

УДК 581.1 : 577.3

В. Г. Горшков

## СТРУКТУРА БИОСФЕРНЫХ ПОТОКОВ ЭНЕРГИИ

V. G. GORSHKOV. THE STRUCTURE OF THE BIOSPHERIC ENERGY FLOWS

Рассмотрены биосферные потоки энергии на автотрофном и гетеротрофном уровнях. Получена оценка величины и характера изменения продукции биосферы, исходя из физико-химических и метеорологических данных для атмосферы и океана. Оценены антропогенные потоки энергии в биосфере.

Биосфера представляет собой саморегулирующуюся, устойчивую систему, состоящую из взаимодействующих живых организмов. Биосфера поддерживается в динамическом равновесии, поглощая солнечную радиацию и рассеивая тепловое излучение. Каждый живой организм биосферы существует на основе потоков химических элементов. Биосфера обеспечивает необходимыми потоками химических элементов все организмы за счет взаимодействия видов различных специализаций. Вещества, выведенные из одного организма, потребляются другими организмами. В результате во всей биосфере образуются замкнутые циклы потоков химических элементов. Виды, существующие в биосфере одновременно, создают всю необходимую другим видам продукцию и потребляют все виды отходов.

## Распределение энергии по трофическим уровням

Потоки энергии в биосфере и круговорот химических элементов основаны на фотосинтезе органики из неорганических соединений автотрофными организмами и последующем ее разложении на первичные неорганические соединения гетеротрофными организмами. Смертность растений делает принципиально невозможным образование замкнутого круговорота биогенных элементов внутри автотрофного организма и требует существования гетеротрофов.

На рис. 1 схематически изображены потоки энергии в биосфере и круговорот химических элементов. Биомасса фотосинтезирующих органов растений  $B_0$ , которые продуцируют органические вещества валовой первичной продукции  $P_0$  из минеральных веществ, поглощает главную часть  $I_0$  (в среднем 80%) фотосинтетически активной радиации (ФАР), составляющую около половины солнечного излучения  $I_c$  (Лархер, 1978).

Большая часть поглощенной мощности солнечного излучения  $R_0$  выводится из фотосинтезирующих органов путем теплового излучения и транспирации. Валовая продукция  $P_0$  составляет потребление  $I_1$  внутри всего организма растения с биомассой  $B_1$ . Часть потребления расходуется на дыхание растений  $R_1$ , остающаяся часть — чистая первичная продукция растений  $P_1$  — составляет потребление гетеротрофов  $I_2$ , обладающих общей биомассой  $B_2$ . Гетеротрофы также образуют ступени экологической пирамиды, которую мы здесь не конкретизируем. В каждом блоке выполняется закон сохранения энергии

$$I_i = P_i + R_i. \quad (1)$$

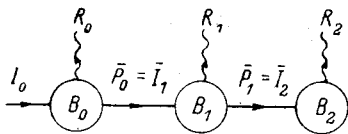


Рис. 1. Потоки энергии на трофических уровнях.  $I$  — потребление,  $P$  — продукция,  $R$  — дыхание,  $B$  — биомасса,  $i=0, 1, 2$  — трофические уровни (0 — фотосинтезирующие органы растений, 1 — все части растений, 2 — гетеротрофы).

Фотосинтезирующие органы потребляют только энергию излучения (продукцию солнца) и не могут увеличить потребление энергии сверх величины  $I_0$ . Продукция блоков 0, 1, 2 накапливается в биомассе, поэтому потребление  $I_1$  и  $I_2$  в блоках 1 и 2 может быть больше продукции предыдущего блока за счет уменьшения его биомассы

$$dB_i/dt = P_i - I_{i+1}; \quad i=0, 1. \quad (2)$$

В стационарном состоянии (после усреднения по сезонным изменениям) биомасса должна оставаться постоянной во всех блоках, что дает

$$P_i = I_{i+1}; \quad I_0 = \bar{R}_0 + \bar{R}_1 + \bar{R}_2, \quad (3)$$

где черта сверху означает усреднение по сезонным изменениям.

Устойчивость биосферы обеспечивается выполнением уравнений (3). Времена  $\tau_i$ , на протяжении которых допустимы изменения потоков  $I_i$  относительно их средних значений, в устойчивой биосфере должны удовлетворять неравенству

$$\tau_i = \Delta t_i = \Delta B_{i-1} / (I_i - I_i) \ll B_{i-1} / |I_i - I_i| = T_i, \quad (4)$$

где  $T_i$  — время расхода всей биомассы предыдущего трофического уровня  $B_{i-1}$ . Из (4) видно, что устойчивые экосистемы должны иметь либо большую биомассу при значительных флуктуациях потоков потребления (суша), либо слабо флуктуирующие потоки потребления при малой биомассе (океан).

В настоящее время процесс фотосинтеза прослеживается по циклам химических реакций (Ленинджер, 1976; Ничипорович, 1977; Лархер, 1978). Однако энергетика этих реакций до конца неясна. Экспериментально валовая продукция фотосинтеза  $P_0$  определяется путем измерения чистой продукции  $P_1$  и дыхания  $R_1$  из соотношения

$$P_0 = P_1 + R_1. \quad (5)$$

Обе величины измеряются по поглощению и выделению в окружающую среду основных химических элементов, но не энергии. При таких измерениях не учитывается возможность энергетических процессов внутри фотосинтезирующих органов, происходящих по безотходному замкнутому циклу без потребления или выброса веществ в окружающую среду, или заметного транспорта внутри органов. Такие энергетические процессы, могущие иметь мощности, близкие ко всей поглощенной ФАР, следовало бы включить в определение метаболизма растения. В результате из-за большой разницы в абсолютных температурах Земли  $T_3$  и Солнца  $T_C$  истинный КПД использования растением солнечной энергии может оказаться близким к термодинамическому пределу  $(T_C - T_3) / T_C \sim 0.95$ . В связи с этим всю поглощенную и ненакопленную в валовой продукции солнечную энергию в блоке продуцирования  $B_0$  (рис. 1) мы обозначили аналогично остальным блокам буквой  $R_0$ , имея в виду, что эта энергия выводится из организма после возможного использования значительной ее части в метаболизме фотосинтезирующих органов растения, обеспечивающим накопление энергии в конечных продуктах фотосинтеза. В частности  $R_0$  включает фотодыхание и энергетiku циклического потока электронов в фотосистеме I (Zelitch, 1975; Ленинджер, 1976; Лархер, 1978).

