



В. К. Савченко

ГЕОГЕНОМИКА

ОРГАНИЗАЦІЯ ГЕНОСФЕРЫ



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Отделение биологических наук

В. К. Савченко

ГЕОГЕНОМИКА

организация геносферы



Минск
«Беларуская навука»
2009

Савченко, В. К. Геогеномика: организация геносферы / В. К. Савченко. — Минск : Беларус. навука, 2009. — 415 с. — ISBN 978-985-08-1040-3.

Данная монография, третья в серии фундаментальных исследований автора, представляет собой современный синтетический междисциплинарный взгляд на организацию генетической системы биосферы. Ранее были опубликованы работы: «*Геносфера: генетическая система биосферы*» (белорусское издание вышло в 1990 г.; **английский перевод** — в 1997 г.) и «*Ценогенетика: генетика биотических сообществ*» (вышла в 2001 и 2002 гг. в Великобритании на английском языке).

Геогеномика изучает прошлые и настоящие синергетические взаимодействия между геосферой и биосферой нашей планеты в процессе их ассоциативной эволюции. Эти взаимодействия постепенно привели к возникновению системы прямых и обратных связей между сферами Земли и структурой современного планетарного биоразнообразия. Изменения геносферы в результате человеческой деятельности могут повлиять на многие глобальные процессы, связанные с состоянием окружающей среды и здоровьем человека, а также на устойчивое использование и сохранение биоразнообразия в интересах будущих поколений.

Р е ц е н з е н т ы:

академик РАН и НАН Беларуси Л. М. Сушеня,
доктор биологических наук С. Е. Дромашко

*Посвящается памяти академика
Николая Ивановича Вавилова,
призывавшего генетиков
«встать на глобус».*

АВТОР

Способность видеть геносферу за
множеством видовых геномов подобна
умению видеть лес за множеством деревьев

ПРЕДИСЛОВИЕ

В этой книге получило дальнейшее развитие ассоциативное и интегративное видение генетического компонента биосферы, представленное в монографиях «Геносфера: генетическая система биосферы» (Савченко, 1990; английская версия — Sauchanka, 1997) и вышедшей пока только на английском языке “*Coenogenetics: genetics of biotic communities*” (Sauchanka, 2001; 2002). Обе работы базировались на интегративной методологии и были ориентированы на построение моста между современной быстро развивающейся системной биологией, включая ее молекулярный, организменный и популяционно-видовой уровни, и наукой о планетарной системе Земля.

Как особая планетарная система биосфера, или живой покров Земли, первоначально возникла в Мировом океане и лишь затем вышла из шельфов на сушу и постепенно распространилась по поверхности всех континентов, превратившись в глобальную сеть живых существ и трансформировав земную атмосферу, гидросферу и литосферу в комплементарную глобальную взаимосвязанную и динамичную систему поддержания жизни. В настоящее время генетическая система биосферы объединяет несколько миллионов видовых геномов в планетарный пул генетической информации как о прошлых глобальных эволюционных трансформациях, так и о генетических программах по поддержанию планетарных биогеохимических циклов, базирующихся на совместном использовании земных химических ресурсов и энергии Солнца.

Геносфера как организованная целостная система хранит генетическую информацию, необходимую для регулирования метаболических путей и потоков обмена энергией и веществом в планетарном масштабе. Каждый из существующих нескольких миллионов видовых геномов, возникших в биосфере, может сохраняться и размножаться в наземной или водной биотах как ее составных частях. Сегодня мы хорошо понимаем, что ни один видовой геном не может функционировать и выживать на планете в одиночку, поскольку каждый из них связан с другими видовыми геномами как системой структурных оснований жизни и их соединением, так и системой функциональных взаимодействий и связей.

Системный подход открыл путь для возникновения геогеномики — новой области знаний, способной воспринять и интегрировать огромный массив знаний, выработанных как классической генетикой, так и ее новейшими молекулярными направлениями, включая геномику и протеомику,

для выяснения и понимания планетарной роли существующего разнообразия видовых геномов и их ассоциативных взаимодействий в рамках локальных и региональных экосистем. Наконец, каждый геном содержит генетическую информацию, определяющую роль этого вида в биосфере, т. е. будет ли он продуцентом, консументом или редуцентом, а также в какой экологической зоне биосферы будет распространяться его ареал — в зоне тропических лесов или в приполярной тундре.

Классическая генетика, основанная Грегором Менделем в 1865 г., была сфокусирована на организменном уровне существования жизни, она использовала аналитическую исследовательскую программу, ориентированную на редукцию организма к его отдельным признакам и последующий поиск наследственных факторов, ответственных за генетический контроль каждого признака, посредством гибридизации и изучения потомства. Использование цитогенетических методов Томасом Морганом позволило ему в 1910—1920 гг. локализовать каждый наследственный фактор, или ген, в отдельном локусе определенной хромосомы клеточного ядра. Вскоре с помощью факториальной генетики были разработаны первые генетические карты, на которых был упорядочен хромосомный набор организмов, а каждый ген был локализован в определенном месте индивидуальной хромосомы.

Молекулярная генетика возникла после того, как было показано, что генетическая информация переносится при помощи нуклеиновой кислоты и была создана Дж. Уотсоном и Ф. Криком двуспиральная модель ДНК (1953), а затем Ф. Криком сформулирована центральная догма молекулярной биологии: ДНК → РНК → белок (1958). С расшифровкой генетического (аминокислотного) кода и методов создания рекомбинантной ДНК открылась современная эпоха генетической модификации организмов и синтеза генетических элементов разной сложности.

Количественная генетика, которая имеет дело с непрерывно варьирующими признаками и контролирующими их полигенами, разбросанными по всему геному, собрала множество доказательств о системной организации видовых геномов. В 1961 г. Франсуа Жакоб и Жак Моно предложили модель оперона с петлей обратной связи для регуляции функции структурных генов. В ходе развития молекулярной генетики стало ясно, что ген не является полностью независимой функциональной единицей, а скорее представляет собой системный элемент сложной геномной организации, постоянно связанный с меняющейся окружающей средой.

Генетика, как и другие естественные науки, движется вперед с помощью открытий, концепций и моделей. Изменение концептуального видения означает нечто большее, чем простое накопление количества данных и наблюдений. Новая концепция обычно базируется на всех доступных данных, однако она вводит более адекватное и качественно иное видение генетической реальности, ее объектов или процессов, стимулируя, таким образом, новую исследовательскую активность и связанные с этим новые факты и наблюдения.

Концепция ассоциативной генетики с самого начала была основана на целостно-геномном подходе и рассматривала гены не отдельно, а в их системных ассоциациях и функциональных связях. Каждый ген является

дискретным, однако он не изолирован от других в функциональном смысле, а формирует генные сети, ответственные за взаимодействующие метаболические и регуляторные пути. Концепция ассоциативной генетики предложила системное видение ассоциаций генов и видовых геномов, их связей и их интеграции. Каждая генетическая и фенетическая ассоциативная система на различных уровнях биологической организации может быть изучена и описана при помощи соответствующих количественных параметров.

Ассоциативная генетика с момента своего зарождения была системной и интегративной по своей методологии, исследовательской программе и интерпретации полученных результатов. Ассоциативный подход может быть успешно использован для изучения взаимодействия не только генов, но и видовых геномов и их связей. Генетика биосферы и геогеномика ориентированы на изучение организации, ее свойств и ее динамики, которая возникает при взаимодействии генетических элементов с их отношениями, возникающими в иерархической системе — от гена до планетарной геносферы, в их связности, единстве и целостности.

