

УСПЕХИ ФИЗИЧЕСКИХ НАУК

577.3+591.104

ЭНЕРГЕТИКА БИОСФЕРЫ*В. Г. Горшков, В. Р. Дольник*

СОДЕРЖАНИЕ

1. Введение	441
2. Потoki солнечной энергии в атмосфере и у поверхности Земли	442
3. Утилизация солнечной энергии биосферой	444
4. Расход солнечной энергии на транспирацию	446
5. Трофическая организация биосферы	448
6. Биомассы, потребление и продукция в биосфере	450
7. Пределы размеров организмов	451
8. Зависимость потоков потребляемой энергии от размеров организмов	453
9. Неподвижные и передвигающиеся организмы	456
10. Энергетика подвижных животных	458
11. Доля биосферного потока энергии, используемая человечеством	461
а) Эволюция экологических ниш человека (461). б) Экология современного человечества (464). в) Возделываемые земли, пастбища и океан (465). г) Леса (467). д) Энергетика экологических ниш человека (469).	
12. Заключение	471
Приложение (к рис. 5)	475
Список основных определений и обозначений	476
Цитированная литература	477

1. ВВЕДЕНИЕ

В последнее десятилетие обсуждение проблем экологии вышло за пределы узкого круга биологов в связи с возрастающим значением этих проблем для человека. Эта статья была задумана как обзор экологических проблем в изложении, адаптированном для физиков, так как сложившаяся в экологии терминология и символика специфичны. Переложение на физический язык потребовало не только упрощения, но и преобразования многих терминов и традиционных экологических переменных. Это, возможно, несколько затруднит восприятие статьи экологами. Однако такое преобразование оказалось бесполезным с нашей точки зрения. Некоторые явления и соотношения, считающиеся в экологии случайно сложившимися, оказались закономерно обоснованными. Некоторые факторы, которым не придавалось большого значения, оказались существенными. Поэтому мы надеемся, что эта статья может представлять интерес как для физиков, так и для экологов.

Биосфера занимает тонкий слой земной поверхности, населенный всеми живыми организмами на Земле, и функционирует путем поглощения коротковолновой солнечной радиации и испускания длинноволнового теплового излучения¹⁻⁶. Живые организмы биосферы существуют за счет потоков химических элементов, которые, совершив химические превращения внутри организма, затем выводятся из него. Все выведенные из организма вещества потребляются другими организмами биосферы. В резуль-

тате круговороты химических веществ в биосфере образуют замкнутые циклы, что обеспечивается огромным разнообразием видов различных специализаций. Регуляция жизненных процессов в организме построена по принципу централизованного управления не конкурирующими между собой органами. Регуляция жизненных процессов в биосфере в целом с фиксированным входным потоком энергии основана на принципе свободной конкуренции составляющих ее организмов, что обеспечивает максимально допустимую эффективность усвоения входной энергии и распределение организмов по малоперекрывающимся экологическим нишам. В стабильных условиях число видов организмов в различных нишах достигает максимума, определяемого величиной входного потока энергии и значением минимума особей вида, обеспечивающим воспроизводство. В таком состоянии расход энергии на конкуренцию минимален. Виды, существующие в биосфере одновременно, образуют полные наборы, необходимые для обеспечения замкнутого круговорота биогенных веществ. В процессе эволюции наборы видов изменяются, сохраняя свойство полноты, обеспечивающее стабильность существования жизни.

Потоки энергии в биосфере и круговорот химических элементов основаны на фотосинтезе органики из неорганических соединений автотрофными организмами — растениями и последующем разложении образуемой органики на первичные неорганические компоненты гетеротрофными организмами. В изменчивых условиях внешней среды для любых возникающих условий существует вид, который в этих условиях развивает максимально допустимую эффективность усвоения энергии. Популяция такого вида становится доминантной, увеличивает численность и пропускает через себя основную часть потока энергии. В изменчивых условиях численность видов в среднем выше минимума, обеспечивающего воспроизводство, и, следовательно, видовое многообразие ниже, чем в стабильных условиях при одинаковых входных энергетических потоках¹⁻⁶. Возможность смены доминантных видов обеспечивается смертностью и плодовитостью. Смертность автотрофов делает принципиально невозможным образование замкнутой системы круговорота биогенных элементов внутри автотрофного организма и требует существования гетеротрофов.

Человечество входит в состав биосферы и большинства ее экосистем как один из ее видов, со своим потреблением пищи, плодовитостью, смертностью, численностью, экологической нишей и эволюцией.

2. ПОТОКИ СОЛНЕЧНОЙ ЭНЕРГИИ В АТМОСФЕРЕ И У ПОВЕРХНОСТИ ЗЕМЛИ

Основная масса процессов на Земле происходит благодаря коротковолновой солнечной радиации (J), падающей на Землю. Эта радиация перерабатывается атмосферой, подстилающей поверхностью и океаном и излучается в космическое пространство в виде теплового длинноволнового излучения Земли.