### Неподвижные и передвигающиеся организмы

Различие в жизни растений и животных связано с тем, что растения потребляют ненакапливаемый свет, а животные питаются накапливаемой в результате фотосинтеза растений органической массой. Потребление ор-

анизма при накапливаемых объектах питания зависит от концентраций последних и регулируемых организмом скоростей потребления, которые могут значительно превышать скорости накопления. Потребление организма при ненакапливаемых объектах питания зависит от их внешних потоков и не может превосходить величину последних. Следствием этого является неподвижность растений и передвижение организма как целого для животных.

Средний поток солнечной энергии, падающий на поверхность Земли, составляет  $I_c = 160 \text{ Вт/м}^2$  (Будыко, 1977), растения аккумулируют в чистой первичной продукции в среднем  $P_1 \sim 0.1 \text{ Вт/м}^2$  (Whittaker, 1975). В стационарном случае постоянной биомассы неподвижные гетеротрофы в среднем не могут иметь потребление на единицу проекции организма на поверхность Земли выше последней величины. Передвигающиеся пойкилотермные животные имеют потоки потребления на единицу своей проекции  $\sim 100$ , а гомеотермные  $\sim 1000 \text{ Вт/м}^2$  (Brody, 1945; Hemmingen, 1960; Винберг, 1976). Передвигающиеся млекопитающие животные, поедающие всю первичную продукцию, должны были бы потреблять накопленную биомассу со скоростью, в  $10^4$  раз превышающей скорость ее прироста. Такие организмы должны были бы обладать территорией потребления  $S$ , в  $10^4$  раз превосходящей их проекцию на поверхность Земли  $s$ . Наблюдаемая территория потребления растительного млекопитающего  $S \sim 10^7 s$ , т. е. потребление животного составляет тысячную долю первичной продукции, что обеспечивает сохранение биомассы объектов питания, достаточной для ее последующего воспроизводства. В среднем на одной территории обитают около десяти массовых видов позвоночных с общим потреблением  $\sim 1\%$  первичной продукции (Golley, 1973).

При отсутствии накопления продукции в биомассе потребление локально не может превосходить продукцию — см. (2). В этом случае передвижение бесполезно и большие потоки потребления невозможны. Подобный пример представляет собой нулевой трофический уровень фотосинтезирующих органов растений, потребляющих ненакапливаемую продукцию Солнца — фотоны, имеющие нулевую массу покоя. Растения не могли бы увеличить поглощение фотонов сверх фиксированного солнечного потока энергии за счет передвижения, поэтому они неподвижны. Рост растений и передвижение семян вызваны процессом воспроизводства растений вследствие их смертности и не связаны с перемещением организма как целого.

### Первичная продукция океана

Фитопланктон в море и пресноводных экосистемах имеет подобно передвигающимся животным территорию потребления.<sup>1</sup> Это связано с ограниченностью потока биогенов ( $\text{CO}_2$  из воздуха, фосфора, азота и кремния из глубин океана), необходимых для фотосинтеза органики. Эти потоки оказываются меньше, чем потоки потребления соответствующих биогенов на единицу проекции организма на поверхность Земли, поэтому для обеспечения нормального фотосинтеза необходим сбор потоков биогенов с территории, превосходящей проекцию организма на поверхность Земли. Наличие территории потребления у фитопланктонных организмов приводит к неизбежной потере фотонов и уменьшению фотосинтеза на единицу земной поверхности, несмотря на нормальную величину фотосинтеза на единицу поверхности водоросли. Из всех неорганических компонентов, участвующих в построении органики в океане, только фотоны не обладают свойством накопления. Если свет является единственным лимитирующим фактором, как уже указывалось, территория потребления, превосходя-

<sup>1</sup> К планктону относятся организмы, скорость диффузионного расплывания объектов потребления которых на их территории потребления превосходит необходимые для нормального питания скорости передвижения организмов. Поэтому локомоторная активность фитопланктона не может преследовать цели передвижения за объектами питания.

щая проекцию организма, не требуется. Наличие территории потребления у океанского фитопланктона означает, что свет не является фактором, лимитирующим продукцию океана. В широких пределах продукция фитопланктона вообще не должна зависеть от падающего света (при фиксированной температуре). С ростом освещенности (вплоть до насыщающего фотосинтез значения) продукция водоросли на единицу ее поверхности растёт, однако растёт и ее территория, обеспечивающая пропорциональный рост потока фосфора и азота. В результате плотность продукции на единицу поверхности Земли не меняется. С уменьшением света территория уменьшается вплоть до образования сплошного покрова с поглощением фитопланктоном практически всего проникающего света, после чего свет уже становится лимитирующим фактором. При заданных потоках биогенов можно определить глубину, на которой ослабленный поглощением в воде свет становится лимитирующим фактором, а продукция обеспечивается сплошным покровом водорослей.<sup>2</sup> Таким образом, продукция океанского фитопланктона полностью определяется существующими в океане потоками накапливаемых биогенов и может быть вычислена на основании физико-химических данных об этих потоках. Оценки средних значений первичной продукции океана по данным распределения концентраций углерода, фосфора, азота и кремния по порядку величины совпадают с прямыми измерениями продукции фитопланктона в открытом океане (Whittaker, 1975; Bunt, 1975; Platt, Rao, 1975).<sup>3</sup> Плотность продукции на единицу поверхности Земли в открытом океане, не имеющем сплошного покрова растительности у поверхности, оказывается почти на порядок меньше, чем на суше (Whittaker, 1975).