Иерархическая сложность генетической системы биосферы — от индивидуального гена и генных сетей до видовых геномов и их глобальной сети — может быть представлена как генетическая сущность, или реальность, которая, соединяя генетические элементы нижнего уровня организации, взаимодействует как возникшая целостность с окружающей средой. Каждая отдельная генетическая сущность, или объект, играет свою собственную функцию в геносфере. Понятие об открытой и интегративной природе генетических ассоциативных систем помогает лучше понять их функцию, а также процессы перехода таких систем в новые состояния с точки зрения ассоциативного отбора и ассоциативной эволюции.

Естественный ассоциативный отбор реально действует в биоценозах на целостные фенотипы и видовые геномы как организующий и адаптирующий фактор. Ассоциативная эволюция генерирует планетарное биологическое разнообразие и его интеграцию в иерархический порядок глобальной экосистемы, а также коэволюцию биосферы как целого с другими геосферами нашей планеты. В рамках биоэволютики и ее исследовательской программы наряду с традиционным исследованием процессов генерации генетической изменчивости и повышения приспособленности появилась возможность изучать процесс самоорганизации в его системном единстве трех взаимосвязанных процессов.

Сложность изучения геносферы привела к объединению генетики и геономики, экологии и биоэволютики, систематики и биогеографии, биогеохимии и биогеофизики в трансдисциплинарную исследовательскую программу биосферной генетики. Научная революция в области генетики вызвала трансформацию исследовательской практики всех биологических дисциплин и обогатила их новыми возможностями (включая область промышленного применения), выдвинув биологию на лидирующие позиции среди естественных наук.

Генетика биосферы и геогеномика представляют собой новые ветви современных знаний с огромным научным потенциалом и практическими перспективами. Быстро прогрессирующее развитие геономики и протеомики,

использование международных баз данных и моделирования, новых технологий извлечения геномно-молекулярных данных и компьютерных алгоритмов их анализа радикально изменили сам исследовательский процесс и создали условия для масштабного сотрудничества ученых разных специальностей. Исследовательская стратегия возникающей генетики биосферы не может полагаться только на традиционный процесс биологических наблюдений и измерений, рассчитывая, что в результате новые знания появятся сами. Эта стратегия должна ориентироваться, скорее, на согласованную трансдисциплинарную исследовательскую программу с общими целями, системной методологией и набором проверяемых гипотез.

Изучение организации геносферы позволит лучше понять эволюционные переходы нашей планетарной системы и факторы ее устойчивости. Эволюция геносферы как планетарной генетической системы включает процесс транзиций в иерархии организации видовых геномов и их взаимосвязей на основе дупликаций и мутаций генов и геномов, их переноса и кооптации, сдвигов и ограничений их организации, сетевое взаимодействие видовых геномов и их совместную коэволюцию с изменяющейся средой существования. Геносфера двигалась в потоке времени как планетарная иерархическая генетическая система, которая, теряя менее приспособленные виды, генерировала новые геномы и их ассоциации, способствовала их распространению на поверхности Земли и вовлечению в пути глобального метаболизма или же снова теряла возникшие структуры в результате ограничений их генетической организации, а также существенных изменений биотической и абиотической среды.

На протяжении 3,5 млрд лет биосфера была активной геологической силой, формировавшей поверхностную оболочку нашей планеты, ее атмосферу, литосферу и гидросферу. Глобальная сеть видовых геномов играет ныне роль генетического регулятора планетарных биогеохимических циклов с их сложной системой прямых и обратных связей. Становится очевидным, что устойчивое состояние планетарной системы является необходимой предпосылкой дальнейшего развития нашей цивилизации. Любые меры для предупреждения значительных сдвигов планетарного равновесия будут стоить в десятки раз дешевле, чем последующая ликвидация негативных экологических последствий таких сдвигов.

Человечество является самой молодой частью биосферы, и тысячи нитей связывают геном человека с геномами прокариот и эукариот, обитающих в биосфере. Эффективный контроль инфекционных болезней человека, животных и растений возможен только на основе глубокого понимания генетических механизмов, формирующих естественные ассоциации видовых геномов.

Моральная ответственность перед будущими поколениями обязывает нас рационально использовать возобновляемые биологические ресурсы и сохранять биосферу с ее биологическим и генетическим разнообразием, как и всю планетарную систему поддержания жизни, для быстро растущей популяции человека. Экологическая несущая способность нашей планеты, являясь ограниченной, находится под контролем планетарной генетической системы. Любые социальные программы и меры по охране биосферы

должны принимать во внимание глобальную сеть ассоциации видовых геномов, фокусируя внимание не только на видовом, но и на экосистемном, а следовательно, ценогеномном и экогеномном подходах.

С выходом в Космос и его освоением возникла проблема проектирования, создания и поддержания внеземных биосфер не только на космических станциях, но и, в недалеком будущем, на ближайших к нам планетах. Долговременная устойчивость и надежная функциональность больших искусственных биосфер, очевидно, будет зависеть от стабильности создаваемых геносфер и их системных интегральных свойств, включая их ценогеномную организацию, единство и целостность.

Глава 1

СИСТЕМА ПЛАНЕТЫ ЗЕМЛЯ

Планетарная система

Земля находится на орбите третьей планеты от Солнца после Меркурия и Венеры и является пятой по величине после Юпитера, Сатурна, Урана и Нептуна. Земля — единственная планета, на которой вода представлена в трех физических состояниях, включая жидкое. Соседняя планета, Венера, содержит только горячие пары воды в своей атмосфере, а Марс — низкую концентрацию паров воды в атмосфере и воду в твердой фазе на обоих полюсах. Солнечная система сформировалась около 4,6 млрд лет тому назад, и с этого времени Земля как часть Солнечной системы находилась в процессе постоянных изменений под влиянием внутренних и внешних сил.

Земля как небесное тело имеет свои физические параметры и орбиту движения вокруг Солнца, которое снабжает нашу планету потоком энергии, главным образом в ультрафиолетовой, видимой, и инфракрасной частях спектра (табл. 1.1). Измерение констант солнечного потока с помощью спутников в верхних слоях земной атмосферы показывает, что Солнце непрерывно посылает на поверхность планеты около $1,37 \text{ кВ/м}^2$ энергии. Уникальное сочетание потока солнечной энергии и воды предоставило удивительную возможность для зарождения жизни на нашей планете около 3,5 млрд лет назад и ее последующей эволюции в направлении высокоорганизованной биосферы, в том числе и человеческой цивилизации.

Таблица 1.1. Физические параметры планеты Земля

Параметр	Метрические единицы	Параметр	Метрические единицы
Орбита	149 600 000 км	Период обращения вокруг Солнца	365 дней
Диаметр	12 756 км	Период вращения вокруг оси	24 ч
Масса	$5,976 \cdot 10^{24}$ кг	Объем	$1\,083,1578 \cdot 10^9 \text{ км}^3$
Площадь	$510,0501 \cdot 10^6 \text{ км}^2$	Глубина внутреннего ядра	6 378 км

Солнце является центром Солнечной системы, которая включает 9 планет, притягиваемых этой большой звездой и вращающихся вокруг нее, их естественные спутники, а также многочисленные астероиды, представляющие собой твердые тела разного размера, кометы, или космические куски льда и пыли, и многочисленные метеориты, пролетающие сквозь Солнечную систему. На Солнце приходится 99,8% массы всей Солнечной системы, и оно состоит из 76% водорода, 22% гелия и 2% других элементов. Солнечная энергия генерируется за счет реакции термоядерного синтеза, протекающей в его ядре.

