

*Это русский вариант статьи, опубликованной на английском языке в журнале Russian Journal of Ecosystem Ecology: Motion as a fundamental basis of life / A. P. Geraskina, O. V. Smirnova, V. F. Antoschenkov, N. A. Leonova, V. N. Korotkov, A. V. Gornov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2020. – Vol. 5 (3). – DOI 10.21685/2500-0578-2020-3-3.*

**В авторской редакции!**

УДК 574

## **ДВИЖЕНИЕ – ФУНДАМЕНТАЛЬНАЯ ОСНОВА ЖИЗНИ**

### **Комментарий к статье**

**Key ecological parameters of immotile versus locomotive life [Фундаментальные экологические параметры неподвижной и передвигающейся жизни] V. G. Gorshkov, A. M. Makarieva // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2020. – Vol. 5 (1).**

А. П. Гераськина<sup>1</sup>, О. В. Смирнова<sup>1</sup>, В. Ф. Антощенко<sup>2</sup>, Н. А. Леонова<sup>3</sup>, В. Н. Коротков<sup>4</sup>, А. В. Горнов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 117485, Россия, г. Москва, ул. Профсоюзная, 84/32*

<sup>2</sup>*Смоленский государственный университет, 214000, Россия, г. Смоленск, ул. Пржевальского, 4*

<sup>3</sup>*Пензенский государственный университет, 440026, Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40*

<sup>4</sup>*Институт глобального климата и экологии имени академика Ю.А. Израэля, Россия, 107258, г. Москва, ул. Глебовская, 20Б*

### **Аннотация**

Комментарий посвящен статье В.Г. Горшкова и А.М. Макарьевой (2020), в которой деление биоты в лесных экосистемах рассматривается с использованием понятий «неподвижная жизнь» и «передвигающаяся жизнь». Приводятся широко известные аргументы для доказательства некорректности использования таких понятий, поскольку движение – фундаментальное свойство живого и реализуется на всех уровнях организации живых систем. Представители всех царств Природы широко расселяются в пространстве на разных стадиях жизненного цикла. Подчеркивается важная экологическая роль в лесах крупных растительноядных млекопитающих (которые в статье В.Г. Горшкова и А.М. Макарьевой (2020) рассматриваются как разрушители наземных экосистем), их необходимость для круговорота веществ и потока энергии в лесных экосистемах, поддержания биоразнообразия и эффективности трофических систем.

**Ключевые слова:** биоразнообразиие, экологическая пирамида, круговорот веществ, лес, наземная экосистема, фитофаги, мегафауна.

В биологии, как науке о живой природе, понятие движение включает всю совокупность происходящих процессов в организмах: от

трансмембранного переноса ионов в клетках до перемещения особи в открытом пространстве. При этом перемещение в пространстве происходит разными способами: в результате роста и развития особи в процессе онтогенеза (рост корней, побегов у высших растений); при взаимодействии организмов с факторами окружающей среды (тропизмы у растений, таксисы у бактерий и животных); пассивное передвижение с помощью воды и ветра – (бактерии, споры грибов, пыльца и семена растений) и с помощью животных (например, слоны в Африке – единственные современные виды, которые распространяют семена более десятка тропических видов древесных растений [1–3] (рис. 1); активное передвижение при помощи специальных органов – с помощью псевдоподий, жгутиков и ресничек (бактерии, одноклеточные и некоторые многоклеточные животные, низшие растения), с помощью специальных выростов покровов тела и сократительной активности мышц (беспозвоночные животные); при помощи опорно-двигательного аппарата, контролируемого центральной нервной системой и включающего внутренний скелет, мышцы и специализированные конечности (позвоночные животные).