### Первичная продукция суши

Специфика растений суши заключается в использовании огромных количеств пресной воды на транспирацию. Вода поступает на сушу путем атмосферных осадков и быстро испаряется или стекает в реки, поэтому вода аналогично фотонам представляет собой для производителей суши не накапливаемое вещество.<sup>4</sup> Не накапливаются локально также хорошо перемешиваемые атмосферные газы. Потребление света, воды и  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  из воздуха растениями не может быть увеличено за счет их передвижения. Сплошной покров и неподвижность растений суши, приведшие к образованию корневой системы и почвы, свидетельствуют об отсутствии лимитации всеми накапливаемыми на суше биогенами в естественных условиях на протяжении времени образования видов растений.

Фиксация  $\text{CO}_2$  пропорциональна транспирации. Транспирация однозначно связана с полным испарением. Полное испарение при избыточном увлажнении пропорционально количеству солнечного света, поэтому во всех случаях первичная продукция суши должна определяться величиной полного испарения. Это дает возможность оценить первичную продукцию суши на основе связи продукции растений с испарением и метеорологических данных о величине испарения суши.

<sup>2</sup> В загрязненных водоемах с избытком биогенов возможно образование поверхностного сплошного покрова водорослей при нормальном освещении. В этом случае продукция может в десятки раз превосходить среднюю продукцию океана и целиком определяться падающим светом.

<sup>3</sup> На глубинах, больших  $l \sim 200$  м, в океане средняя концентрация фосфатов  $[P] \sim 3 \cdot 10^{-3}$  моль/м<sup>3</sup>, у поверхности она в пять раз меньше (Иванов, 1978). При коэффициенте турбулентной диффузии  $D \approx 4 \cdot 10^3$  м<sup>2</sup>/год (Broecker et al., 1978) диффузионный поток фосфора к поверхности составляет  $D [P]/l \sim 6 \cdot 10^{-2}$  моль/м<sup>2</sup>·год фосфатов. Для синтеза клеток водорослей на 100 атомов углерода требуется 1 атом фосфора, поэтому продукция фитопланктона может составлять 6 моль/м<sup>2</sup>·год углерода, что соответствует  $2.6 \cdot 10^{10}$  т/год углерода или  $\sim 3 \cdot 10^{13}$  Вт на всю акваторию океана. Аналогичную оценку можно сделать по азоту.

<sup>4</sup> Озера и реки занимают 2% площади суши (Whittaker, 1975). Однако даже при изобилии водных резервуаров растения не смогли бы обеспечить себя водой за счет передвижения, ибо им пришлось бы переносить количества воды, в сотни раз превышающие величину их прироста.

Полная скорость испарения  $E$  складывается из испарения листьями (транспирации) и испарения почвы. Экспериментально установлено, что для всех растений суши среднегодовая чистая продукция пропорциональна количеству транспирируемой влаги (Вальтер, 1963; Rosenzweig, 1968; Одум, 1975)

$$P_1 = aE\rho/k, \quad \rho = 1 \text{ т/м}^3, \quad (6)$$

где  $a$  — доля транспирации в полном испарении;  $\rho$  — плотность воды;  $\rho E$  — масса воды, испаряющаяся в единицу времени с единицы площади;  $k$  — коэффициент транспирации;  $P_1$  — чистая первичная продукция с единицы площади, выраженная в единицах сухой массы (с. м.) органики. Для большинства растений  $k$  имеет порядок нескольких сотен (Лархер, 1978). Доля солнечной энергии, затрачиваемая на транспирацию растения, равна

$$\eta_r = aE/E_0, \quad \rho E_0 = I_C/L, \quad L = 0.6 \text{ ккал/г}, \quad (7)$$

где  $I_C$  — поток солнечного излучения,  $L$  — скрытая теплота испарения,  $E_0$  — величина испарения при затрате всей солнечной энергии на испарение. КПД чистой продукции фотосинтеза  $\eta_\phi$  в силу (6) однозначно связан с  $\eta_r$  (7)

$$\eta_\phi = P_1/I_C = (K/L)(\eta_r/k) = 7.6(\eta_r/k), \quad K = 4.5 \text{ ккал/г}, \quad (8)$$

где  $K$  — средняя калорийность сухого веса растительной органики (Одум, 1975; Лархер, 1978). Формула (8) означает, что при больших  $k$  (например,  $k=1000$ ) и предельно больших значениях  $\eta_r=0.5$  величина  $\eta_\phi=0.4\%$  и не может быть больше без уменьшения величины  $k$ .

Формула (6) может быть использована для оценки величины чистой первичной продукции суши по известным данным об испарении суши, доли транспирации в полном испарении и средней величине коэффициента транспирации для растений. Среднее испарение суши  $E=500$  мм/год ( $\rho E=500$  кг/м<sup>2</sup>·год), средняя испаряемость  $\bar{E}_{\max}=1110$  мм/год (Львович, 1974). Rosenzweig (1968) установил универсальную связь между полным испарением и продукцией надземных частей растений в зрелых фитосистемах на основе серии измерений, выполненных в различных точках земного шара. Эту связь с учетом определения  $k$  (6) можно представить в виде

$$k = \mu 490 (\bar{E}_{\max}/E)^{2/3}, \quad \bar{E}_{\max} = 1110 \text{ мм/год}, \quad (9)$$

где  $\mu$  — отношение продукции надземных частей к полной чистой первичной продукции, которое близко к 0.9 для большинства растительных формаций суши и слабо зависит от величины испарения  $E$  (исключая ледники, пустыни и тундры, дающие меньше 2% продукции биосферы — Whittaker, 1975). Коэффициент транспирации не увеличивается при переходах от растений влажного к растениям засушливого климата (Одум, 1975). Полагая, что доля транспирации ( $a$ ) во влажнотропических лесах при  $E=\bar{E}_{\max}$  равна 0.9, и принимая  $\mu=0.9$ , получим

$$k = 400, \quad a = 0.9 (E/\bar{E}_{\max})^{2/3}. \quad (10)$$

Эти значения находятся в согласии с другими данными для коэффициентов транспирации (Одум, 1975; Лархер, 1978) и детальными измерениями величины  $a$  (Duvigneaud, 1974).