В силу большой разницы в температурах поверхностей Солнца и Земли падающее солнечное излучение может преобразоваться на Земле в работу или потенциальную энергию в обратимых равновесных процессах с коэффициентом, близким к единице. Производимая работа и накапливаемая потенциальная энергия растрачиваются на поддержание неравновесных и необратимых процессов в атмосфере, океане и биосфере.

Поток солнечного излучения на всю Землю за пределами атмосферы равен

$$\pi r^2 J_c = 4\pi r^2 J_s = 1,7 \cdot 10^{17} \text{ Вт}, \quad (1)$$

где $J_c = 4 J_s = 1360 \text{ Вт/м}^2$ — солнечная постоянная, $J_s = 340 \text{ Вт/м}^2$ —

средний поток излучения на единицу земной поверхности ^{1,7 *}), r — радиус Земли. Одна треть (альbedo) солнечного излучения отражается обратно, главным образом атмосферой ^{8,9} (рис. 1). Треть поглощения приходится

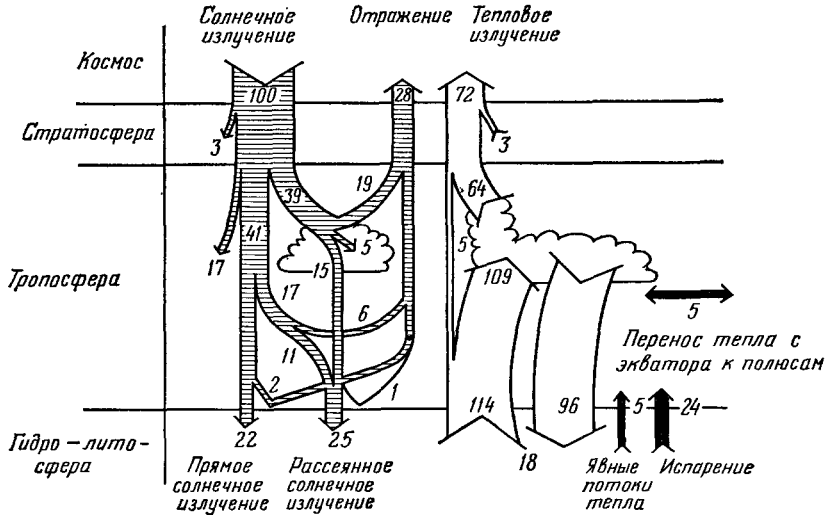


Рис. 1. Преобразование солнечной энергии в атмосфере и подстилающей поверхности (по Ротли и Митчелу ⁹).

на атмосферу. До поверхности Земли доходит $4\pi r^2 \bar{J} = 0,8 \cdot 10^{17}$ Вт = $= 6,0 \cdot 10^{20}$ ккал/год ^{8,9}. Средний поток солнечной энергии у поверхности Земли равен

$$\bar{J} = 1,2 \cdot 10^6 \text{ ккал/м}^2 \text{ год} = 3300 \text{ ккал/м}^2 \text{ сутки} = 160 \text{ Вт/м}^2. \quad (2)$$

В табл. I приведены порядки величин распределения солнечной энергии в атмосфере и на поверхности Земли. Они составляют возобновимые ресурсы мощности планеты. В последних двух строках приведены вели-

Т а б л и ц а I

Распределение солнечной энергии

	Мощность, Вт	
	полная	доступная (допустимая) *) для использования
1. Поток на всю Землю вне атмосферы ^{4, 8, 9}	$1,7 \cdot 10^{17}$	
2. Поглощение земной поверхностью ^{8, 9}	$8 \cdot 10^{16}$	
3. Расход на испарение ^{8, 9}	$4 \cdot 10^{16}$	
4. Перенос тепла с экватора к полюсам атмосферой ^{4, 9}	$1 \cdot 10^{16}$	
5. Перенос тепла с экватора к полюсам океаном ^{4, 9 *}	$2 \cdot 10^{15}$	
6. Поглощение суши ^{8, 9}	$2 \cdot 10^{16}$	
7. Мощность испарения суши (эванотранспирация) ^{8, 9}	$5 \cdot 10^{15}$	
8. Мощность фотосинтеза ¹⁰	$1 \cdot 10^{14}$	$5 \cdot 10^{13} (\leq 10^{12} ***)$

*) Максимальный поток на поверхности Земли в ясный солнечный день на перпендикулярную лучам поверхность $\sim 0,7J_c \sim 900$ Вт/м². Максимальный суточный поток при отсутствии поглощения в атмосфере на экваторе равен $J_c/\pi = 0,32J_c = 420$ Вт/м², на полюсе — $J_c \sin 23,5^\circ = 0,40J_c = 540$ Вт/м², на 25% больше, чем на экваторе ⁷.

