организаций находится на крайне низком уровне и имеет тенденцию к снижению. Средств, которые получают ЮНЕП, ВОС и другие организации, явно недостаточно, и уровень их финансирования с учётом инфляции практически не меняется последние двадцать лет (рис. 51).



**Рисунок 51.**  
*Средства, выделяемые международным организациям для защиты окружающей среды.*

Проблема обеспечения безопасности экосистем высшего ранга не может быть решена без осознания необходимости защиты экосистем младшего ранга, прежде всего отдельных природных биотопов и локальных ландшафтов. Тщательный анализ закономерностей жизни экосистемы позволяет учесть происходящие антропогенные изменения стадий сукцессии, ранга экосистемы и ее видового разнообразия с помощью концепции благополучия, отражающей влияние различных факторов на экосистему как целое. Для принятия решения о необходимом комплексе мероприятий по их сохранению необходимо проанализировать благополучие как базовый критерий безопасности природных экосистем младшего ранга.

Концепция благополучия основывается на ферментативной гипотезе, позволяющей охарактеризовать количественно все изменения, происходящие в экосистеме как целом, в том числе смещение в холлинговском ряду, изменение стадии сукцессии и ранга экосистемы. Существующее однозначное соответствие между уровнем антропогенного воздействия и соответствующим ему снижением благополучия экосистемы как целого наглядно продемонстрировано на примере воздействия ионизирующего излучения. Возможность применения количественного критерия, характеризующего безопасные уровни воздействия ионизирующего излучения на экосистему как целое, позволяет включить их в систему принятия решений и оценку воздействия на окружающую среду в регионах, удалённых от мест проживания людей.

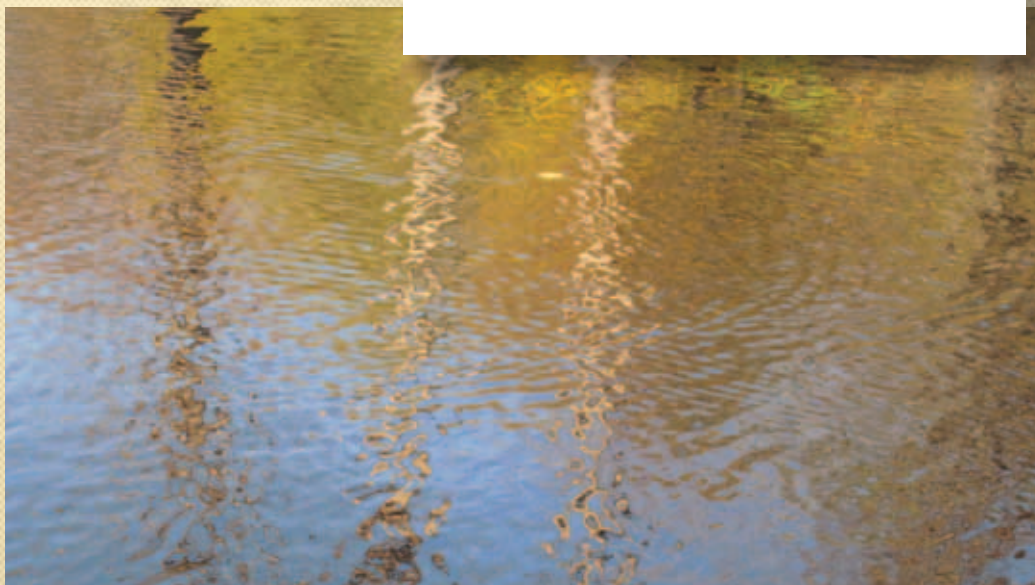
Указанные уровни могут служить обоснованием для разработки нормативных документов, регламентирующих выбросы и сбросы радиоактивных веществ в окружающую среду в ненаселенных местах, а также для определения уровней воздействия других загрязняющих веществ.