Ледники, пустыни и тундры с испарением ниже 150 мм/год занимают треть поверхности суши (Львович, 1974; Whittaker, 1975), откуда для среднего испарения суши и доли транспирации в полном испарении вне этих областей получаем  $\bar{E}'=650$  мм/год,  $\bar{a}'=0.9 (\bar{E}'/\bar{E}_{\max})^{2/3}=0.6$ . В результате для средней плотности продукции суши вне ледников, пустынь и тундр  $\bar{P}'_1$ , а также для всей продукции суши  $C$  в единицах сухой массы получаем

$$\begin{aligned} \bar{P}'_1 &= \bar{a}'\bar{E}'\rho/k = 10 \text{ т с. м./га} \cdot \text{год}; \quad C = \bar{P}'_1 \cdot 2/3 S_{\text{суши}} = \bar{P}'_1 \cdot 10^{10} \text{ га} = \\ &= 1 \cdot 10^{11} \text{ т с. м./год или } 6 \cdot 10^{13} \text{ Вт}. \end{aligned} \quad (11)$$

Ошибки в формуле (9) имеют порядок 10% (Rosenzweig, 1968). Ошибка в определении величины (11) с учетом сделанных предположений не превышает 50%. Значение (11) для продукции суши близко к эмпирическим данным (Lieth, 1975; Одум, 1975; Whittaker, 1975). Для получения величины продукции суши, равной  $1.7 \cdot 10^{11}$  т с. м./год (Родин и др., 1974), необходимо положить  $k=240$  (при  $a=0.6$ ), что близко к нижнему пределу коэффициента транспирации растений (Лархер, 1978).

В стационарном случае вся чистая первичная продукция используется гетеротрофами. В современной биосфере (до интенсивного вторжения человека в биосферу в текущем столетии) через детритный канал редуцентов (главным образом неподвижных бактерий и грибов), питающихся отмершей биомассой и не способных повреждать живые ткани, протекало 80% чистой первичной продукции суши (90% — на суше и 60% в океане) (Whittaker, 1975). В первом приближении эти гетеротрофы справлялись с обеспечением круговорота биогенных элементов. Оставшиеся 20% потока энергии первичной продукции протекали в канале консументов (в основном беспозвоночных животных), питающихся живой биомассой. Позвоночные животные поглощали ~1% чистой первичной продукции (Golley, 1973).

### Антропогенная доля использования продукции биосферы

Не вдаваясь в обсуждение вопроса, какая часть продукции может быть использована в антропогенном канале без нарушения стабильности современной биосферы, определим, какая доля чистой первичной продукции используется людьми в настоящее время.

а. Пашни, луга, пастбища. Главная часть первичной продукции поступает в антропогенный канал с пашни, лугов и пастбищ, из эксплуатируемых лесов.

Продукция пашни, лугов, пастбищ и океана удовлетворяет пищевые потребности людей. Пищу людей ( $L$ ) можно оценить исходя из числа людей  $N$ , которое в 1980 г. достигло  $4.5 \cdot 10^9$  чел., и среднего потребления пищи на одного человека  $2500$  ккал/день · чел. =  $120$  Вт/чел., («Народонаселение стран мира», 1978), что дает  $L=5.4 \cdot 10^{11}$  Вт. Потребление продукции океана составляет  $7 \cdot 10^7$  т/год живого веса рыбы, ракообразных и моллюсков, или  $1 \cdot 10^{10}$  Вт, и равно 2% потребления пищи людьми (Одум, 1975; Мауер, 1976). Биомасса скота в 5 раз превосходит биомассу людей (Whittaker, 1975), поэтому пищу людей и скота ( $LC$ ) можно оценить величиной  $LC=6L=3 \cdot 10^{12}$  Вт. Учет различия в удельных потребностях на единицу массы тела и коэффициентах усвоения пищи для людей и скота существенно не меняет полученной оценки.

Общее потребление продукции пашни, лугов и пастбищ не ограничивается пищевым потреблением. При уборке пашни человек снимает всю надземную продукцию растений и часть корнеплодов, что составляет около 50% чистой продукции пашни. Вся снятая продукция пашни в основном не возвращается естественным потребителям и перерабатывается самим человеком, сжигается<sup>5</sup> и накапливается в разных видах. Оценка перемещенной в антропогенном канале продукции пастбищ может быть сделана на основе количества удобрений, вносимых в качестве компенсации перемещенных биогенов. В настоящее время ежегодно азотные и фосфорные удобрения составляют 30% используемых в ежегодном приросте пашни биогенов (Revelle, 1976), поэтому оценка антропогенного потребления продукции пашни величиной порядка  $0.5 A_a$  с использованием  $0.2 A_a$  без перемещения биогенов представляется естественной, чистая первичная продукция пашни  $A_a=1.2 \cdot 10^{10}$  т с. м./год или  $6.7 \cdot 10^{12}$  Вт. Площадь пашни  $S=1.4 \cdot 10^9$  га (Whittaker, 1975; Revelle,

<sup>5</sup> Разложение органики на свалках и в скоплениях мусора может в значительной степени происходить за счет переработки бактериями и грибами, однако при этом подвергшиеся перемещению биогены уже не возвращаются растениям, поэтому подобное «сжигание» также должно быть отнесено к антропогенному каналу.

1976), плотность продукции пашни и  $P_a = 8$  т с. м./га·год и совпадает со средней плотностью продукции суши. Полное антропогенное потребление продукции пашни равно  $0.5 A_a = 3.4 \cdot 10^{12}$  Вт.