Земля представляет собой открытую планетарную систему, поглощающую энергию и обменивающуюся энергией и веществом с космическим пространством. Поверхность нашей Голубой планеты включает атмосферу, гидросферу и литосферу, гранича с одной стороны с космическим пространством, а с другой — с расплавленным внутренним ядром. Зона жизни находится на внешней поверхности планеты, формируя геосферу, которая постоянно взаимодействует и связывает между собой ее газовый, водный и твердый компоненты. Биосфера как планетарная живая система сложилась в результате длительного развития и эволюционной трансформации, и в наше время она является участником глобального круговорота вещества в рамках планетарных биогеохимических циклов и главным фактором динамического равновесного состояния атмосферы, гидросферы и верхнего слоя литосферы (Вернадский, 1926). Именно поэтому нашу уникальную и динамичную планетарную систему часто называют живой планетой. Астробиологи начали интенсивный мониторинг Вселенной с целью поиска планет с похожими параметрами, на которых жизнь также может существовать (Grinspoon, 2003).

Биосфера включает свои механизмы для сохранения, обработки и реализации накопленной во времени и пространстве наследственной информации. Она создает больший порядок из меньшего с помощью своей генетической программы. Эта способность отличает биосферу как живую систему от геосферы как планетарной поверхностной абиотической системы и остальной Вселенной, в которой наблюдается тенденция генерации беспорядка и роста энтропии в соответствии со вторым законом термодинамики. Первый закон термодинамики утверждает, что энергия не может быть уничтожена и создана вновь, а остается постоянной в рамках всей Вселенной. Поэтому способность биосферы поглощать и трансформировать солнечную энергию в органическое вещество делает Землю растущей планетой ввиду постоянного накопления ее энергии и вещества.

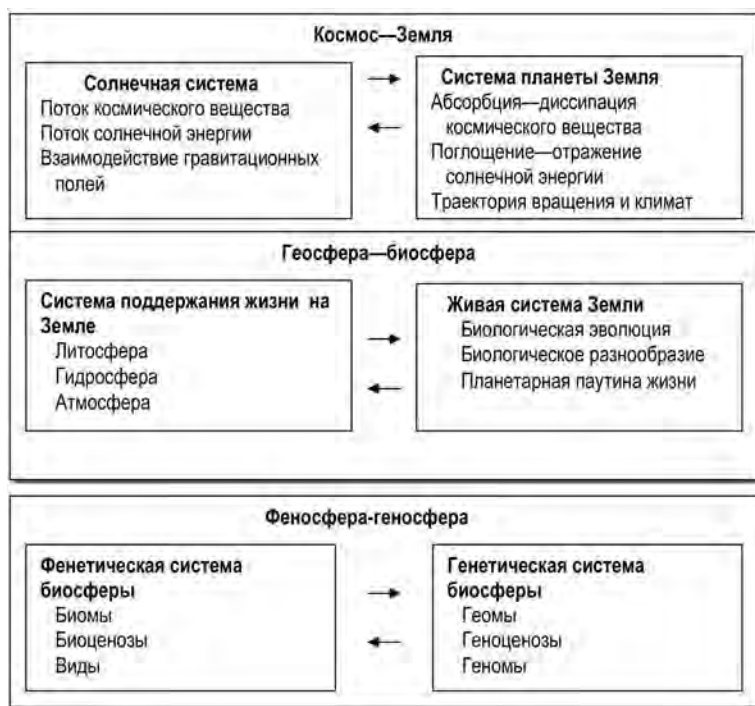
Биосфера как глобальная живая система сопряжена со всей поверхностью планеты, ее геосферой, или глобальной системой поддержания жизни, формируя вместе динамичный планетарный покров, обращенный к Космосу. Солнечный свет представляет собой главный источник энергии для организации живой системы на поверхности планеты, ее репродукции, экспансии и проникновения в еще не занятые жизнью зоны. Фотохимические реакции, протекающие при участии молекул хлорофилла, связывают всю биосферу с космическим пространством и его энергетическими потоками. Молекулы хлорофилла поглощают солнечный свет и передают его энергию электронам, поднимая их на более высокий энергетический уровень и, таким образом, содействуя синтезу органических молекул, насыщенных энергией, необходимой для метаболических путей.

Земля и ее атмосфера отражают и возвращают в космическое пространство примерно 30% солнечной энергии. Остальная часть энергии поглощается поверхностью планеты, ее океанами и континентами и используется для поддержания планетарной температуры в пределах установившегося интервала, поддержания атмосферных потоков и океанских течений, испарения воды и формирования облаков. Облачный покров защищает земные

и водные поверхности от потери тепла. Растительность планеты поглощает и использует всего около 1% солнечной энергии.

Поверхность планеты поглощает также из космического пространства поток вещества, включая метеоритную бомбардировку, оставляющую кратерные шрамы на поверхности. Кратер в Аризоне, например, хорошо сохранился, а последствия падения Тунгусского метеорита на большие лесные экосистемы Сибири до сих пор полностью не оценены. Большинство относительно небольших небесных тел сгорает в нижних слоях земной атмосферы. Из верхних же слоев атмосферы планетарное вещество рассеивается в космическом пространстве.

Орбиты вращения планет напрямую зависят от их массы и расстояния от Солнца, а параметры их движения формируют климат планет. Поэтому расположенная ближе к Солнцу Венера является и более горячей, а удаленный от него Марс — более холодным по сравнению с Землей.



Рамка 1.1. Иерархия взаимодействий и обратных связей планетарной системы Земля как части Солнечной системы

Земля имеет относительно небольшое магнитное поле, которое генерируется термодинамическими процессами и электрическими потоками в ее ядре. В результате взаимодействия магнитных полей с процессами в верхней атмосфере и солнечными ветрами возникают полярные сияния и Ван Алленские радиационные пояса ионизированного газа и плазмы. Нерегулярность таких взаимодействий обуславливает перемещение планетарных геомагнитных полюсов. В настоящее время северный магнитный полюс находится на севере Канады.

В результате тектонических процессов и эрозии в течение последних 500 млн лет сформировался современный рисунок поверхности Земли. Скалы в возрасте около 4 млрд лет, а также окаменелости первого критического периода развития жизни, уникальный путь которой на нашей планете начался около 3,5 млрд лет назад, — большая редкость.

Первичная зона жизни в старой геосфере была поворотным пунктом в развитии планетарной системы. После этого начался период взаимодействий геосферы с биосферой, обусловивший возникновение системы обратных связей, который изменил поверхность и облик планеты в процессе ассоциативной эволюции биосферы с атмосферой, гидросферой и литосферой.

Взаимная коэволюция видовых геномов обеспечила устойчивость биосферы как планетарной экосистемы с ее комплементарными биотическим и абиотическим компонентами. Планетарная экосистема включает множество локальных экосистем, или биогеоценозов, с их экотонами, где локальные составные элементы биосферы взаимодействуют друг с другом, формируя планетарную паутину жизни с ее множеством сетей постоянно взаимодействующих видовых популяций (рамка 1.1).

Коэволюция планетарной живой паутины с абиотической системой поддержания жизни базируется на различных механизмах эволюции. Все абиотические компоненты планетарной системы Земля переходят из одного устойчивого состояния в другое путем системной трансформации в соответствии с законами сохранения энергии и вещества, сопровождаемой взаимодействием внутренних и внешних динамических сил, вызывающих такие изменения. В абиотической системе Земли отсутствует какой-либо специальный механизм для запоминания всех прошлых состояний эволюционирующего планетарного объекта.