## Литература

1. Айбулатов Н.А. Деятельность России в прибрежной зоне моря и проблемы экологии. – М.: Наука, 2005. – 364 с.
2. Акимова Т.Г., Кузьмин А.П., Хаскин В.В. Экология. Природа-Человек-Техника. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001, 343 с.
3. Акимова Т. Г., Хаскин В. В. Экология. Экология. М.: ЮНИТИ, 2007 г, 495 с.
4. Александрова В.Д. Классификация растительности. - Л., 1974. - 136 с.
5. Алексахин Р.М., Нарышкин М.А. Миграция радионуклидов в лесных биогеоценозах.- М.: Наука, 1977.
6. Архипов М.П., Архипов А.М., Кучма М.Д., и др. (1998). Особенности накопления и миграции радионуклидов в лесных, луговых и перелоговых экосистемах. // В сб.: Научно-практическая конференция Чернобыль-97. Киев, 10-12.02.1998. – К.: Наукова думка, 1998.
7. Барабой В.А. Лучевое поражение как стресс: биохимические механизмы радиационного стресса // Радиобиол. съезд, Пушино, 1993 : Тез. докл. -М., 1993.
8. Барабой В.А., Брехман И.И., Глотин В.Г., Кудряшов Ю.Б. Перекисное окисление и стресс.- М.: Наука, 1992. - 148 с.
9. Безматерных Д.М. Водные экосистемы: состав, структура, функционирование и использование. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2009. 97 с.
10. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол.. 1951. Т. 56. № 5.
11. Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т.65. № 2.
12. Бигон М., Дж. Харпер, Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества, в 2-х томах. М.: «Мир», 1989.
13. Биккулов А.З. Введение в промышленную экологию, Ч.1, 2000, 226 с.
14. Бинги В. Н. Магнитобиология: эксперименты и модели. — М.: «МИЛТА», 2002. — 592 с.
15. Бродский А. К. Краткий курс общей экологии, СПб: «Деан», 2000. 224 с.
16. Бродский А. К. Введение в проблемы биоразнообразия. СПб: Изд-во СПбГУ, 2002, 144 с.

## Литература





17. Бурлакова Е.Б., Голощапов А.Н., Жижина Г.П., Конрадов А.А. Новые аспекты закономерностей действия низкоинтенсивного облучения в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. Т. 39, № 1. с. 26-33.
18. Быков А.А., Мурзин Н.В. Основные критерии безопасности для человека и природы. М., 1993.
19. Быков А.А., Мурзин Н.В. Основные критерии безопасности для природных сообществ. М., 1993.
20. Быков А.А., Мурзин Н.В. Проблемы анализа безопасности человека, общества и природы. С-Пб., Наука. 1997.
21. Вальтер Г. Общая геоботаника. - М.: Высшая школа, 1973. - 384с.
22. Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982.- 261 с.
23. Вернадский В.И. Несколько слов о ноосфере. // Успехи современной биологии. 1944 г., № 18, с.113-120.
24. Воронков Н.А. Основы общей экологии. М.: Агар, 1997. 87 с.
25. Вронский А.В. Прикладная экология. Ростов н/Д.: «Феникс», 1996. 512 с.
26. Воронов А.Г. Геоботаника. - М. Высшая школа, 1973. - 384с.
27. Гайченко В.А., Жежерин И.В., Небогаткин И.В. Изменения видового состава и численности мелких млекопитающих в 30-км зоне ЧАЭС в послеаварийный период. // В сб.: Млекопитающие Украины. - К.: Наукова думка, 1993. - с.153-164.
28. Галанин А.В. Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 272 с.
29. Гарин В.М. Экология для технических вузов, Ростов на Дону: 2001.
30. Гацак С. П., Петров М. Ф., Чижевский И. В. и др. Радиоэкология дикого кабана и косули европейской в условиях Чернобыльской зоны отчуждения. – Киев-Чернобыль, 1998. – 44 с.
31. Горышина Т.К. Экология растений. М., 1979. 368 с.
32. Грачёв Н. Н. , Мырова Л. О. . Защита человека от опасных излучений. — М.: Бином, 2009. — 317 с.
33. Григорьев Ю. Г. Отдаленные последствия биологического действия электромагнитных полей. // Радиационная биология. Радиоэкология. 2000, т.40, № 2, с.217.
34. Гудков Д.И., Ужевская С.Ф., Назаров А.Б. и др. Поражение тростника галлообразующими членистоногими в водоемах