Площадь лугов и пастбищ  $S_6 = 3.6 \cdot 10^9$  га, чистая первичная продукция лугов и пастбищ  $A_6 = 1.1 \cdot 10^{10}$  т с. м./год или  $6.6 \cdot 10^{12}$  Вт, плотность продукции  $P_a = 3.0$  т с. м./год, что составляет 40% средней плотности продукции суши (Whittaker, 1975; Revelle, 1976). Полное потребление первичной продукции скотом на лугах и пастбищах с учетом вытаптывания и потерь оценим, следуя Ю. Одуму (1975), в  $0.3 A_6$ , что совместно с антропогенным потреблением продукции пашни составляет

$$0.5 A_a + 0.3 A_6 = 0.8 A_a = 5.2 \cdot 10^{12} \text{ Вт.}$$

Современная пашня занимает место лучших высокопродуктивных лесов умеренной зоны, степей и саванн. Продуктивность лесов вдвое выше средней продуктивности пашни (Whittaker, 1975). Если предположить, что продуктивность земель современной пашни равнялась средней продуктивности лесов, то в антропогенный канал следует отнести исчезнувшую половину потенциальной продукции пахотных земель,<sup>6</sup> что вместе с 50% потребления современной продукции составит  $1.5 A_a = 1.0 \cdot 10^{13}$  Вт. Продукция современных лугов и пастбищ в результате перевыпаса в 2.7 раза ниже средней продукции суши и в 4.7 раза ниже средней продукции лесов, поэтому с учетом 30% потребления продукции современных лугов и пастбищ в антропогенный канал следует отнести минимум  $(2.7 - 1 + 0.3) A_6 = 2A_6 = 1.3 \cdot 10^{13}$  Вт и максимум  $(4.7 - 1 + 0.3) A_6 = 4A_6 = 2.6 \cdot 10^{13}$  Вт. Современные пашни, луга и пастбища при прекращении культивации, видимо, способны восстановить с течением времени величину продукции растительности, достигавшуюся в прошлом. Этого нельзя сказать о большинстве пустынь, необратимо разрушенных антропогенным воздействием. Учет исчезнувшей продукции пустынь мог бы еще увеличить антропогенную долю потребления потенциальной продукции биосферы.

6. Л е с а. Потребление древесины людьми в 1958 г. составляло  $1.6 \cdot 10^9$ , в 1969 г. —  $2.2 \cdot 10^9$  (Duvigneaud, 1974; Whittaker, 1975), в 1979 г. — около  $3.0 \cdot 10^9$  м<sup>3</sup>/год. Рост потребления древесины происходит со скоростью 3% в год. Цифра 1979 г. превосходит прирост древесины в эксплуатируемых лесах (Duvigneaud, 1974). Биомасса круглой древесины составляет около 60% вырубаемой биомассы леса. Средняя плотность древесины равна  $0.6$  т с. м./м<sup>3</sup>. При калорийности сухой массы, равной  $4.5$  ккал/г, для мощности потребления круглой древесины и всей вырубаемой биомассы леса в 1979 г. получаем соответственно  $1 \cdot 10^{12}$  и  $2 \cdot 10^{12}$  Вт. Прирост древесины равен 9% (Duvigneaud, 1974) чистой первичной продукции леса. Рубка леса соответствует изъятию прироста древесины только при сохранении сплошного растительного покрова. При сплошной рубке сплошной растительный покров восстанавливается через 5—6 лет (Duvigneaud, 1974; Likens et al., 1978), что составляет ~10% среднего времени воспроизводства леса  $\tau \approx 56$  лет (Duvigneaud, 1974), поэтому сплошная рубка с изъятием надземной биомассы соответствует изъятию ~30% чистой первичной продукции леса, что дает в антропогенный канал величину порядка  $3 \cdot 10^{12}$  Вт. Эта оценка является нижней границей. Большинство первичных лесов после первой рубки уже никогда не достигают продукции девственных лесов, что особенно характерно для тропических лесов, расположенных на латеритных почвах, где главная часть биогенов сосредоточена не в почвах, а в биомассе леса. Процесс сокращения продукции лесных площадей связан также с заменой лесов пашнями, лугами и пастбищами.

Имеется существенное различие в освоении степных площадей естественного травостоя и леса. Степи и культурные земли имеют сравнимые значения биомассы, поэтому замена степи культурными землями

<sup>6</sup> Для биосферы не имеет значения, что происходит с изъятых долей продукции, которая может съедаться людьми, скотом, сжигаться, разлагаться редуцентами без возврата биогенов растительности или просто не производиться, как, например, под строениями.

может сопровождаться лишь изменением продукции. Средняя плотность биомассы леса составляет 340 т с. м./га и в 40 раз превосходит плотность биомассы культурных земель (Whittaker, 1975), поэтому рубка леса и замена девственных лесов вторичными лесами, пашней, лугами и пастбищами сопровождается невозобновляемым сокращением биомассы планеты, на 90% сосредоточенной в биомассе лесов. До развития земледелия леса занимали площадь  $\sim 10^{10}$  га (Алпатъев, 1969), к середине нашего столетия их площадь сократилась до  $5 \cdot 10^9$  га (Whittaker, 1975), в 1958 г., согласно инвентаризации ФАО (Duvigneaud, 1974), леса занимали площадь  $4.4 \cdot 10^9$  га. В настоящее время площадь, покрытая лесами, составляет около  $3 \cdot 10^9$  (Osaga, 1979).

Изменение растительной массы суши  $B$  определяется уравнением вида (2)

$$\left. \begin{aligned} dB/dt = C - I, \quad I = I_n + A, \\ B(t = 1950 \text{ г.}) \simeq 2 \cdot 10^{12} \text{ т с. м.} = 1.2 \cdot 10^{15} \text{ Вт} \cdot \text{лет}, \end{aligned} \right\} \quad (12)$$

