

БИОЛОГИЯ

Н. М. Лабутова, Т. А. Банкина

ОСНОВЫ БИОГЕОХИМИИ



УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ



САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Н. М. ЛАБУТОВА, Т. А. БАНКИНА

ОСНОВЫ БИОГЕОХИМИИ

Учебное пособие



ББК 28.080.3

Л12

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

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

Лабутова Н. М., Банкина Т. А.

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

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

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

ББК 28.080.3

Учебное издание

Наталья Марковна Лабутова, Татьяна Александровна Банкина

Основы биогеохимии

Учебное пособие

Редактор И. В. Пылило

Компьютерная верстка А. М. Вейшторп

Подписано в печать 26.09.2013. Формат 60 × 84¹/₁₆. Печать офсетная.
Бумага офсетная. Усл. печ. л. 13,95. Тираж 130 экз. Заказ № 183

Издательство Санкт-Петербургского университета.
199004, С.-Петербург, В.О., 6-я линия, 11/21.

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

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

© Н. М. Лабутова, Т. А. Банкина, 2013

© С.-Петербургский государственный
университет, 2013

ISBN 978-5-288-05457-0

ВВЕДЕНИЕ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Глава 1. БИОСФЕРА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ ОРГАНИЗМОВ ЗЕМЛИ

1.1. ПОНЯТИЕ БИОСФЕРЫ, ЕЕ СТРОЕНИЕ

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

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

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

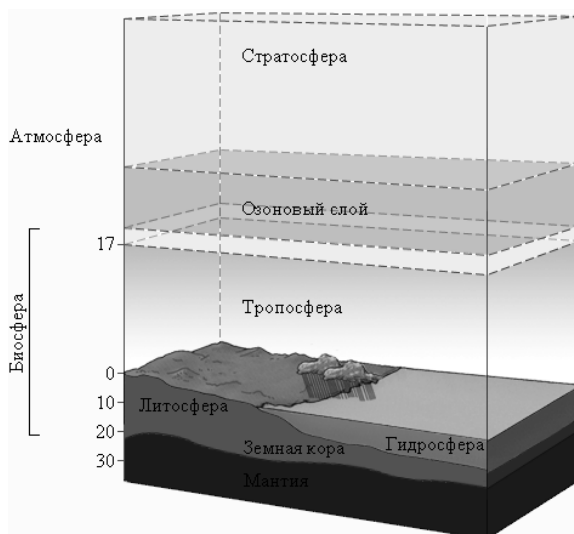


Рис. 1.1. Строение биосферы.
По вертикали — расстояние в км.

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

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

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

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

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

1.2. БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ИХ ЦИКЛИЧНОСТЬ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Биосфера, ее биохимическая деятельность обеспечивают планетарное равновесие на Земле — равновесие состояния газов, состава природных вод, круговорота веществ. Так, кислородная атмосфера Земли когда-то была создана живыми организмами, и организмы же на протяжении миллионов лет поддерживают постоянство химического состава воздушной оболочки планеты. Например, растения поглощают столько углекислого газа, сколько его выделяют в атмосферу организмы педосферы, и выделяют столько кислорода, сколько его тратит биота почвы в процессе дыхания. Химический состав гидросферы также регулируется жизнью. Реки ежегодно вносят в океан огромные количества различных элементов: Ca, Mg, K, Na, S, P, Si и др., но солевой состав океанической воды существенно не меняется. Во-первых, морские растения и животные используют большую часть этих элементов для своей жизнедеятельности. Во-вторых, после отмирания организмы осаждаются на дно и разлагаются с высвобождением элементов или соединений. В результате избирательного поглощения этих веществ биотой на дне океанов и морей образуются большие скопления различных элементов, и состав океанических вод стабилизируется. Благодаря деятельности живых организмов сформировались почвы, плодородие которых поддерживается протекающими в биосфере биогеохимическими циклами. Биосфера играет важную роль в распределении энергетических потоков на Земле. Образование живого вещества и аккумуляция им энергии сопровождаются одновременно и диаметрально противоположными процессами — распадом органических соединений и превращением их в простые минеральные соединения: CO₂, воду, аммиак (NH₃) с освобождением энергии. В этом и состоит сущность биологического круговорота.