Совершенно иная ситуация наблюдается при эволюционном процессе биотических систем, которые включают две относительно автономные подсистемы, одна из которых представляет наследственную программу для развития зиготы, а вторая — фенотипическую реализацию этой наследственной программы во взаимодействии с конкретной биотической и абиотической средой. Любые эволюционные изменения могут сохраниться в живой системе только в том случае, если они зафиксированы в генетической подсистеме посредством механизма обратной связи фенотип—генотип. Естественный отбор сохраняет только те фенотипические адаптивные изменения, которые соответствующим образом зафиксированы в биотической генетической системе и ее наследственной памяти. Поэтому эволюция живых систем представляет собой процесс, разворачивающийся в двух измерениях: с одной стороны, это фенотипическая адаптация к изменяющейся среде существования, с другой — это тесно сопряженная с ней генетическая адаптация.

Эволюционный процесс планетарной живой системы привел к возникновению имеющегося биологического разнообразия с его иерархически организованными фенетическим и генетическим компонентами. Планетарная биосфера включает генетическую систему глобальных размеров, или геносферу, и ее фенотипическую реализацию, или феносферу, адаптированную и связанную с оболочкой планеты Земля (Савченко, 1991; Sauchanka, 1997).

Биосфера планеты и ее генетическая система отвечают за глобальные фотосинтез, дыхание, биопродуктивность, а также за функционирование глобальных биогеохимических циклов и климатических зон. Более 2 млн видовых геномов взаимодействуют внутри глобальной живой паутины, регулируя отношения между биосферой и геосферой, и эта сеть постоянно взаимодействующих геномов ответственна за устойчивость всей планетарной системы Земли.

Многочисленные видовые геномы функционально ассоциированы в пищевые цепи и пирамиды биопродуктивности, контролируя глобальный круговорот вещества и энергии и коэволюционируя в рамках локальных биоценозов и планетарных биомов. Биосфера организована в динамический иерархический континуум биогеоценозов, больших экорегионов и планетарных биомов. Планетарная генетическая система, или геносфера, включает все сохранившиеся видовые геномы, организованные в локальные ценогеномные ассоциации, или геноценозы, входя в состав более обширных геномных ассоциаций на уровне экорегионов и планетарных биомов и формируя их изменчивые генетические системы, или геомы.

Сложность генетических систем и их размер увеличиваются в направлении от гена к видовому геному и от геноценоза к планетарной геносфере. На каждом уровне биотической иерархии процессы производства и механизмы поддержания генетического разнообразия являются результатом эволюции и ее необходимым изменчивым компонентом.

Атмосфера и климат

Атмосфера как воздушная оболочка нашей планеты эволюционировала к своему современному состоянию в течение долгого периода взаимодействия с гидросферой, литосферой и биосферой. Атмосфера занимает пространство толщиной около 800 км вокруг Земли, а ее масса составляет около $5,137 \cdot 10^{18}$ кг. Масса 1 л атмосферного воздуха при 0°C на 45° широты составляет 1,9 г.

Нижний слой атмосферы до 12 км высотой называется тропосферой, за ней следуют стратосфера высотой до 50 км, мезосфера высотой до 90 км, термосфера высотой до 800 км и экзосфера как часть космического пространства. Плотность атмосферы и ее температура уменьшаются с высотой, причем 9/10 ее массы сосредоточено в первом слое высотой 16 км. В тропосфере температура падает примерно на 6°C в расчете на 1 км, в нижней стратосфере она почти не изменяется до высоты 20 км, а затем устойчиво растет, быстро поднимаясь до уровня 0°C на высоте 34–36 км. В пределах мезосферы температура падает до -0°C и даже до -130°C , а в пределах термосферы быстро возрастает благодаря поглощению корпускулярных и рентгеновских излучений Солнца.

Высота и толщина слоев атмосферы, так же как и воздушные границы между ними, варьируют во времени и пространстве. Физические свойства воздуха меняются с высотой, образуя озоносферу (слой от 10 до 50 км, где концентрируется атмосферный озон), ионосферу (слой выше 70 км, содержащий ионизированный воздух) и экзосферу (на высоте примерно 800 км),

из которой происходит диссипация атмосферных газов в космическое пространство.

Ионосфера представлена слабоионизированной плазмой или электронным газом, находящимся в горячей термосфере. Между термосферой и нижней атмосферой существует взаимообмен кинетической энергией и энергией, переносимой радиацией, ветром и волнами (Rishbeth, 2002).

Климат Земли зависит от облачности, вызываемой изменением интенсивности галактических лучей в атмосфере. Наблюдается положительная корреляция между изменением интенсивности космических лучей и средним облачным покровом Земли на протяжении полного солнечного цикла. Предложен физический механизм того, каким образом космические лучи могут воздействовать на формирование облаков над поверхностью Земли и как относительно небольшие изменения солнечной активности могут вызывать значительные изменения земного климата (Carlsaw et al., 2002).

Атмосфера нашей планеты, первоначально состоявшая главным образом из водорода (H_2) и гелия (He), а позднее еще и из метана (CH_4) с аммонием (NH_3), была замещена в процессе охлаждения Земли, сопровождаемого ее вулканической активностью. Она стала воздушной оболочкой, насыщенной парами воды и газовой смесью диоксида углерода, монооксида углерода, диоксида серы, хлора, азота, аргона, водорода, но без кислорода. Небольшие количества кислорода могли сформироваться в верхних слоях атмосферы при фотохимическом разложении паров воды и диоксида углерода, однако эти молекулы вновь быстро вовлекались в многочисленные процессы окисления (табл. 1.2).

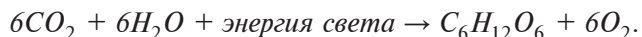
Таблица 1.2. Газовый состав нижнего слоя атмосферы, об.%

Газ	Молекула	Время нахождения в атмосфере	Объемный процент
Азот	N_2	$3 \cdot 10^6$ лет	78,08
Кислород	O_2	10 лет	20,95
Аргон	Ar	Инертный газ	0,93
Диоксид углерода	CO_2	15 лет	0,03
Другие газы	Ne, He, H_2, CH_4, O_3	2—10 лет	0,01
Пары воды	H_2O	10 дней	0—4

Первые протобионты появились более чем 3,5 млрд лет назад и были подобны археобактериям и эубактериям с их прокариотическими геномами, а их жизненный цикл первоначально базировался на анаэробном метаболизме и получении энергии путем ферментации глюкозы при отсутствии кислорода. Метаболические пути гликолиза, сохранившиеся позднее у гетеротрофных и аутотрофных организмов, могли начаться как с глюкозы, так и с других доступных органических молекул, таких как сахара, жиры или различные аминокислоты.

Поворотным пунктом в эволюции атмосферы было появление и распространение примерно около 3 млрд лет назад реакции фотосинтеза первоначально запрограммированных аутотрофным геномом цианобактерий. Последние использовали солнечный свет как источник энергии для своего метаболизма, в то время как большинство бактерий первичной биосферы

извлекали энергию из доступных земных химических соединений путем хемосинтеза. Кроме солнечного света для реакции фотосинтеза требуется присутствие воды и диоксида углерода:



Конечный продукт этой реакции — насыщенная энергией органическая молекула глюкозы и 6 молекул кислорода, выделяемых в атмосферу.

Геном фотосинтетической цианобактерии позднее был интегрирован в комплексный геном эукариот, который распространился в биосфере, изменив состав земной атмосферы. Фототрофные организмы начали использовать диоксид углерода и азот для синтеза своих собственных метаболитов, установив, таким образом, непрекращающееся взаимодействие и взаимный обмен между атмосферой и биосферой.

Содержание диоксида углерода в атмосфере относительно быстро снизилось с $1 \cdot 10^{-1}$ начального объема атмосферы до $3 \cdot 10^{-4}$ его последующей концентрации, которая, несмотря на постепенное охлаждение планеты и снижение уровня вулканической активности на протяжении первых миллиардов лет после формирования планеты, сохранялась примерно на этом же уровне после того, как начала формироваться биосфера.