где  $I_n$  и  $A$  — натуральное и антропогенное потребление,  $C$  — чистая первичная продукция суши,  $1 \text{ Вт} \cdot \text{год} = 8.8 \text{ кВт} \cdot \text{час}$ . За  $10^4$  лет до середины нашего столетия площади, занятые лесами, и произрастающая на них растительная масса сократились вдвое. Следовательно, массу растительности Земли 10 тыс. лет назад можно оценить величиной  $4 \cdot 10^{12}$  т с. м. С 1958 г. до настоящего времени площади, покрытые лесами, сократились с  $\sim 4 \cdot 10^9$  до  $3 \cdot 10^9$  га, т. е. на  $10^9$  га, что привело к сокращению массы деревьев на  $3 \cdot 10^{11}$  т с. м. При переводе девственных лесов в режим непрерывной вырубki созревающего леса средняя биомасса леса сокращается вдвое при равномерном росте леса (треугольник вместо прямоугольника в распределении биомассы по времени в течение периода воспроизводства леса). С 1958 г. вырубki в эксплуатируемых лесах, имеющих площадь  $\sim 1.5 \cdot 10^9$  га (Duvigneaud, 1974), возросли с половины до полного прироста древесины в этих лесах. Это возможно в том случае, если половину вырубok эксплуатируемых лесов дали вырубki давно созревших лесов. Следовательно, масса леса в эксплуатируемых лесах сократилась на  $\frac{1}{2} 1.5 \cdot 10^9 \text{ га} \cdot \frac{1}{2} 340 \text{ т/га} = 1.3 \cdot 10^{11}$  т с. м. В результате общее сокращение растительной массы леса за 20 лет составляет  $4 \cdot 10^{11}$  т с. м. и происходит со скоростью  $2 \cdot 10^{10}$  т с. м./год. Близкая цифра скорости сокращения растительной массы леса —  $8 \cdot 10^9$  т/год углерода =  $1.8 \cdot 10^{10}$  т с. м./год — получена при более детальной оценке (Woodwell et al., 1978). Последняя цифра в 10 раз превосходит данные по потреблению круглой древесины и соответствует разности мощности продукции и потребления  $C - I = -1.1 \cdot 10^{13}$  Вт. Эта разность может возникнуть за счет падения продукции леса либо увеличения антропогенной и натуральной доли потребления. Однако до антропогенного вмешательства продукция в точности равнялась натуральному потреблению, поэтому во всех случаях возникающую разность следует приписать антропогенному каналу.

В результате сжигания топлива и сокращения лесов значительное количество органического углерода переводится в углекислоту, которая накапливается в атмосфере и океане. За последние сто лет концентрация  $\text{CO}_2$  в атмосфере увеличилась на 15—20% (Broecker et al., 1978). Это могло привести к увеличению продуктивности наземной и океанической растительности на такую же величину, ибо линейный рост продуктивности с увеличением концентрации  $\text{CO}_2$  относительно атмосферной наблюдается в искусственных условиях у большинства водных и наземных растений (Лайск, 1977; Лархер, 1978). Как уже указывалось, продукция лесов в среднем вдвое выше продукции культурных земель. До начала столетия продукция лесов составляла главную часть продукции суши. Замена половины площади лесов вдвое менее продуктивными типами растительности привела к сокращению продукции суши на  $\sim 20\%$ , что могло в точности скомпенсироваться ростом продукции за счет увеличения концентрации атмосферной углекислоты. Поэтому результирующая продуктивность суши, по-видимому, не изменилась. Рост продуктивности откры-

того океана не компенсируется ростом гетеротрофного окисления в результате неизменности концентрации атмосферного кислорода. Отсюда следует, что возможный рост продуктивности океана под воздействием увеличения атмосферной углекислоты должен приводить к образованию стока атмосферной  $\text{CO}_2$  в океан в виде органических осадков (Горшков, 1979).

Таким образом, в настоящее время чистая первичная продукция суши составляет величину  $C \approx 1 \cdot 10^{11}$  т с. м./год, или  $6 \cdot 10^{13}$  Вт (11). Пища людей и скота и потребление круглого леса составляют  $5 \cdot 10^{12}$  Вт, т. е. 8% продукции суши. Общее поступление современной чистой первичной продукции пашни, лугов, пастбищ и леса в антропогенный канал без учета изменения биомассы биосферы составляет  $A = 0.8 \cdot 10^{13}$  Вт — 13% продукции суши, а при учете изменения биомассы биосферы,

$$A = 1.6 \cdot 10^{13} \text{ Вт}, \quad (13)$$

т. е. 27% продукции суши и 17% продукции Земли.<sup>7</sup> В результате хозяйственной деятельности людей выключено из условий естественной возобновляемости 65% продукции суши (100% пашни, лугов и пастбищ, 60% продукции леса). С учетом исчезнувшей потенциальной продукции площадей пашни, лугов и пастбищ в антропогенный канал поступает минимум  $2.7 \cdot 10^{13}$ , максимум  $5 \cdot 10^{13}$  Вт.

Совместно с использованием невозобновимых ресурсов ископаемого топлива  $HЭ = 1.0 \cdot 10^{13}$  Вт (Hubbert, 1971; Broecker et al., 1978) человечество потребляет  $A + HЭ = 2.6 \cdot 10^{13}$  Вт, или 6 кВт/чел., что в 60 раз превышает биологическое потребление пищи ( $\sim 100$  Вт/чел.).

Проделанный анализ позволяет описать характер изменения величины биосферных потоков энергии, протекающих через продуцентов и потребителей, и общей массы различных живых организмов за время существования человечества.

На рис. 2 изображено изменение потоков энергии, на рис. 3 — изменение биомассы. Пища людей  $L = 100 N$  Вт,  $N$  — число людей («Народонаселение стран мира», 1978), пища людей и скота  $LC = 5L$  с начала возникновения пашни (Одум, 1975; Whittaker, 1975);  $A$  — полное антропогенное потребление от биосферы, включая  $LC$  и переработку и сжигание древесины, соломы и мусора. Принято, что  $A = 2L + LC$  до 1900 г. в предположении, что энергозатраты на обогрев и приготовление пищи равны удвоенной калорийности пищи (Одум, 1975; Revelle, 1976);  $PP$  — продукция освоенной части суши с разрушенными естественными потоками энергии (пашни, луга, пастбища, эксплуатируемые леса);  $HЭ$  — потребление людьми невозобновимых запасов энергии ископаемого топлива (угля, нефти, газа) (Hubbert, 1971);  $B$  — чистая первичная продукция биосферы,  $B = C + O \approx P + K + A$ ,  $C$  и  $O$  — чистая первичная продукция суши и океана,  $K$  и  $P$  — потребление консументов и редуцентов. Предположено, что крупные дикие позвоночные суши с живым весом больше 10 кг ( $KPC$ ) лишены потоков потребления в области  $PP$ . Данные по изменению продукции и биомассы биосферы, суши и океана, потребления консументов и редуцентов получены на основании работ Whittaker (1975) и динамики сокращения лесов, описанной в тексте, в предположении, что соотношения продукции растительности, потребления консументов и биомассы в различных экосистемах остаются постоянными. Потребление диких растительноядных позвоночных суши принято равным 1% продукции суши (Golley, 1973; Одум, 1975). Биомасса позвоночных суши вычислена по их потреблению на основании данных об удельном потреблении позвоночных (Винберг, 1976) и составляет  $\sim 1\%$  биомассы консументов суши. Продукция позвоночных океана принята равной 10 совре-

<sup>7</sup> При учете изменения биомассы полное антропогенное потребление  $A = I_a - dB/dt$ , где  $I_a = C - I_n$  — антропогенное потребление продукции суши. При вычислении (13) предполагалось, что потребление леса не дает вклада в  $I_a$  и производится за счет члена  $dB/dt$ .