Понятие «неподвижная жизнь» [4] не только в биологии, но и в науке в целом кажется неприемлемым, т.к. в нем заключено противоречие: движение – это фундаментальное свойство живого. Движение – это основа жизни. Отсутствие движения (даже только в понимании перемещения в пространстве) означает гибель организма – т.е. прекращение выполнения им функций. Способность к перемещению в пространстве – необходимое условие и основное свойство представителей всех Царств Природы, которое может неодинаково проявляться на разных этапах онтогенеза, но обязательно имеет место хотя бы на одной стадии жизненного цикла.

У бактерий, грибов, низших и высших споровых растений, как правило, наибольшая способность к перемещению на большие расстояния реализуется при помощи спор – специализированных для расселения и размножения клеток, у семенных растений – пыльцевых зерен (мужские гаметофиты) и

семян, которые могут переноситься на десятки и даже сотни километров от родительских особей.

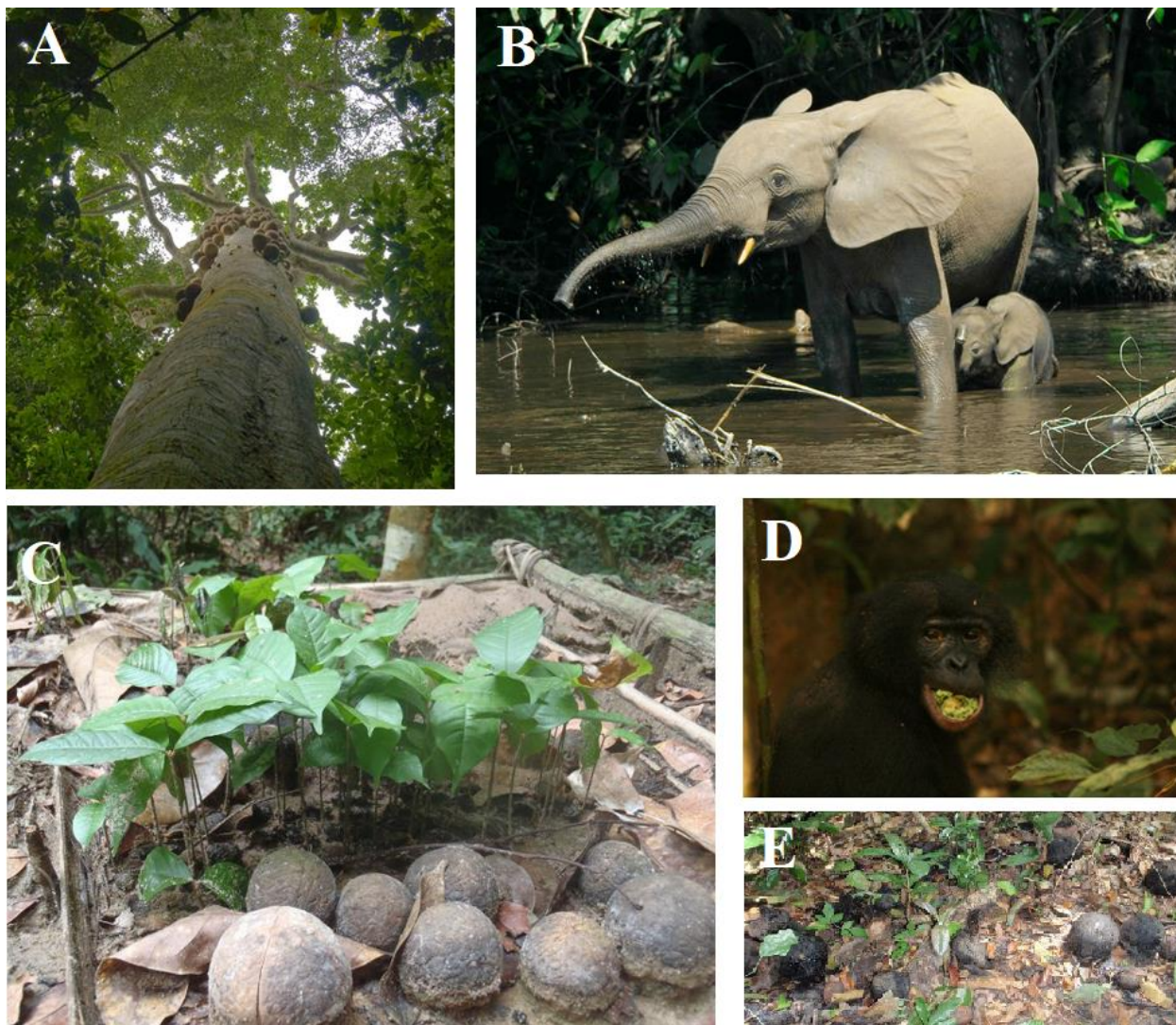


Рис. 1. Мегафауна в распространении семян тропических деревьев [3]

**Примечание:**

А – Дерево рода *Omphalocarpum* (тропические леса Конго) с крупными плодами на стволе. Семена дерева распространяют только слоны, поскольку плоды деверева очень плотно прилегают к стволам и могут быть оторваны только при большом усилии крупных животных. Автор фото: David Beaune.

В – Лесные слоны в реке Мбели, Национальный парк Нуабале-Ндоки, Конго. Автор фото: Thomas Breuer.

С – Семена, плоды и всходы *Poga oleosa*, семена которого разносят слоны. Автор фото: David Beaune.

Д – Семена, рассыпанные лесными слонами, слишком велики, чтобы их могли проглотить другие животные, такие как бонобо (*Pan-paniscus*), питающийся плодами *Parinari excelsa*. Автор фото: David Beaune.

Е – Плоды *Mammea africana* гниют на земле, не разлетаясь. Автор фото: David Beaune.