- зоны отчуждения ЧАЭС. – Гидробиологический журнал, 2005, т.41,№5, с.92-99.
35. Гудков Д.И., Деревец В.В., Зуб Л.Н. и др. Распределение радионуклидов по основным компонентам озерных экосистем зоны отчуждения ЧАЭС. – Радиационная биология. Радиоэкология. 2005, т.45,№3, с 271-280.
36. Диксон М, Уэбб Э. Ферменты. М.: Мир, 1982.
37. Елиашевич Н.В., Мацко Ц.П. Верховые болота как радионуклидные миграционные аномалии. — Природное асяроддзе Палесся: сучасны стан і яго змены. Брэст, 2002, с. 326–328.
38. Жирков И.А. Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. - М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. - 453 с.
39. Ивановский Ю.А. Радиационный гормезис. Благоприятны ли малые дозы ионизирующей радиации? Вестник ДВО РАН. 2006. № 6, с. 86-91.
40. Ивановский Ю.А., Карпенко А.А. Изменение двигательной активности ресничек мерцательного эпителия жабр мидии при действии гамма-излучения в сверхмалых дозах. // Радиобиология. 1991. Т. 31, № 6, с. 870-874.
41. Ингель Ф.Н., Геворкян Н.М., Илюшина Н.А. и др. Длительный психоэмоциональный стресс как индуктор мутаций у млекопитающих и модификатор мутагенеза // Бюлл. экспер. биол. 1993. Т.116. № 9. С. 307–309.
42. Ипатов В.С. Методы описания фитоценоза. СПб., СПбГУ, 2000. - 56с.
43. Козубов Г.М., Таскаев А.И. Радиобиологические и радиоэкологические исследования древесных растений (по материалам 7-летних исследований в районе аварии на Чернобыльской АЭС). С-Пб., Наука.1994.
44. Кормилицин В.И. Цицкишвили М.С., Яламов Ю.И. Основы экологии. М.: МПУ, 1997. 368 с.
45. Куликов Н.В., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. Радиоэкология почвенно-растительного покрова. Свердловск. 1990. 172 с.
46. Кривоуцкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А. и др. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз. М., Наука. 1988.
47. Кудряшов Ю.Б. Радиационная биофизика (ионизирующие излучения). М.: Физматлит, 2004. — 448 с.
48. Кудряшов Ю.Б., Перов Ю.Ф. Рубин А.Б. Радиационная биофизика:

- радиочастотные и микроволновые электромагнитные излучения. — М.: Физматлит, 2008. — 184 с.
49. Кузин А.М. Природный радиоактивный фон и его значение для биосферы Земли. М.: Наука, 1991, 116 с.
  50. Кузин А.М. Идеи радиационного гормезиса в атомном веке. М.: Наука, 1991, 116 с.
  51. Ленинджер А. Биохимия. М.: Мир, 1985.
  52. Лархер Р. Экология растений. М.: Мир, 1978.
  53. Луканин В.Н. Промышленно-транспортная экология, М.: 2001
  54. Лыццов В.Н., Мурзин Н.В. Как чистить, чтобы было чисто? Вопросы анализа риска, 1999. №1.
  55. Лыццов В.Н., Мурзин Н.В. Критерии безопасности для экосистемы как целого. – М.: ИАЭ-6670/3. 2011. – 80 с.
  56. Лыццов В. Н. Мурзин Н. В. Критерии устойчивости экосистемы при внешних воздействиях. // В сб.: Труды II съезда биофизиков России. М.: 1999.
  57. Лыццов В.Н., Мурзин Н.В. Проблемы безопасности нанотехнологий. М.: МИФИ, 2007.
  58. Марадудин И. И., Панфилов А. В., Шубин В. А. Основы прикладной радиоэкологии леса. — М., 2001.
  59. Медведев В.Т. (ред.) Инженерная экология. – М.: Гардарики, 2002, 687 с.
  60. Международные основные нормы безопасности для защиты от ионизирующих излучений и безопасного обращения с источниками излучения. Серия изданий по безопасности 115 МАГАТЭ, Вена.- 1997. 334 с.
  61. Марачевский В. Г. Основы Геоэкологии. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1994 г.
  62. Марков М.В. Общая геоботаника. - М.: Высшая школа, 1962. - 450с.
  63. Международная Комиссия по радиационной защите. Публикация 103. Пер с англ. /Под общей ред. М.Ф. Киселёва и Н.К.Шандалы. М.: Изд. ООО ПКФ «Алана», 2009, 344 с.
  64. Международная Комиссия по радиационной защите. Публикация 91. Основные принципы оценки воздействия ионизирующих излучений на живые организмы, за исключением человека. М.: Комтехпринт, 2004, 76 с.
  65. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985.- 137 с.

66. Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. - М.: Наука, 1986. - 160с.
67. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. - Уфа: Изд-во: «Гилем», 1998. - 412с.
68. Национальный доклад. Пятнадцать лет после чернобыльской катастрофы: последствия в Республике Беларусь и их преодоление. Мн., 2001.
69. Нормы радиационной безопасности (НРБ-99) СП 2.6.1.758-99. М.: Минздрав РФ, 1999.
70. Нормы радиационной безопасности (НРБ-99/2009). СанПин 2.6.1.2523-09 М.: Минздрав РФ, 2009.
71. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975, 741 с.
72. Одум Ю. Экология. В 2-х томах. М.: «Мир», 1986 г.
73. Окада Ш. Радиационная биохимия клетки. М.: Мир, 1974. — 408 с.
74. Остроумов С. А. Новые варианты определений понятий и терминов «экосистема» и «биогеоценоз» // ДАН. 2002. т.383. № 4, с.571-573.
75. Петин В.Г., Морозов И.И., Кабакова Н.М., Горшкова Т.А. Некоторые эффекты радиационного гормезиса бактериальных и дрожжевых клеток//Радиационная биология. Радиоэкология. 2003. Т. 43, № 2. С. 176-178.
76. Петров К. М. Биогеография океана. – М: Изд-во Академический Проект, 2008. – 328 с.
77. Петров К.М. Теория Иерархической Организации Больших Морских Экосистем. – Саарбрюкен: Palmarium Academic Publishing. 2012. 268 с.
78. Пикулик М.М., Дробенков С.М. Амфибии и рептилии. // В сб.: Животный мир в зоне аварии Чернобыльской АЭС. Радиоактивное загрязнение животных различных групп. – Минск: Навука і тэхніка, 1995. – с.55-59.
79. Проблемы устойчивости биологических систем. - М.: Наука, 1992.
80. Прокопьев Е. П. Введение в геоботанику. - Томск, 1997. - 281с.
81. Работнов Т.А. Фитоценология. - М.: МГУ, 1983. - 291с.
82. Работнов Т.А. Луговедение. - М.: МГУ, 1974. - 384с.
83. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. - М.: МГУ, 1998. - 239с.
84. Радзевич Н.Н., Пашканг К.В. Охрана и преобразование природы.

- М.: Просвещение, 1986.
85. Радиоэкологические исследования в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС. Труды Коми НЦ УрО РАН №180. – Сыктывкар. 2006.
  86. Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. - 334с.
  87. Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия Молодая, 1994. 367 с.
  88. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1980.
  89. Розанов С.И. Общая экология, 2003, 288 с.
  90. Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелашвили Д. Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: СамНЦ РАН. 1999. 397 с.
  91. Самсонова М. В. Наномедицина: современные подходы к диагностике и лечению заболеваний, вопросы безопасности. // Пульмонология. 2008. № 5.
  92. СанПин-2003. СанПиН 2.1.7.1287-03 Санитарно-эпидемиологические требования к качеству почвы (утв. Главным государственным санитарным врачом РФ 16 апреля 2003 г.).
  93. СП-2003. СП 2.1.7.1386-03 Санитарные правила по определению класса опасности токсичных отходов производства и потребления.
  94. СП 2.6.1.45-03 Обеспечение радиационной безопасности при проектировании, строительстве, эксплуатации и выводе из эксплуатации атомных теплоэлектростанций малой мощности на базе плавучего энергетического блока (СП-АТЭС-2003) (утв. Главным государственным санитарным врачом РФ 26 октября 2003 г.).
  95. СП 2.6.6.1168-02 Санитарные правила обращения с радиоактивными отходами (СПОРО-2002) (утв. Главным государственным санитарным врачом РФ).
  96. Сподобаев Ю. М., Кубанов В. П. Основы электромагнитной экологии. — М.: Радио и связь, 2000. — 240 с.
  97. Снакин В.В. Экология и охрана природы, 2000, 384 с.
  98. Сукачев В. Н. Биogeоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли: соотношение понятий «биogeоценоз», «экосистема», «географический ландшафт» и «фацция». Основы лесной биogeоценологии. М.: Наука, 1964, с.5-49.