Переход от атмосферы без кислорода к атмосфере, насыщенной кислородом, начавшийся примерно 2,5 млрд лет назад, был медленным и постепенным. Свободный кислород, выделяемый водной биотой в процессе фотосинтеза, сразу же вовлекался в процессы окисления разнообразных химических элементов, представленных в древнем океане, таких, например, как металлы (особенно атомы железа), формируя донные полиметаллические отложения. Этот процесс выделения свободного кислорода и окисления поверхностных земных соединений был сопряжен с другим параллельным процессом: накопление соединений серы в водной среде сопровождалось ростом и распространением в экосистемах организмов, способных редуцировать серусодержащие соединения, таких, например, как пурпурная серобактерия *Chromatium*. Эта бактерия использует исключительно CO_2 , получая свободные электроны из неорганического материала (например, из H_2S) и обитая только в среде, где кислород отсутствует.

Позднее, с развитием водной и особенно земной биосферы, быстрое образование свободного кислорода сопровождалось выделением его в атмосферу. Около 700 млн лет назад концентрация кислорода в атмосфере достигла примерно его современного уровня. Рост содержания кислорода привел к синтезу озона в верхней тропосфере и стратосфере под воздействием солнечной ультрафиолетовой радиации и формированию планетарного озонового слоя, который защищает живые организмы от вредного влияния солнечных ультрафиолетовых лучей и их мутагенных эффектов.

Присутствие кислорода в атмосфере, который является ядовитым для анаэробных организмов, экстрагирующей энергию в процессе ферментации, открыло новые возможности для эволюционного развития иных окислительных энергетических путей для переноса и утилизации организмами и сообществами биосферы значительных количеств дополнительной химической энергии.

Процесс фотосинтеза, сопряженный с дыханием, предоставил разнообразию живых организмов более значительный энергетический потенциал для экспансии биосферы посредством включения растительных видовых геномов в большие водные и наземные экосистемы, генетически поддерживая, таким образом, круговорот ключевых химических элементов внутри целостной планетарной системы.

Присутствие кислорода в атмосфере является прямым результатом эволюции биосферы, а устойчивый баланс диоксида углерода и кислорода в атмосфере запрограммирован генетической системой биосферы с ее иерархической организацией и разнообразием прямых и обратных связей.

Гидросфера и океан

Гидросфера представляет собой водный компонент геосферы, который отделен, но в то же время тесно связан с ее твердой литосферой и газообразной атмосферой, формируя глобальный цикл воды. Гидросфера включает сообщающиеся воды океанов, морей, рек, озер, болот, почв, ледников, ледяного и снежного покровов, атмосферы и биоты, которые вместе занимают около 75% поверхности планеты.

Водное тело Земли формировалось постепенно, из медленно дегазированной мантии Земного шара, и процесс увеличения объема воды на 1 км^3 каждый год все еще продолжается. Объем гидросферы сразу после формирования тела планеты (около 4 млрд лет назад) составлял всего лишь $20 \cdot 10^6 \text{ км}^3$, что в $7 \cdot 10^3$ раз меньше, чем в настоящее время. Вода присутствует в гидросфере в трех различных фазовых состояниях — жидком, твердом и газообразном.

Вода обладает несколькими важными свойствами: мобильностью в рамках планетарной системы, высокой термической емкостью и хорошей растворяющей способностью. В жидком, газообразном и даже в твердом состояниях она может быстро перемещаться внутри гидросферы, причем состояние и объем ее составных компонентов постоянно изменяются, оказывая физическое воздействие на атмосферу, выветривание литосферы, а также на разрушение горных скальных пород. Огромная теплоемкость океанов ответственна за многие глобальные климатические события и формирование планетарных климатических зон. Почти все разнообразие химических элементов представлено в природных водах. Ионы бикарбонатов, сульфатов и хлоридов доминируют среди анионов, а катионы кальция, натрия, магния и калия наиболее многочисленны в планетарных водах.

Гидросфера тесно связана с планетарной биотой, и обе не могут существовать друг без друга. В ранней биосфере при биологической фиксации углерода в процессе фотосинтеза образовывался свободный кислород. В результате взаимодействия оксидов железа из базальтовых скал с углекислым газом и водой в атмосферу выделялись молекулы водорода. Там они соединялись с кислородом, образуя молекулы воды, что препятствовало диссипации планетарного водорода в ближнее космическое пространство.

В большинстве живых организмов содержится от 70 до 80% воды. Почти все биологические метаболические пути полностью зависят от этого хими-

ческого соединения благодаря его исключительно важной роли в процессах обмена веществом и энергией. Для многочисленных водных организмов вода является естественной средой их жизненного цикла. Планетарная биота содержит примерно $(8-12) \cdot 10^3 \text{ км}^3$ воды.

Мировой океан представляет собой водное тело планеты, содержащее 97,2% объема гидросферы (табл. 1.3). В ходе эволюции геосферы размер и объем океанических бассейнов, а также пространственная форма их важнейших течений существенно изменялись в связи с дрейфом континентов и изменением их конфигурации. Глобальные изменения сопровождались значительными изменениями химического состава атмосферы и планетарного климата, повышением и снижением уровня морей и планетарного объема льда, что приводило к крупным сдвигам ареалов планетарных биомов и всей биоты.

Таблица 1.3. Параметры гидросферы Земли

Глобальный параметр		Водный бюджет, км ³ в год	
Масса океанов и морей	$1,41 \cdot 10^{21} \text{ кг}$	Речной сток	$44,23 \cdot 10^3$
Площадь Мирового океана	$361,1 \cdot 10^6 \text{ км}^2$	Осадки	$525,1 \cdot 10^3$
Глобальный объем воды	$1\,458,4 \cdot 10^6 \text{ км}^3$	Испарение	$525,1 \cdot 10^3$

Движения воды в поверхностных слоях Мирового океана зависят от силы ветра, а в глубоких слоях — от плотности водных масс. Антициклонная циркуляция воды наблюдается в субтропической части океана, тогда как циклонные циркуляции чаще отмечаются в высоких широтах. Приливы океана зависят от планетарных взаимодействий с Луной и Солнцем, а их высота меняется примерно от 1 м в открытом океане до 18 м в некоторых прибрежных зонах Северной Америки.

Сезонные колебания температуры воды наблюдаются на глубине до 100—150 м, а средняя температура поверхности океана составляет около 17 °С, увеличиваясь до 28 °С на экваторе и снижаясь до –2 °С в Арктике. Среднее содержание солей составляет 35‰, или 35 г растворенных солей на 1 кг океанической воды, возрастая до 44‰ в тропических широтах.

Все составные части гидросферы, включая воды океанов, поверхностные и подземные воды, ледники и воду живых организмов, тесно связаны между собой, формируя гидрологический цикл Земли. Этот цикл включает изменение фазовых состояний воды, а также ее вертикальный и горизонтальный транспорт с использованием солнечной энергии и силы гравитации, и планетарный водный обмен между атмосферой, континентами с их наземными экосистемами и Мировым океаном с его водными экосистемами.

Солнечная энергия усиливает испарение, тогда как гравитация обеспечивает выпадение дождей и снега, а также движение водных масс по земной поверхности и под землей в направлении океана. Капиллярный эффект обеспечивает подъем воды в почвах и просачивание ее сквозь поры донных отложений.

Гидрологический цикл активно участвует в переносе вещества и энергии внутри планетарной системы, формируя глобальный водный бюджет. В определенных частях цикла имеет место физическая деминерализация

естественных вод. Глобальный ежегодный водный бюджет характеризуется количеством планетарного круговорота водных масс.