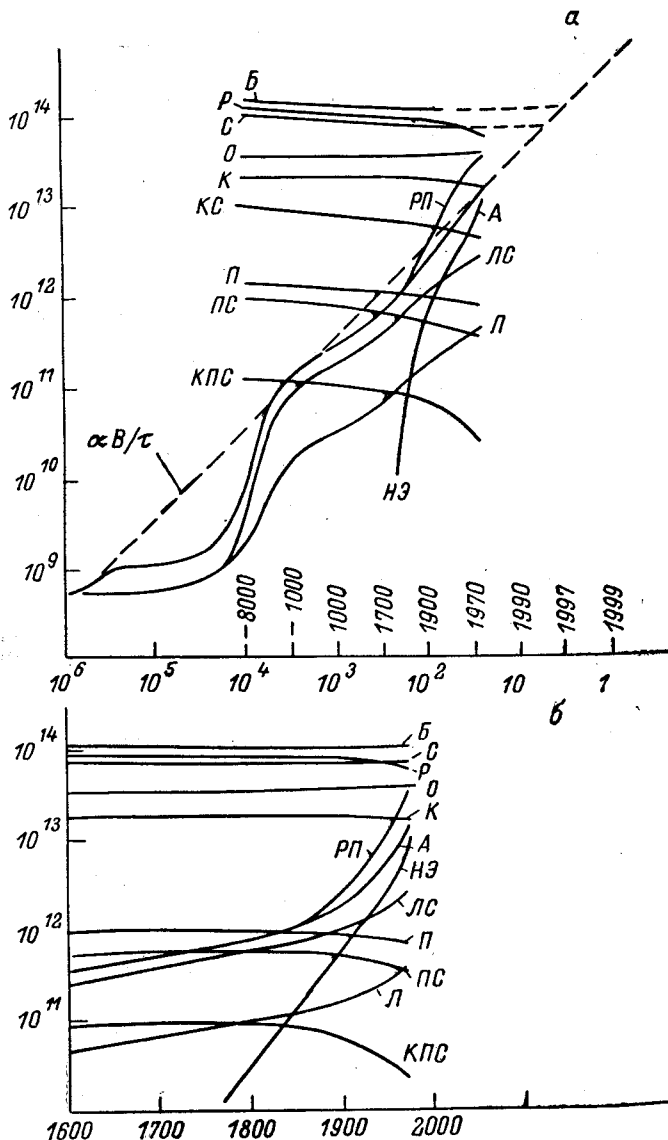


Рис. 2. Изменение продукции и потребления в биосфере.

Ось абсцисс: а (под осью) — значение  $\tau = (2000 - t)$  год в логарифмическом масштабе; а (над осью); б — время  $t$  в обычном летоисчислении; по оси ординат (а, б) — мощности потребления и продукции, Вт. Сплошные линии — первичная продукция: Б — биосферы, С — суши, О — океана, РП — освоенной людьми части суши; потребление: Р — редуцентов, К — консументов, Л — диких позвоночных, КС — консументов суши, ПС — диких позвоночных суши, КПС — крупных диких позвоночных суши, А — полное антропогенное, Л — людей, ЛС — людей и скота. Штриховая линия:  $A = \alpha_a B / \tau_a$ ,  $\alpha_a = 0.25$ ,  $\tau_a = t_a - t$ ,  $t_a = 2000$  год,  $B = 1.2 \cdot 10^{12}$  Вт. лег — биомасса биосферы.

менным мировым уловам рыбы (Ryther, 1969; Mayer, 1976), биомасса позвоночных океана принята равной их годовой продукции (Duvigneaud, 1974).

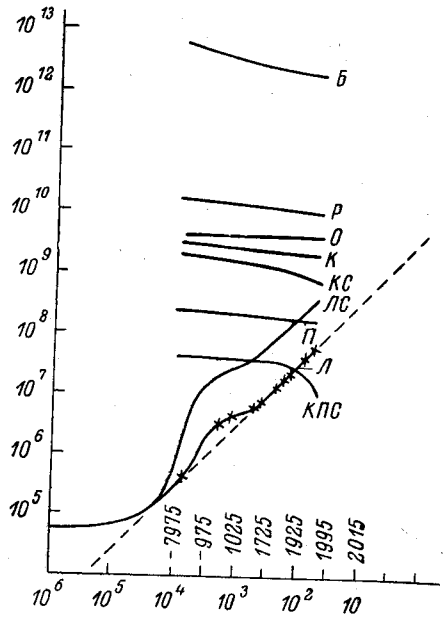
В устойчивой биосфере времена  $\tau$ , в течение которых допустимо увеличение потребления до величины  $I$  по сравнению со средними значениями  $\bar{I}$ , определяются условием (4). Спустя время  $\tau$  происходит либо падение величины потребления, либо изменение способов потребления, которое может привести к дальнейшему росту, но на протяжении уже меньшего периода времени. При  $I \gg \bar{I}$  уравнение (4) принимает вид

$$\tau = \alpha T, \quad \alpha \ll I, \quad T = B/I \quad \text{или} \quad I = \alpha B / \tau. \quad (14)$$

Рис. 3. Изменение масс живых организмов в биосфере.

Обозначения те же, что и на рис. 2 для масс организмов.