У животных способность к передвижению в пространстве, как правило, максимально реализуется на стадии взрослой особи, в особенности у позвоночных животных. Беспозвоночные животные также активно расселяются в пространстве на стадии взрослой особи (расстояния их миграций, безусловно, ниже, чем большинства позвоночных животных), также могут пассивно расселяться на стадии яйца (с токами воды, ветра и при перемещении другими животными).

Растения и грибы осваивают территории за счет своего роста и развития, иногда большие, чем особи некоторых животных в ходе миграций. Мицелий микоризного гриба может распространяться на сотни гектар, в связи с этим грибы иногда называют самыми крупными организмами на планете [5]. Вегетативные органы ряда травянистых растений – столоны и корневища способны обеспечивать перемещение особи в пространстве на десятки метров и более в течение года. Взрослое дерево за счет развитой корневой системы и кроны занимает значительно больший объем в пространстве, чем крупный фитофаг, продолжительность жизни древесных видов, как правило, в несколько раз превышает продолжительность жизни позвоночных животных. При этом живое дерево в ходе онтогенеза непрерывно меняет размеры и структурно-функциональную организацию кроны, создавая в разные времена года условия для поселения различных гнездовых птиц, а его живая и опадающая листва – трофический ресурс и среда обитания для многочисленной подстилочной микро-, мезо- и макрофауны. Мертвое дерево – среда обитания птиц-дуплогнездников, крупных насекомых-короедов и их свиты, и других многочисленных беспозвоночных разных трофических групп [6].

Устойчивость биосферы возможна, благодаря непрерывному потоку веществ и энергии, который обеспечивается в экосистемах организмами разных трофических уровней [7]. В частности, лесные экосистемы составляют продуценты (автотрофные растения), консументы разных порядков (гетеротрофные фитофаги и хищники, регулирующие численность

фитофагов) и редуценты (беспозвоночные-сапрофаги, сапротрофные грибы и бактерии). Потеря биомассы на каждом трофическом уровне составляет около 10% (правило Линдемана), то есть биомасса всех фитофагов (от беспозвоночных до крупных млекопитающих) в лесах должна быть в 10 раз ниже биомассы автотрофных растений.