Поверхность Земного шара составляет $510 \cdot 10^6 \text{ км}^2$, включая $361,1 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ поверхности океанов и $148,9 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ земной поверхности. Общий объем ежегодных осадков над океаном примерно в 4 раза выше, чем над наземной частью, в то же время испарения с океана в 6 раз выше, чем с наземной поверхности. Минерализация естественных вод зависит от темпа круговорота воды и увеличивается со снижением активности водного обмена.

В результате выпадения атмосферных осадков, таяния ледников и выхода подземных потоков образуются поверхностные воды планеты, большая часть которых воды озер и рек с их водными экосистемами. Озеро Байкал, например, представляя собой наибольший резервуар планеты (23 тыс. км³ пресной воды), обладает уникальной экосистемой, обеспечивающей естественную чистоту воды.

Глобальная речная сеть является важной частью гидросферы, ответственной за ежегодный сток примерно $44,23 \cdot 10^3 \text{ км}^3$ в год. Объем этого стока примерно на 71% формируется за счет атмосферных осадков и на 29% — за счет подземных источников с вариацией этих соотношений в зависимости от региональных гидрологических и климатических условий. Гидрологическая активность поверхностных вод проявляется в эрозии литосферы, формируя ее геоморфологическую структуру и геохимический состав и перенося в моря и океаны около 22 млрд т твердых отложений и 3 млрд т растворенных химических соединений.

В состав подземных вод входят почвенная и подпочвенная влага в слое земли толщиной 2 м, глубинные скрытые воды и связанные в горных породах, а также ювенильные воды. Верхняя часть подземных вод формируется за счет инфильтрации осадков и поверхностных вод с добавлением воды как с наземных, так и с более глубоких источников. Вода в верхнем слое земли может двигаться вниз и вверх по капиллярам почвы, а в горизонтальном направлении — главным образом в соответствии с силой гравитации. Иногда подземные воды достигают поверхности и испаряются, однако чаще всего они дренируют в реки или пополняют более глубокие водные тела.

Артезианские воды формируются между водопроницаемыми песками и слабопроницаемыми слоями глины. Эти воды находятся обычно под давлением, и их движение подчиняется правилу сообщающихся сосудов. Под дном океана также имеются подземные воды. Лишь незначительная их часть проникает в глубокие слои литосферы в виде ювенильных вод. Жидкая вода может находиться в литосфере на глубине до 12—14 км, поскольку температура растет с глубиной. При любом давлении вода может сохраняться в жидком состоянии: пресная — при критическом уровне нагревания до 365 °С, а соленая — при нагревании до 425 °С.

Концентрация анионов и катионов в подземных водах сильно колеблется, и их содержание обычно ниже во влажных зонах, чем в аридных, причем во влажных зонах насыщенность бикарбонатами выше, а в аридных доминируют сульфаты и хлориды. Минерализация воды возрастает с глубиной, превращая такие воды в ценный бальнеологический ресурс (Glazovsky, 2001).

Вода в твердом состоянии в виде льда и снега также является частью глобальной гидросферы. Общий объем планетарного ледового щита составляет $30 \cdot 10^3 \text{ км}^3$. Средняя толщина ледового щита составляет около 1 700 м, достигая 4 000 м в Антарктике, где сконцентрировано до 90% льда. Ледники играют особую роль в глобальном водном бюджете, и их ценность будет возрастать с ростом нехватки пресной воды. Парниковый эффект и угрожающая тенденция разогревания поверхности планеты несет угрозу таяния ледового щита на двух полярных полюсах, в Гренландии и в горных районах, что способно поднять уровень Мирового океана. В населенных пунктах прибрежных зон сосредоточена большая часть населения, поэтому подъем уровня морей может иметь катастрофические экологические последствия для человеческой цивилизации.

Литосфера и почва

Литосфера представляет собой верхний слой твердой оболочки нашей планеты, включая земную кору и верхнюю часть мантии, состоящей из скальных пород. Она была сформирована на ранних этапах планетарной эволюции примерно 4—4,5 млрд лет назад (Cilek, Smith, 2001). Земная кора включает континентальную кору толщиной около 35—45 км под равниной и 70 км под горными областями и океаническую кору толщиной 5—10 км (табл. 1.4).

Континентальная кора включает верхний слой (осадочные горные породы), средний (гранитный) и нижний (базальтовый). Океаническая кора имеет очень тонкий осадочный слой, а гранитный слой вовсе отсутствует. С глубиной температура литосферы возрастает на 1°C , причем в различных геологических условиях увеличение температуры происходит через каждые 5—150 м. Земная кора насыщена подземными водами и газами, состав которых постоянно меняется.

Земная кора вовлекается в тектоническую деятельность, что обуславливает ее подвижность как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении. Тектонические сдвиги отдельных больших платформ литосферы начинаются с изменения архитектуры земной поверхности и вертикальной структуры скальных пород, а заканчиваются дрейфом континентов (Glazovsky, 2001).

Таблица 1.4. Параметры литосферы Земли

Состав литосферы	Масса, кг	Химический состав земной коры	%
Почвы	$2 \cdot 10^{17}$	Железо	34,6
Осадочные породы	$2 \cdot 10^{21}$	Кислород	29,5
Океаническая кора	$2 \cdot 10^{21}$	Кремний	215,2
Континентальная кора	$2 \cdot 10^{22}$	Магний	12,7
Кора литосферы	$2,51 \cdot 10^{22}$	Никель	2,4
Мантия	$4,068 \cdot 10^{24}$	Сера	1,9

Тектонические деформации и движения связаны с процессами в аморфном и частично расплавленном слое верхней мантии, содержащей вещества с более низкой плотностью, чем сама литосфера, и более низкой вязкостью, чем прилегающие слои мантии. Средняя скорость тектонических сдвигов литосферы в настоящее время составляет около 0,05 мм в год, достигая 1,0—1,5 мм в год в тектонически активных зонах. С тектоническими сдвигами связаны подъемы и опускания земной поверхности, такие, например, как погружения океанической литосферы под давлением континентальной.

Литосфера Земного шара включает 8 больших блоков, или платформ, и несколько мелких. Скорость движения литосферных платформ относительно друг друга достигает от 1 до 17 см в год. Основным источником энергии для сдвигов литосферы является внутренняя энергия, генерируемая в глубинных слоях планеты. Волны этой энергии достигают поверхности Земли в виде землетрясений вдоль зон, где платформы литосферы взаимодействуют друг с другом, вызывая перемещения поверхностных слоев, которые могут достигать 10 и даже 20 м.

В результате взаимодействия тектонических платформ они могут разъединяться за счет попадания лавы в пограничную зону или, наоборот, двигаться навстречу друг другу, вызывая столкновение и перемещение материала платформ в зону мантии.

Точное совпадение прибрежной линии Южной Америки и западного побережья Африки, а также восточного побережья Северной Америки и северо-западного побережья Евразии наряду с другими геологическими доказательствами показывают, что в прошлом континенты были либо соединены, либо очень близки, формируя Пангею. Дрейф континентов изменил ареалы видов и эволюцию биосферы.

Движение больших масс Земли на новые географические позиции и в другие климатические зоны направило эволюцию видов животных и растений в сторону приспособления к вновь возникшим условиям среды. Фрагментация единой земной биосферы на разделенные и изолированные континентальные части происходило в юрский период (145—160 млн лет назад), когда началась эволюция млекопитающих и возникли яйцекладущие и сумчатые виды животных. Этот процесс был продолжен в меловой период (85—100 млн лет назад) при более поздней эволюции млекопитающих и возникновении первых примитивных плацентарных видов животных. Разъединение платформ Антарктики и Австралии сопровождалось изоляцией примитивных видов животных в этой части биосферы.