99. Сукачев В.Н. Соотношение понятий биogeоценоз, экосистема и фацция // Почвоведение. 1960. № 6.Тихомиров Ф.А. Действие ионизирующих излучений на экологические системы. М., Атомиздат. 1972.
- 100.Тихонов А.Н., Васильева А.Б., Свешников А.Г. Дифференциальные уравнения. М.: Наука, 1985.
- 101.Тольский В.Е., Бутаков Г.В., Мельников Б.Н.(ред.) - Шум на транспорте.– М.: Транспорт, 1995.
- 102.Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- 103.Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: МГУ. 1980.
- 104.Цыб А.Ф., Будагов Р.С., Замулаева И.А. и др. Радиация и патология. М.: Высш. шк., 2005. — 341 с.
- 105.Чернобыль-1996. Чернобыль. Погляд праз дзесяцігоддзе. (Сб.). – Даведнік. Мн.: БелЭн, 1996 – 318 с.
- 106.Чернобыль-2001. Чернобыльская катастрофа: итоги и проблемы преодоления ее последствий в России 1986-2001. М.: ИБРАЭ РАН, 2001.
- 107.Щеглов А.И., Цветнова О.Б. Лесная радиоэкология на пороге XXI века. В сб.: Чернобыль: долг и мужество. Т.1. М.:2001.
- 108.Щеглов, А. П. Биохимия техногенных радионуклидов в лесных экосистемах. По матер. 10-летних исследований в зоне влияния аварии на ЧАЭС. — М., 2000.
- 109.Юсорин Ю.С. Промышленность и окружающая среда. М.:2002.
- 110.Яворовский З. XX век и опасность радиации: реальность, иллюзии, этика // Вопр. радиац. безопасности. 1999, № 1, с. 54–61.
- 111.Яворовский З. Жертвы Чернобыля: реалистическая оценка медицинских последствий Чернобыльской аварии // Мед. радиология и радиац. безопасность. 1999. Т. 44. № 1. С 19–30.
- 112.Ярмоненко С.П., Вайнсон А.А. Радиобиология человека и животных. М.: Высш. шк. 2004. — 549 с.
- 113.Arctic Monitoring and Assessment Programme. AMAP Assessment 2002: The influence of global change on contaminant pathways to, within, and from the Arctic. – Oslo: AMAP, 2004. – 65 p.
- 114.BEIR VII Report 2006. Phase 2. Health Risks from Exposure to Low Levels of Ionizing Radiation. Committee to Assess Health Risks from Exposure to Low Levels of Ionizing Radiation, National Research Council.
- 115.Brose, U., A. Ostling, K. Harrison, and N.D. Martinez. 2004. Unified

- spatial scaling of species and their trophic interactions. *Nature* 428:167-171.
116. Bozkurt G., Abay E., Ates I. et al. Clastogenicity of selective serotonin-reuptake inhibitors // *Mutat. Res.* 2004. V. 558. № 1–2. P. 137–144.
  117. Buzea C., Blandino I.I.P., Robbie K. Nanomaterials and nanoparticles: Sources and toxicity. // *Biointerphases.* 2007. V. 2. № 4.
  118. Copplestone D., Howard B.J., Bréchnignac F. The ecological relevance of current approaches for environmental protection from exposure to ionising radiation. // *J. Environ. Radioact.* 2004, v.74, pp. 31–41.
  119. Dimitroglou E., Zafropoulou M., Messini-Nikolaki N. et al. DNA damage in a human population affected by chronic psychogenic stress // *Int. J. Hyg. Environ. Health.* 2003. V. 206. № 1. P. 39–44.
  120. Dixon M., Webb E.C. *Enzymes.* Longman Group Ltd. . 1979.
  121. Dzubay, T. G., Hasan., H. Fitting Multimodal Lognormal Size Distributions to Cascade Impactor Data. *J. Aerosol Science and Technology*, 1990. v.13 p.144–150.
  122. Dzubay, T. G., Hasan., H. Fitting Multimodal Lognormal Size Distributions to Cascade Impactor Data. *USEPA Rep. EPA/600/J-90/184; Stck.Num. PB91-116822.* 1990.
  123. Duda, Alfred M., Sherman, Kenneth. A new imperative for improving management of large marine ecosystems. *Ocean & Coastal Management*, 2002, v. 45 pp. 797–833.
  124. European Commission, 2003. European Commission Joint Research Center, EC, Sept., 2003.
  125. Fischman H.K., Pero R.W., Kelly D.D. Psychogenic stress induces chromosomal and DNA damage // *Int. J. Neurosci.* 1996. V. 84. № 1–4. P. 219–227.
  126. Fischman H.K., Kelly D.D. Chromosomes and stress // *Int. J. Neurosci.* 1999, v. 99, № 1–4, pp. 201–219.
  127. Feinendegen L.E. Radiation risk of tissue late effect, a net consequence of probabilities of various cellular responses // *Europ. J. Nucl. Med.*, 1991, v. 18, № 9, pp. 740–751.
  128. Feinendegen L.E. Reactive oxygen species in cell responses to toxic agents // *Hum. Exp. Toxicol.* 2002, v. 21. № 2, pp. 85–90.
  129. Feinendegen L.E., Bond V.P., Booz J., Muhlensiepen H. Biochemical and cellular mechanisms of low dose effects // *Int. J. Radiat. Biol.* 1988, v.53, No 1. pp. 23–37.
  130. Feinendegen L.E., Pollycove M., Neumann R.D. Whole-body responses to low-level radiation exposure: New concepts in mam-