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

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

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

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

1.3. РОЛЬ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ В МИГРАЦИИ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В БИОСФЕРЕ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

1.4. БИОМАССА И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ БИОСФЕРЫ

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

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
ЧАСТЬ I. БИОГЕОХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОСФЕРЫ	
Глава 1. Биосфера как среда обитания организмов Земли	7
1.1. Понятие биосферы, ее строение	—
1.2. Биогеохимические процессы и их цикличность.....	9
1.3. Роль живых организмов в миграции химических элементов в биосфере	14
1.4. Биомасса и первичная продукция биосферы	16
1.5. Функциональная организованность биосферы.....	18
Глава 2. Разнообразие живых организмов в биосфере.....	23
2.1. Царство Растения.....	24
2.2. Царство Животные	35
2.3. Царство Грибы	58
2.4. Царство Прокариоты.....	66
2.5. Вирусы	76
Глава 3. Биокосные системы биосферы.....	79
3.1. Биокосные системы гидросферы	—
3.1.1. Океан	80
3.1.2. Поверхностные пресные воды	83
3.1.3. Грунтовые воды.....	87
3.2. Биокосные системы литосферы	88
3.2.1. Педосфера.....	90
3.2.2. Илы.....	97
3.2.3. Кора выветривания.....	98
3.3. Биокосные системы и атмосфера.....	99
Глава 4. Роль ферментов в биосферных процессах	104
4.1. Общая характеристика ферментов.....	—
4.2. Почвенная каталитическая система.....	107
4.3. Источники ферментов.....	110
4.4. Иммобилизация ферментов.....	112
ЧАСТЬ II. ТРАНСФОРМАЦИЯ ЭНЕРГИИ В БИОСФЕРЕ	
Глава 5. Многообразие типов жизни в биосфере	114
Глава 6. Фотосинтез (фотофосфорилирование)	119
Глава 7. Дыхание (окислительное фосфорилирование)	124
7.1. Аэробное дыхание	—
7.2. Анаэробное дыхание.....	128
Глава 8. Брожение (субстратное фосфорилирование)	132
Глава 9. Потоки энергии и круговорот питательных веществ.....	136
ЧАСТЬ III. ГЛОБАЛЬНЫЕ БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ЦИКЛЫ. ПРОЦЕССЫ И ПОТОКИ	
Глава 10. Глобальный цикл углерода	139
10.1. Резервуары углерода в биосфере и земной коре.....	141
10.2. Формы нахождения углерода в биосфере.....	143

10.3. Поток CO ₂ из атмосферы в почву. Процессы фотосинтеза, хемосинтеза, гетеротрофной фиксации, метаногенеза	145
10.3.1. Фиксация атмосферного CO ₂ в процессах хемосинтеза	146
10.3.2. Фиксация CO ₂ из атмосферы при образовании метана	—
10.3.3. Гетеротрофная фиксация CO ₂	148
10.4. Фотосинтез и минерализация органического вещества в океане	149
10.5. Поток CO ₂ из почвы в атмосферу. Процессы минерализации органических соединений	151
10.6. Выход углерода из глобального цикла	166
Глава 11. Глобальный цикл кислорода	168
11.1. Круговорот кислорода в биосфере	170
11.2. Потоки кислорода на Суше	172
11.3. Потоки кислорода в Океане	173
Глава 12. Глобальный цикл азота	176
12.1. Резервуары и формы нахождения азота в биосфере	—
12.2. Круговорот азота	178
12.3. Поток азота из атмосферы в почву. Азотфиксация	179
12.4. Потоки азота в атмосферу. Аммонификация, нитрификация, денитрификация	183
12.5. Миграция азота в биосфере	197
12.6. Особенности цикла азота в Океане	201
Глава 13. Глобальный цикл серы	203
13.1. Формы и резервуары серы в биосфере	—
13.2. Круговорот серы	204
13.3. Процессы восстановления серы	206
13.4. Процессы окисления восстановленных соединений серы	208
13.5. Потоки серы в биосфере	212
Глава 14. Глобальный цикл фосфора	215
14.1. Резервуары и формы фосфора в биосфере	—
14.2. Круговорот фосфора	218
14.3. Минерализация органических соединений фосфора	220
14.4. Мобилизация неорганических соединений фосфора	221
14.5. Выведение масс фосфора в осадочные толщи Океана	222
Глава 15. Глобальный цикл кальция	225
15.1. Резервуары и потоки кальция в биосфере	—
Глава 16. Цикл железа в биосфере	229
16.1. Формы и резервуары железа в биосфере	—
16.2. Круговорот и потоки железа в биосфере	230
16.3. Биогенная трансформация соединений железа	234
Глава 17. Деформация биогеохимических циклов хозяйственной деятельностью человека	236
Рекомендуемая литература	238