В течение миоценового периода (примерно 20 млн лет назад) завершилось отделение Австралии от Антарктики, Южной Америки от Африки и Северной Америки от Евразии. Этот континентальный дрейф сопровождался исчезновением млекопитающих в Антарктике, изоляцией примитивных яйцекладущих видов животных подобных утконосу (*Ornithorhynchus*), сумчатых видов, животных, подобных кенгуру (*Macropus*), в Австралии, исчезновением яйцекладущих и изоляцией сумчатых и примитивных плацентарных видов в Южной Америке. В этот период плацентарные виды животных появились и распространились в Евразии, Африке и Северной Америке. В плиоценовый период (5 млн лет назад) более совершенные плацентарные виды мигрировали из Северной в Южную Америку (Strickberger, 2000).

Дрейф континентов и разъединение масс Земли вызвал разрыв ранее ассоциированных групп организмов и изменил вектор естественного отбора и его давление внутри разделенных биологических популяций. Изоляция континентов водными преградами остановила свободный поток генов между географическими субпопуляциями видов биосферы. Она направила коэволюционный процесс между видовыми геномами, а также между видовыми геномами и средой их обитания в рамки возникших географических зон. Таким образом, тектонические сдвиги платформ и вызванные этим изменения структуры литосферы повлияли на эволюцию биосферы.

Верхний слой литосферы превратился в почву в процессе долгосрочных взаимодействий с атмосферой, гидросферой, а также с многочисленными живыми организмами. Этот естественный тонкий слой поверхности Земли, обладающий плодородием, получил название педосферы. Формирование почв зависит от материнской породы, определяющей их минералогический и химический состав, а также тепловые и водные свойства. Вторым важным фактором является взаимодействие с биологическими сообществами, включая виды растений и животных, ассоциированные с популяциями различных видов микроорганизмов. Высшие растения снабжают почву своими органическими остатками, которые позднее превращаются микроорганизмами в гумус.

Вертикальная структура почв включает верхний гумусовый горизонт толщиной от нескольких сантиметров до 1—2 м и более, за которым следуют иллювиальный горизонт, накапливающий вещества, вымытые с верхнего горизонта, и располагающийся на горной породе, измененной в процессе формирования почв, и, наконец, интактный горизонт горной породы, не вовлекавшийся в процесс образования почв.

Минеральный компонент почв похож на состав материнской горной породы. Поры и капилляры заполнены водой и воздухом, содержащими больше азота и углекислого газа по сравнению с атмосферным воздухом. Содержание влаги в почвах варьирует от 1 до 25% и даже более в случае полного насыщения. Содержание растворимых веществ в почвенном растворе колеблется в пределах 0,3—7 г/л, достигая 400 г/л у засоленных почв.

Почвы представляют собой сложную систему, включающую твердый, жидкий, газовый и биотический компоненты. Живой компонент почв — это корни растений, а также популяции взаимодействующих видов животных, грибов и микроорганизмов. Верхний гумусовый горизонт может содержать 2,5 млн микроорганизмов на 1 г почвы, производя 10 т биомассы на 1 га.

Почвы активно участвуют в глобальном круговороте вещества и энергии, включая геохимические циклы кислорода, оксида углерода и азота. Поверхность нашей планеты насчитывает от 1,5 до 2 тыс. типов почв, отражая существующее разнообразие естественных биотопов и соответствующих им биотических сообществ.

Биосфера в системе Земля

Предположение о том, что Земля напоминает живой организм, первоначально было высказано геологом Джеймсом Хуттоном (James Hutton) в 1785 г., а позднее подтверждено Ж. Б. Ламарком, изучавшим изменения земной поверхности, вызванные жизнедеятельностью живых организмов (Lamarck, 1802).

Понятие биосферы было предложено геологом Эдвардом Зуссом (Edward Suess) в 1875 г. для обозначения живого покрова Земли, который осуществлял долгосрочное влияние на поверхность нашей планеты. Биогеохимическая концепция биосферы, или живой пленки земной поверхности, содержащей «живое вещество», была разработана В. И. Вернадским в 1926 г. Эта фундаментальная концепция во второй половине XX в. послужила научной основой для развития глобальной экологии и науки о Земле.

Биосфера занимает пространство внутри геосферы, где жизнь существовала ранее и существует сейчас, принимая участие в глобальном круговороте вещества, энергии и генетической информации. Тело планеты можно рассматривать как состоящее из трех компонентов: живого вещества, биогенного вещества, включающего уголь, газ, нефть, торф, сапропели, и остального инертного вещества.

Биосфера представляет собой открытую живую систему, которая содержит планетарную сеть геномной информации для планетарной фенотипической паутины жизни, представляющей собой эволюционирующий компонент глобального метаболизма, и обменивается энергией и веществом со всей земной системой. Биосфера занимает верхний слой литосферы до глубины более чем 3 км, нижний слой атмосферы до высоты 85 км и всю гидросферу, включая поверхностные воды, моря и океаны (Kerr, 1997). Глобальные климатические пояса сформировали распределение и ареалы основных планетарных биомов на поверхности Земли.

Сейчас стало очевидным, что без влияния биосферы эволюционное развитие планетарной системы Земля пошло бы в другом направлении, а ее литосфера, гидросфера и атмосфера имели бы иное состояние. Прежде всего, наличие биосферы обеспечивало присутствие кислорода и низкой концентрации углекислого газа в атмосфере, а также накопление воды. При отсутствии биосферы наша планета была бы, вероятно, похожа на соседнюю планету Марс с его пыльной поверхностью, огромными перепадами температур, тонкой атмосферой с низким давлением и отсутствием поверхностных вод.

До возникновения биосферы наш скалистый Земной шар имел тонкую газовую оболочку, содержащую главным образом диоксид и монооксид углерода, азот, сульфид водорода, и был покрыт мелкими морями и озерами. С возникновением зоны жизни начался непрерывный круговорот планетарного вещества и солнечной энергии, который постепенно изменил организацию всей сопряженной геосферы.

Химические элементы земной поверхности, такие как углерод, азот, кислород, водород, фосфор и сера, и их комбинации были использованы для синтеза с помощью геномных программ сложного разнообразия нуклеиновых кислот, белков, липидов, углеводов и других органических молекул, выступавших в роли строительных блоков и источников энергии для клеточного метаболизма и репродукции. Многоклеточные организмы возникли позднее и сохранили в своей организации наиболее эффективные генетические модули и метаболические пути, которые ранее имели место в одноклеточной прокариотической биосфере.