Спорно в комментируемой статье [4] утверждение о наличии у «передвигающейся жизни» избытка пространства и пищи. Соотношение биомассы продуцентов и всех групп консументов в природных экосистемах достаточно стабильно. Нарушение необходимого соотношения между составными частями экосистемы не доходит до критического уровня и, благодаря наличию отрицательных обратных связей, экосистема возвращается в стабильное состояние. При этом стоит отметить, что растения, способные к вегетативному размножению могут значительно быстрее восстановить численность своей популяции, чем крупные млекопитающие, являющиеся *K*-стратегами и никогда не дающими всплеск численности.

В большинстве современных наземных экосистемах основную биомассу животных составляют небольшие членистоногие с коротким циклом жизни и почвенные организмы: клещи, ногохвостки, кольчатые черви и т.д.» [8], и именно они потребляют большую часть первичной продукции, что и отражено на рисунке 5 в комментируемой работе. В связи с этим называть крупных млекопитающих «горячими точками» разбалансировки синтеза и разложения и представляющими потенциальную угрозу устойчивости экосистемам и окружающей среде явно не правомерно.

Р. Мэй (1981) приводит цитату из классического труда П. Дж. Дарлингтона «Зоогеография. Географическое распространение животных»: «На протяжении всей известной истории позвоночных в тех случаях, когда ископаемые данные достаточно полны, оказывается, что как Земной шар в целом, так и его отдельные части были населены фауной позвоночных, которая оставалась довольно постоянной по величине и адаптивной

структуре. Ни Земной шар, ни та или иная его часть не были перенаселены животными в одну эпоху и пусты в другую, и не было таких экологических ниш, которые долгое время оставались бы не занятыми. Всегда (за исключением, может быть, очень коротких периодов времени) существовали растительноядные и хищники, крупные формы и мелкие, и множество разнообразных менее значительных адаптивных групп, причем все они были представлены в определенном соотношении друг с другом. В ныне существующих фаунах наблюдается такое же равновесие. Фауна каждого материка в общем соответствует его площади и климату, и в каждой основной фауне наблюдается рациональное соотношение растительноядных, хищников и т.п. Это не может быть случайным» [9].

Согласно Жерихину В.В. (1993) поддержание степей и саванн основано на коэволюции трав и крупных травоядных млекопитающих. Известно, что основой существования этих сообществ является замечательная коадаптация доминирующих в растительном покрове злаков и фитофагов: злаки не имеют эффективной защиты от поедания (колючки, ядовитые вещества и т.п.), однако способны компенсировать скусывание надземных частей резким ускорением их регенерации (благодаря интеркалярным меристемам, функционирование которых стимулирует слюна крупных фитофагов в процессе скусывания). Поэтому регуляция в таком сообществе достигается предельно просто: при снижении пресса фитофагов первичная продукция тоже автоматически снижается – и наоборот. Основную роль в пастбищных цепях этих экосистем играют млекопитающие, прежде всего – различные копытные и хищные [10, 11]. Основные черты, характеризующие такие травяные биомы: исключительно высокая продуктивность, очень быстрый оборот органического вещества и наличие легко мобилизуемого запаса этой органики в необычайно плодородных почвах (типа чернозем) [10].

В современных лесных экосистемах, особенно в бореальных лесах Северного Полушария, малочисленны крупные млекопитающие-фитофаги, главным образом по причине активного истребления человеком в раннем