- malian radiobiology // *Exp. Hematol.* 2007. V. 35. № 4. Suppl 1. P. 37–46.
131. Forbes S. A. The lake as a microcosm. // *Bull. Sci. Assoc.. Peoria, Illinois: 1887*, p.77–87.
  132. Fraley L.Jr., Whicker F.W. Response of short-grass plains vegetation to gamma-radiation // *Radiat. Botan.* 1973, v.13, pp. 331–341.
  133. Garnier-Laplace J., Della-Vedova C., Gilbin R., Copplestone D., Hingston J., Ciffroy P. (2006). First derivation of predicted-no-effect values for freshwater and terrestrial ecosystems exposed to radioactive substances. // *Environ.Sci.Technol.* 2006, v.40 (20), pp. 6498–6505.
  134. Hafele W. (Program Leader). *Energy In a Finite World, A Global Systems Analysis*, Report by the Energy Systems Program Group of the International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Cambridge, MA: Ballinger, 1981.
  135. Hartwig A. Carcinogenicity of metal compounds: possible role of DNA repair // *Toxicol. Lett.* 1998. V. 102/103. P. 235–239.
  136. Holling C.S. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, V.4, p.1–23.
  137. Holling C.S. Cross-scale Morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs.* 1992, V. 62 (4), p. 447–502.
  138. Huggett, Richard John. *Fundamentals of biogeography.* - London-New York: Taylor&Francis, 2002. - 290 p.
  139. IAEA. *International Basic Safety Standards for Protection against Ionizing Radiation and for the Safety of Radiation Sources.* IAEA Safety Series 115, IAEA, Vienna, 1994. [www.unscear.org/](http://www.unscear.org/).
  140. International Council for the Exploration of the Sea). *Report of the ICES Advisory Committee on the Marine Environment.* - Copenhagen: ICES, 2004. – 263 p.
  141. International Commission on Radiological Protection. *Environmental Protection: the Concept and Use of Reference Animals and Plants.* ICRP Publication 108. Ann. ICRP 1990, v38(4-6), 242 p.
  142. International Commission on Radiological Protection. *Recommendations of the International Commission on Radiological Protection.* ICRP Publication No 60, Ann. ICRP, 1990, v.21 (1–3), 1990.
  143. International Commission on Radiological Protection. *ICRP Publication 99. Low-dose Extrapolation of Radiation-related Cancer Risk.* Annals of the ICRP. Ed. by J. Valentin. Elsevier 2006. 147 p.
  144. Intergovernmental Oceanographic Commission). *IOC-IUCN-NOAA*