По оси абсцисс снизу —  $\tau=2025-t$  в логарифмическом масштабе, сверху —  $t$ ; по оси ординат — массы организмов в единицах сухой массы,  $L=N \cdot 15$  кг ( $N$  — число людей — см. «Население стран мира», 1978),  $ЛС=6Л$ , штриховая линия — уравнение линии  $3 \cdot 10^9$  т·год/ $\tau=L$ .



Рост народонаселения и антропогенного потребления со временем в последние тысячелетия имеет гиперболический характер (14). Штриховая кривая на рис. 2, аппроксимирующая рост полного антропогенного потребления растительной продукции биосферы  $A$ , описывается уравнением

$$A = \alpha_a B / \tau_a, \quad \tau_a = t_a - t, \quad \alpha_a = 0.25, \\ t_a = 2000 \text{ год}, \quad (15)$$

где  $B=1.2 \cdot 10^{15}$  Вт·лет — биомасса биосферы,  $t$  — время в обычной шкале летоисчисления,  $\alpha_a$  и  $t_a$  — параметры. Пищевое потребление людей  $L$ , пропорциональное росту народонаселения, описывается аналогичным уравнением с  $\alpha_{Л}=0.02$  и  $t_{Л}=2025$  год (см. рис. 3). В силу обращения (15) в бесконечность при  $t=t_a$  очевидно, что при подходе к точке  $t=t_a$  должен изменяться характер роста. Например, относительная скорость роста населения и пищевого потребления людей  $L$  ограничена величиной биотического потенциала

$$k_{Л} = L^{-1} dL/dt = L/\alpha_{Л} B \leq k_{Л \max} \sim 0.04 \div 0.05 \text{ год}^{-1}.$$

Значение  $k_{Л} \approx 0.02 \text{ год}^{-1}$  для мира в целом было достигнуто в прошедшем десятилетии («Население стран мира», 1978).

Автор благодарен Г. Г. Винбергу, В. Р. Дольнику, О. В. Заленскому, К. Я. Кондратьеву и Л. Е. Родину за обсуждения.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алпатов А. М. 1969. Влагообороты в природе и их преобразование. Л.  
 Будыко М. И. 1977. Глобальная экология. М.  
 Вальтер Г. 1968. Растительность земного шара, 1. М.  
 Винберг Г. Г. 1976. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных. Журн. общ. биол., 37, 56.  
 Горшков В. Г. 1979. Роль биоты суши и океана в глобальном углеродном балансе. Тр. семинара «Математическое моделирование углеродного цикла в системе атмосфера—океан—биосфера», ГГО им. А. И. Воейкова; Препринт ЛИЯФ № 534.  
 Иванов А. 1978. Введение в океанографию. М.  
 Лайск А. Х. 1977. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания  $C_3$ -растений. М.  
 Лархер В. 1978. Экология растений. М.  
 Ленинджер А. 1976. Биохимия. М.  
 Львович М. И. 1974. Мировые водные ресурсы и их будущее. М.  
 Население стран мира. 1978. Ред. Б. П. Урланис. М.  
 Ничипорович А. А. 1977. Теория фотосинтетической продуктивности растений. Физиол. раст., 3, 2.  
 Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.  
 Родин Л. Е., Н. И. Базилевич, П. И. Розов. 1974. Продуктивность растительного покрова Земли. Человек и среда обитания. Л.  
 Brody S. 1945. Bioenergetics and Growth. N. Y.  
 Broecker W. S., Т. Takahashi, Н. Т. Simpson, Т. Н. Peng. 1978. The fate of fossil fuel  $CO_2$ : can the global carbon Budget be balanced? Proc. Sov. Amer. Symp. on  $CO_2$ .  
 Bunt J. S. 1975. Primary productivity of marine ecosystems. In: Primary production of the biosphere. Ed. by Н. Lieth, R. Whittaker. Springer Verlag.  
 Du vign e a u d P. 1974. La synthese ecologique. Paris.

- Golley F. B. 1973. Impact of small mammals on primary production. In: Ecological energetics of homeotherms. Ed. by J. A. Gessaman. U. S. Univ. Press.
- Hemmingsen A. M. 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution. Rept. Steno, Memor. Hospital Nordisk Insulinlab., 9, 2. Copenhagen.
- Hubbert M. K. 1971. The Energy resources of the Earth. Sci. Am., 224, 61.
- Lieth H. 1975. Primary productivity of mayor vegetation units of the world. In: Primary production of the biosphere. Ed. by H. Lieth, R. Whittaker. Springer Verlag.
- Likens G. E., F. H. Bormann, R. S. Pierce, W. A. Reiners. 1978. Recovery of a deforested ecosystem. Science, 199, 492.
- Mayer J. 1976. The dimensions of human hunger. Sci. Am., 235, 4.
- Osara N. A. 1979. Trends and prospects of the world forests as renewable resources. IVBS, XX General Assembly, Helsinki 19—27 Aug. 1979.
- Platt I., D. V. S. Rao. 1975. Primary production of marine microphytes. In: Photosynthesis and productivity in different environment. Ed. by I. P. Cooper. Cambridge Univ. Press.
- Revelle R. 1976. The resources available for agriculture. Sci. Am. 165, 235.
- Rosenzweig M. L. 1968. Net primary production of terrestrial communities. Amer. Nat., 102, 67.
- Ryther J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science, 166, 72.
- Whittaker R. H. 1975. Communities and Ecosystem. Macmillan Pub. Co.
- Woodwell G. M., R. H. Whittaker, W. A. Reiners, G. E. Likens, C. C. Pelwiche, D. B. Botkin. 1978. The biota and world carbon Budget. Science, 199, 141.
- Zelitch I. 1975. Improving the efficiency of Photosynthesis. Science, 188, 626.

Институт ядерной физики

Получено 4 XII 1978.

И. М. Б. П. Константинова АН СССР,  
Ленинград.

#### S U M M A R Y

The biospheric energy flows on the autotrophic and heterotrophic levels have been studied. Maximum fluctuations of the energy flows which do not change the biospheric stationarity, are determined. On the basis of the physical, chemical, and meteorological data for the atmosphere and the ocean the estimation of the quantity and the character of the biospheric production modifications have been given. The antropogeneous biospheric energy flows are observed.