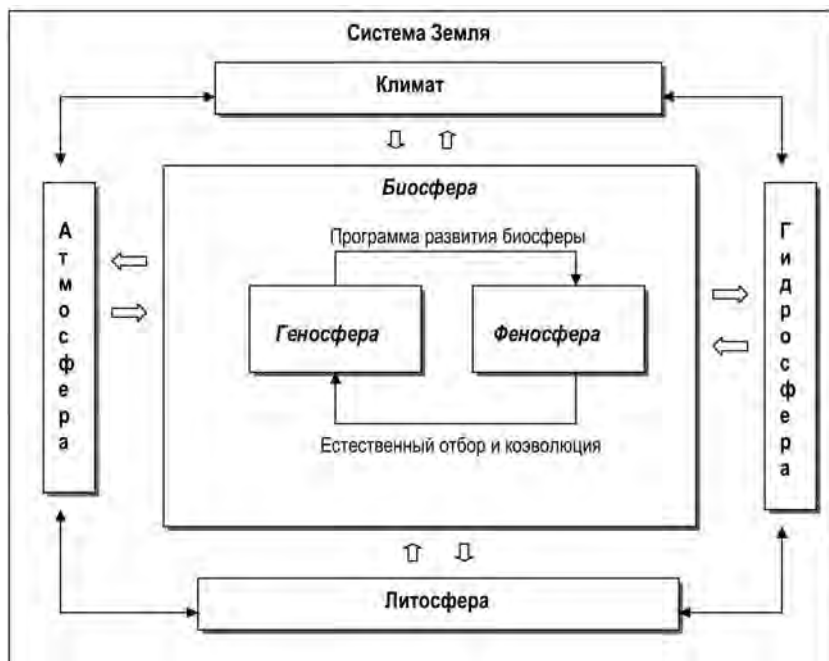


Рис. 1.1. Биосфера с ее генетическим и фенетическим компонентами как часть планетарной системы Земля и регулятор ее стабильности

Принципиальная разница между биосферой и геосферой обусловлена возникновением и развитием планетарной генетической системы. Невидимая глобальная генетическая паутина, находящаяся внутри фенотипической биосферы, активно участвует в нескончаемых взаимодействиях между биосферой и геосферой и в непрерывной адаптации всей зоны жизни к глобальным изменениям. Геносфера как генетическая подсистема биосферы ответственна за производство, процессинг и накопление генетической информации в планетарном масштабе. Она делает необратимой эволюцию биосферы и сохраняет адаптированное планетарное биологическое разнообразие с его организованной в пространстве и времени иерархией (рис. 1.1).

Ключевыми элементами геносферы являются видовые геномы зеленых растений, обеспечивающие процесс глобального фотосинтеза и накопление солнечной энергии в первичной биомассе и вырабатывающие для атмосферы кислород. Видовые геномы растений, животных, грибов и микроорганизмов, функционируя в тесной ассоциации друг с другом, создают геномную сеть биотических сообществ. Различные экосистемы также взаимодействуют между собой, формируя при этом переходные зоны, или экотоны, представляющие собой смесь видовых геномов из соседних биогеоценозов. Геномные сети коэволюционируют во взаимодействии с локальной абиотической средой, формируя региональные, а затем и глобальную паутину жизни на поверхности планеты.

Вода является необходимым компонентом живых организмов (ее содержание достигает 74% у растений и 60% у животных) и лимитирующим фак-

тором жизни, поскольку большинство ферментов теряют свою трехмерную структуру в среде, где она отсутствует. Кроме того, вода является растворителем как для органических, так и для неорганических веществ, участвующих в большинстве метаболических процессов.

Поток энергии необходим для реализации генетических программ, функционирования метаболических путей и поддержания организованных клеточных структур с их мембранами. Связывание энергии и ее перенос в клетке основаны на формировании и разрыве фосфатных связей в молекулах АТФ, являющихся универсальными донорами энергии для живых организмов.

Интенсивность потока солнечной энергии зависит от широты и высоты биотопа. В тропическом поясе поток солнечного света равномерно распределяется в течение года, тогда как в высоких широтах этот поток летом во много раз выше, чем зимой. Только около 25% солнечной радиации, достигающей поверхности Земли (что обусловлено длиной ее волны), может быть использовано растениями для фотосинтеза. Из этого количества около 55% отражается или рассеивается как тепло, около 44% используется для испарения воды и только около 1% фиксируется в растительной биомассе. Для производства собственной биомассы травоядные животные конвертируют около 10% энергии, запасенной в растительных тканях. На верхних уровнях пирамиды биомасс конверсия солнечной энергии составляет всего около 0,001%.

Энергия является вторым лимитирующим фактором для зоны жизни. Кроме солнечной энергии живые организмы могут использовать неорганические источники энергии, окисляя соединения железа, серы и других минералов из состава литосферы. Этот биохимический путь производства энергии для клеточного метаболизма представляет собой более древний путь метаболизма, который существовал в анаэробной земной системе и сохранился у хемогетеротрофных организмов.

Биосфера наших дней не могла бы существовать при отсутствии кислорода и диоксида углерода в атмосфере. Некоторые низшие эукариоты, такие, например, как дрожжи, могут существовать и расти в среде без кислорода. Среди бактерий наблюдается огромное разнообразие геномов, которое включает аэробов, анаэробов, факультативов и микроаэрофилов. Аэробы, такие как *Mycobacterium*, не могут расти при отсутствии кислорода. Анаэробы могут быть разделены на строгие анаэробы (как *Metanobacterium*), частично кислород-толерантные бактерии (как *Clostridium tetani*) и кислород-толерантные бактерии (как *Clostridium perfringens*). Факультативные бактерии, подобные *Echerichia coli*, могут расти как при наличии, так и при отсутствии кислорода, используя альтернативные энергетические пути. Микроаэрофилы, подобные *Camphylobacter jejuni*, обычно хорошо растут при содержании кислорода от 1 до 15%, в то время как при нормальной концентрации кислорода в атмосфере их рост подавляется.

Температура представляет собой еще один лимитирующий фактор для зоны жизни. Первые живые организмы Земли были приспособлены к экстремальным температурам. Экстремальные термофилы, такие как *Pyrodictium occultum*, принадлежащие к Archaeobacteria, оптимально растут при температуре 105—110 °С и прекращают рост при температуре ниже 80 °С. Эти тер-

мофильные бактерии, обнаруженные вблизи подводных вулканических выходных отверстий, располагают набором термостабильных ферментов, включая ДНК полимеразу.

Большинство бактерий являются мезофилами и растут при температуре от 25 до 40 °С. Свободно живущие бактерии лучше растут при более низких температурах, тогда как паразитические и патогенные — при повышенных. Некоторые бактерии лучше растут при температуре 15–20 °С и выживают при 0 °С.

Температуры ниже 0 °С подавляют рост большинства живых существ и их метаболические реакции, а кристаллизация воды в клетках может смертельно повредить их клеточные стенки. По мере увеличения температуры темпы роста возрастают до максимума, а после достижения оптимального уровня температуры обычно снижаются.

Биосфера как целостное живое образование, активно участвующее в метаболизме Земли, может быть охарактеризована следующими параметрами: объемами глобального фотосинтеза, глобального дыхания и глобальной биопродуктивности. Нелегко определить глобальную массу ее живого вещества, и разные авторы приводят различные цифры. В табл. 1.5 приведены последние данные по оценке биомассы океанической и наземной биосферы (Glazovsky, 2001).

Таблица 1.5. Масса живого вещества Земли

Живое вещество	Сырой вес, $\times 10^9$ т	Сухой вес, $\times 10^9$ т
Океан:	29,90	7,05
фитопланктон	0,90	0,18
фитобентос	0,20	0,04
зоопланктон	21,20	4,20
зообентос	6,60	2,40
нектон	1,00	0,23
Суша:	6 506,00	2 602,00
фитомасса	6 500,00	2 600,00
зоомасса	6,00	2,00
Земля	6 535,90	2 609,05

Видовые геномы прокариот с их огромным разнообразием были первыми живыми образованиями на поверхности Земли, которые преобразовали ее суровую среду обитания в былую примитивную биосферу. Недавно были найдены микроскопические плоские отпечатки на подводной вулканической горной породе возрастом 3,5 млрд лет, которые сильно напоминают микротрубулы, оставленные микроорганизмами на современных скальных породах морского дна (Furnes et al., 2004; Kerr, 2004).

Архейские геномы цианобактерий способны выделять кислород в процессе фотосинтеза и усиливать минерализацию. Этот процесс биокальцификации с участием цианобактерий был особенно активным в неоархейских морях, где происходили процессы фоссилизации, подобные современным (Kazmierczak and Altermann, 2002).