- Consultative Meeting on Large Marine Ecosystems (LMEs). Third Session, Paris, France, 13–14 June 2000, IOC-IUCN-NOAA/LME-III/3. IOC Reports of Meetings of Experts and Equivalent Bodies, Series 162, 2000. 20 pp.
145. Larsen, R. I.; McDonnell, W. F.; Horstman, D. H.; Folinsbee, L. J. Air Quality Data Analysis System for Interrelating Effects, Standards, and Needed Source Reductions: Part 11. A Lognormal Model Relating Human Lung Function Decrease to O<sub>3</sub> Exposure. USEPA Rep. EPA/600/J-91/094; Stck.Num. PB91-200287. 1991.
146. Larsen, R. I.; McDonnell, W. F.; Horstman, D. H.; Folinsbee, L. J. , A Lognormal Model Relating Human Lung Function Decrease to O<sub>3</sub> Exposure. // J. of Air and Waste Management Association, 1991, v.41 n.4 p.455-459.
147. Lystsov V.N., N.V. Murzin. A strategy for the assessment of continuous and pulsed contaminants in river and estuary ecosystems in the Arctic. *Chemosphere*, 2001, 42 (1) pp. 73 – 78.
148. Lystsov V.N., Murzin N.V., Bykov A.A. Risk assessment of chemical weapons influence on ecosystems as the whole. / NATO Security through Science Series C: Environmental Security, 2006, pp. 65-74.
149. Mage D.T., Ott W.R. Refinements of the Lognormal Probability Model for Analysis of Aerometric Data. J. of Air Pollution Control Association, 1978, v.28 n.8 p.796-798.
150. Mage D.T., Ott W.R. Refinements of the Lognormal Probability Model for Analysis of Aerometric Data. USEPA Rep. EPA-600/J-78-109; Stck.Num. PB80-209471. 1978, 5 p.
151. Manovaban M. Basic ecology. 2010. Online publication date: 6-Mar-2010 (<http://ens2112.wordpress.com>).
152. Marcus A., Margosches E. Draft report on population blood lead distribution from lead in drinking water using lognormal distribution for TASK 3-10: support health risk assessment for development of regulation of lead in drinking water / Battelle, Washington Operations, Washington, D.C.: 1988. USEPA OCLC Num. 42637289, 14p.
153. May R.M. (ed.), *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn., Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1981.
154. McIntyre, Alasdair (ed). *Life in the World's Oceans: Diversity, Distribution, and Abundance*. - Wiley-Blackwell, 2010. - 384 p.
155. Moller A.P., Mousseau T. A. Reduced abundance of raptors in radioactively contaminated areas near Chernobyl. // *Journal of Ornithology*, 2009, v.150, No 1.

156. Moller A.P., Mousseau T.A. Reduced abundance of insects and spiders linked to radiation at Chernobyl 20 years after the accident. *Biology Letters of the Royal Society*, 2009, 5(3), pp. 356-359.
157. Moller, A.P., Mousseau, T.A., Efficiency of bio-indicators for low-level radiation under field conditions. // *Ecol. Indicat.*, 2010, doi:10.1016/j.ecolind.2010.06.013.
158. Moller A.P., Mousseau T.A. Biological consequences of Chernobyl: 20 years on. // *Trends in Ecology and Evolution*. - 2006, v.21, pp. 200-207.
159. Moller A.P., Mousseau T.A. Species richness and abundance of forest birds in relation to radiation at Chernobyl. // *Biological Letters*. – 2007, No.3, pp. 483 – 486.
160. Nelson Jr.A., Wijnberg L. Determination of an Empirically Derived IP/TSP Relationship. USEPA Rep. EPA-68-02-3173; EPA-600/4-82-034 Stck.Num.PB82-190554. 70 p.
161. Nielsen S.P., Strand P. 1995. A preliminary assessment of potential doses to man from radioactive waste dumped in the Arctic Sea. *Riso Nat.Lab. rep.Riso-R-841(en)*, RNL, Roskilde.
162. Nersesyan A.K., Boffetta P., Sarkisyan T.F. et al. Chromosome aberrations in lymphocytes of persons exposed to an earthquake in Armenia // *Scand. J. Work Environ. Health*. 2001, v. 27, № 2, pp.120–124.
163. Oberdorster G., Stone V., Donaldson K. Toxicology of nanoparticles: A historical perspective. // *Nanotoxicology*. 2007. V.1. № 16.
164. Odum, H.T. *Environment, Power, and Society*. Wiley-Interscience New York, N.Y. 1971.
165. Ott W., Mage D.T., Randecker V.W. Testing the validity of the lognormal probability model: computer analysis of carbon monoxide data from U.S. cities / Office of Monitoring and Technical Support, Office of Research and Development, U.S. Environmental Protection Agency; Washington, D.C.: 1979. USEPA Rep. EPA-600/4-79-040. Stck.Num.PB88-246053.
166. Rosenzweig, M.L. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, 1995.
167. Scheiner, S.M. 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* 12:441-447.
168. Sherman, Kenneth, McGovern, Galen (ed.). *Frontline Observations on Climate Change and Sustainability of Large Marine Ecosystems*. United Nations Development Programme, New York, NY 10017, USA, 2012, 216 p.
169. Singh A.K. Technology Support Center Issue: lognormal distribu-