голоцене (в первую очередь – огневая и загонная охота и подсечно-огневое земледелие) [12–15], в результате чего пастбищные экосистемы трансформируются в детритные [16], а современные почвы в лесах рассматриваются как результат только микробно-растительных взаимодействий [17]. Однако, многократно доказано, что отсутствие крупных млекопитающих приводит к сокращению экологических ниш в лесах: исчезают зоогенные поляны, «окна», прорывы в пологе леса, то есть те пространства, которые заселяет светолюбивая флора, где становится возможным возобновление, в том числе и древесных светолюбивых видов растений; исчезают трофические группы животных, например, копрофаги и некрофаги, обеспечивающие разложение экскрементов и трупов животных – одного из важных звеньев круговорота веществ, необходимого для восстановления почвенного плодородия [18], а, следовательно, и обеспечения роста и развития следующих поколений растений; сокращается разнообразие почвенной биоты, исчезают группы таксонов, восстановление которых на больших площадях будет крайне затруднено даже в случае реинтродукции в леса крупных фитофагов [12, 19]. При низкой численности крупных млекопитающих это наблюдается и при соблюдении режима абсолютного заповедания, который часто приводит к формированию теневых лесов и сокращению видового разнообразия флоры за счет выпадения светолюбивых видов [20, 21]. Внутри- и межценотические потоки диаспор растений осуществляются главным образом птицами [22] и мелкими и средними роющими млекопитающими [23]. Однако в ряде случаев выпас именно крупных животных – необходимое условие поддержания отдельных видов растений. Так в лишайниковых сосняках северной тайги сосна не может возобновляться при хорошо развитом лишайниковом покрове, ее всходы приживаются в местах интенсивного выпаса северных оленей [24]. На основании исследования влияния выпаса на пастбищные экосистемы Сенергети показано, что при изоляции от копытных участков пастбищ в результате их огораживания, в течение 5 лет практически исчезает *Themeda*

*triandra* – один из обычных и хорошо поедаемых копытными видами злаков. В Йеллоустонском национальном парке США участки с выпасом лосей и бизонов были в среднем на 47% продуктивнее (по наземной продукции), чем на огороженных участках [24]. Кроме того, распространение семян крупными животными на десятки и сотни километров защищает растения от близкородственного скрещивания, что обеспечивает генетические основы адаптаций видов к постоянно меняющейся среде обитания.

Таким образом, при отсутствии мегафауны снижается не только таксономическое, но и функциональное разнообразие лесных экосистем, что ведет к замедлению круговорота веществ, снижению продуктивности экосистем и в конечном итоге их деградации. Полидоминантные леса с четко выраженной мозаикой местообитаний сменяют моно- или олигодоминантные леса, которые в высокой степени подвержены пожарам, болезням, вызванным вспышками численности насекомых и активности патогенных микроорганизмов.

В современных условиях глобальных экологических вызовов (катастрофическая деградация экосистем, изъятие первичной продукции в первую очередь человеком, изменения климата и т.д.), именно биологические фундаментальные знания и представления о функционировании экосистем должны быть основой, в том числе и для математических расчетов биосферных процессов. Реальные, а не гипотетические представления должны служить базисом восстановления сообществ, планирования экспериментов по реинтродукции утраченных видов и функциональных групп в экосистемах.

### **Благодарности**

Работа выполнена в рамках Государственного задания Центра проблем экологии и продуктивности лесов РАН АААА-А18-118052590019-7 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (19- 04-00-609 А).



## Литература

1. Blake, S. Forest elephants: tree planters of the Congo / S. Blake, S. L. Deem, E. Mossimbo, F. Maisels, P. Walsh // *Biotropica*. – 2009. – Vol. 41 (4). – P. 459–468.
2. Beaune, D. Doom of the elephant-dependent trees in a Congo tropical forest / D. Beaune, B. Fruth, L. Bollache, G. Hohmann, F. Bretagnolle // *Forest Ecology and Management*. – 2013. Vol. 295. – P. 109–117.
3. [https://news.mongabay.com/2013/03/seeing-the-forest-through-the-elephants-slaughtered-elephants-taking-rainforest-trees-with-them/](https://news.mongabay.com/2013/03/seeing-the-forest-through-the-<u>elephants-slaughtered-<u>elephants-taking-rainforest-trees-with-them/</u></u>)
4. Gorshkov, V. G. Key ecological parameters of immotile versus locomotive life/ V. G. Gorshkov, A. M. Makarieva // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. – 2020. – Vol. 5 (1). – DOI 10.21685/2500-0578-2020-1-1.
5. Stamets, P. The role of mushrooms in nature. In: *The overstory book: cultivating connections with trees*, 2<sup>nd</sup> Edition / C. R. Elevitch (ed.). – Holualoa, Hawaii: Permanent Agriculture Resources, 2004. – P. 74–80.
6. *The afterlife of tree* / A. Bobiec (ed.), B. Jaroszewicz, A. Szymura, K. Zub. – Warszawa-Најnowka, 2005. – 252 p.
7. Вернадский, В. И. Биосфера и ноосфера / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1989. – 261 с.
8. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 328 с.
9. Мэй, Р. М. Эволюция экологических систем / Э. Майр, Ф. Айала, Р. Дакерсон, У. Шопф, Дж. Валентайн, Р. Мэй, Дж. Мэйнард Смит, Ш. Уошберн, Р. Левонтин // *Эволюция*. – М. : Мир, 1981. – С. 173–193.
10. Жерихин, В.В. Генезис травяных биомов / Жерихин, В. В. // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*. – М. : Недра, 1994. – С. 132–137.
11. Еськов, К. Ю. Удивительная палеонтология: История Земли и жизни на ней / К. Ю. Еськов. – М. : НЦ ЭНАС, 2008. – 312 с.
12. *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность* / отв. ред. О. В. Смирнова. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
13. Смирнова, О. В. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов / О. В. Смирнова, В. Н. Калякин, С. А. Турубанова, М. В. Бобровский // *Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения*. – М. : Геос, 2001. – С. 200–208.
14. Калякин, В. Н. О динамике распада мамонтовой фауны севера Евразии / В. Н. Калякин, С. А. Турубанова // *Бюлл. МИОП. отд. биол.* – 2003. – Т. 108 (4). – С. 10–19
15. Kalyakin, V. N. The origin and development of the eastern european taiga in late cenozoic / V. N. Kalyakin, S.A. Turubanova, O. V. Smirnova // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. – 2016. – Vol. 1 (1). DOI: 10.21685/2500-0578-2016-1-2

16. Smirnova, O. V. The concept "complementarity" as the basis for model and nature reconstruction of potential biota in the current climate / O. V. Smirnova, A. P. Geraskina, A. A. Aleynikov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (3). – DOI: 10.21685/2500-0578-2018-3-1.
17. Семенов, А. М. Диагностика здоровья и качества почвы / А. М. Семенов, В. М. Семенов, Б. А. Ван // Агрохимия. – 2011. № 12. – С. 4–20.
18. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. –Т. 1. – 328 с.
19. Гераськина, А. П. Влияние реинтродукции зубров на комплексы дождевых червей национального парка «Орловское Полесье» / А. П. Гераськина, Л. Л. Киселева, А. П. Карпачев, М. Н. Абадонова // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (4). DOI 10.21685/2500-0578-2018-4-4.
20. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошникова / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, О. И. Евстигнеев и др. – СПб. : Российское ботаническое общество, 1999. – 549 с.
21. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Л. Г. Ханина и др. –М. : Научный мир, 2000. –196 с.
22. Евстигнеев, О. И. Сойка (*Garrulus glandarius*) и зоохория в лесных сообществах (на примере НеруссоДеснянского полесья) / О. И. Евстигнеев, И. А. Мурашев, М. С. Романов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (1). DOI 10.21685/2500-0578-2018-1-1.
23. Evstigneev, O. I. Phytocenotic portrait of the european badger / O. I. Evstigneev, O. V. Solonina // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2020. – Vol. 5 (1). – DOI 10.21685/2500-0578-2020-1-3.
24. Онипченко, В. Г. Функциональная фитоценология: Синэкология растений / В. Г. Онипченко // Учебное пособие. Изд. 2-е. – М. : КРАСАНД, 2014. – 576 с.