- tion in environmental applications. Las Vegas, NV: U.S. Environmental Protection Agency, National Exposure Research Laboratory, 1997. USEPA Rep. EPA/600/S-97/006. Stck.Num. PB97-147961.
170. Sparrow AH, Schwemmer SS, Klug EE, and Puglielli L. Radiosensitivity studies with woody plants. II. Survival data for 13 species irradiated chronically for up to 8 years. *Radiation research*, 1970, 44(1), pp. 154-177.
171. Sparrow AH and Schwemmer SS. Correlations between nuclear characteristics, growth inhibition, and survival-curve parameters (LD<sub>n</sub>, whole plant D<sub>0</sub> and D<sub>q</sub>) for whole-plant acute gamma-irradiation of herbaceous species. *International journal of radiation biology and related studies in physics, chemistry, and medicine*, 1974, 25(6), pp. 565-581.
172. Sparrow AH, Schwemmer SS, and Thompson KH. Radiosensitivity studies with woody plants. III. Predictions of limits of probable acute and chronic LD<sub>50</sub> values from lognormal distributions of interphase chromosome volumes in gymnosperms. *Radiation research*, 1976, 65(2), pp. 315-326.
173. Tilman D. et al, Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 2001, v.204, p.640-645.
174. United Nations Environment Programme. *Keeping Track of Our Changing Environment: From Rio to Rio+20 (1992-2012)*. Division of Early Warning and Assessment (DEWA), UNEP, Nairobi, 2012, 110 p.
175. United Nations. *UNSCEAR 2000. Report to the General Assembly, with Scientific Annex*. United Nations. New York, 2000.
176. United Nations. *UNSCEAR 2001. Report to the General Assembly, with Scientific Annexes*. New York, 2001.
177. United Nations. *UNSCEAR 2008. United Nations. Report to the General Assembly, with Scientific Annexes. Annex E Effects of ionizing radiation on non-human biota*, New York, 2010.
178. USEPA. *Role of Science in EPA*. On-line publ., 2010. <http://www.epa.gov/epahome/science.htm>.
179. Weizsacker et al *The Ecological Footprint of SEQ 2000-01*. Coastal CRC, Griffith Uni. 1997.
180. Williamson, M., K.J. Gaston, and W.M. Lonsdale. 2001. The species-area relationship does not have any asymptote! *Journal of Biogeography* 28:827-830.
181. Woodwell G.M. Effects of pollution on the structure and physiology of ecosystems. *Science*, 1970, v. 168, No. 3930, pp. 429-433.

182. Woodwell G.M., Craig P.P. and Johnson H.A. DDT in the Biosphere: Where Does It Go? *Science* 1971, v. 174, no. 4014, pp. 1101-1107.
183. Woodwell G.M., Rebuck A.L. Effect of chronic gamma radiation on the structure and diversity of an oak-pine forest. *Ecological Monographs*, 1967, v.37, pp. 53-69.
184. Woodwell G.M., Houghton R.A. The experimental impoverishment of natural communities: effects of ionizing radiation on plant communities 1961 -1976. In: *The Earth in transition. Patterns and processes of biotic impoverishments*. Cambridge University Press, Cambridge. 1990, pp. 3 -24.
185. Wurtz, P. and Annala, A. (2008). "Roots of diversity relations". *J. Biophys.*
186. Volume 2008(2008), Article ID 654672, 8p., doi:10.1155/2008/654672
187. Yongfei Bai, Xingguo Han, Jianguo Wu, Zuozhong Chen and Linghao Li. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 2004, v.431, pp. 181-184.

## Об авторах:



**Никита Владимирович Мурзин** — кандидат физико-математических наук (биофизика), ведущий научный сотрудник НИЦ «Курчатовский институт», автор более ста научных работ, посвященных проблемам защиты окружающей среды и безопасности природных сообществ, в том числе ряда монографий.



**Виталий Николаевич Лыцов** — профессор, доктор физико-математических наук (экология), ведущий научный сотрудник НИЦ «Курчатовский институт», автор более двухсот научных работ, в том числе ряда монографий, посвященных проблемам охраны окружающей среды.

ISBN 978-5-4253-0737-8



9 785425 307378 >