Таблица I (продолжение)

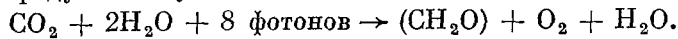
	Мощность, Вт	
	полная	доступная (допустимая) *) для использования
9. Гравитационная мощность падения осадков ^{8, 11, 12}	$1 \cdot 10^{14}$	
Гидромощность рек (падение стока с высоты 300 м) ¹¹⁻¹⁴	$3 \cdot 10^{12}$	$3 \cdot 10^{12}$ ($\sim 10^{12}$)
10. Падающая на пустыни мощность солнечной радиации ¹⁰	$6 \cdot 10^{15}$	
Мощность солнечных батарей ¹⁵ ***)		10^{12} ($< 10^{14}$)
11. Ветровая мощность ^{4, 8, 9}	$2 \cdot 10^{15}$	
Ветровые установки ¹³		$1 \cdot 10^{11}$ ($1 \cdot 10^{11}$)
12. Геотермальная мощность ¹³	$3 \cdot 10^{13}$	
Мощность вулканов и гейзеров ^{13, 16}	$3 \cdot 10^{11}$	$3 \cdot 10^{11}$ ($3 \cdot 10^{11}$)
13. Приливная мощность ^{13, 14}	$1 \cdot 10^{12}$	
Приливные станции ^{13, 14}		$6 \cdot 10^{10}$ ($6 \cdot 10^{10}$)
14. Вся возобновимая мощность	$1,7 \cdot 10^{17}$	$5 \cdot 10^{13}$ ($\geq 10^{12}$)
15. Мировое энергопотребление человечества (1978) ^{2, 4, 17}	$1 \cdot 10^{13}$	

*) При стабильном существовании человека в современной биосфере.
 **) Наблюдаемые флуктуации средней глобальной температуры Земли в течение нескольких десятков лет составляют $\sim 0,1$ К, что соответствует колебаниям потоков энергии $\sim 0,1\%$, т. е. $\sim 10^{14}$ Вт (из соотношения $J = \sigma T^4$, $dJ/J = 4d T/T$). Естественно предположить, что допустим отвод (например, в глубины океана или путем растопления льда), генерация (за счет дополнительных источников энергии) или перераспределение в глобальных масштабах тепла в размере не более средних флуктуаций. Тогда допустимая в ближайшие десятилетия мощность получения энергии путем нагрева глубинных вод океана при к.п.д. установок $\sim 1\% \leq \Delta T/T$, $\Delta T \leq 10$ К, составляет $\sim 10^{12}$ Вт.
 ***) См. гл. 12.
 ****) Допустимая мощность взята из работы¹⁵, она ограничивается запасами материалов, из которых можно сконструировать солнечные батареи, и энергозатратами на их постройку и поддержание в рабочем состоянии. Допустимая мощность ограничена допустимой для перераспределения в глобальных масштабах мощностью солнечной радиации.

чины запасов геотермальной и приливной мощности, также относящиеся к возобновимым ресурсам, и современное мировое энергопотребление, почти целиком базирующиеся на невозобновимых ископаемых ресурсах.

3. УТИЛИЗАЦИЯ СОЛНЕЧНОЙ ЭНЕРГИИ БИОСФЕРОЙ

Фотосинтез — это эндотермическая реакция синтеза первичного органического продукта из углекислого газа и воды¹⁸⁻²²:



Фотосинтетически активная радиация Солнца (ФАР) имеет длины волн от 400 до 700 нм с интенсивностью $0,43$ J у поверхности Земли^{18, 20}. Сплошной полог многоярусной растительности поглощает в среднем $J_0 = 0,8$ ФАР¹⁸. Поэтому доля солнечной энергии β , используемая растениями для фотосинтеза, равна

$$\beta \frac{J_0}{J} = 0,43 \cdot 0,8 = 0,35.$$

Зеленые растения, поглощая видимое солнечное излучение J_0 биомассой фотосинтезирующих органов B_0 , продуцируют органические вещества P_0 — валовую первичную продукцию (рис. 2). При связывании одного моля CO_2 поглощается 8 молей (эйнштейнов) фотонов ФАР и аккумуля-

руется 114 ккал²⁰ в синтезируемой органике. Считая, что средняя длина волны поглощенных фотонов равна 600 нм, получим, что 8 молей фотонов обладают энергией, равной 400 ккал²⁰. Отсюда для теоретически максимально возможного к. п. д. фотосинтеза получим величину $114/400 \approx 0,3$ ²⁰. Поэтому эффективность перехода ФАР в валовую продукцию фотосинтеза $\alpha_0 = P_0/J_0$ не может превосходить этого значения:

$$\frac{P_0}{J_0} = \alpha_0 \leq 0,3, \quad \frac{P_0}{J} = \beta\alpha_0 \leq 0,1.$$

Часть аккумулированной солнечной энергии высвобождается внутри всего растения с биомассой B_1 путем окисления в процессе дыхания R_1 растения и последующим рассеянием энергии в форме тепла. Оставшаяся энергия

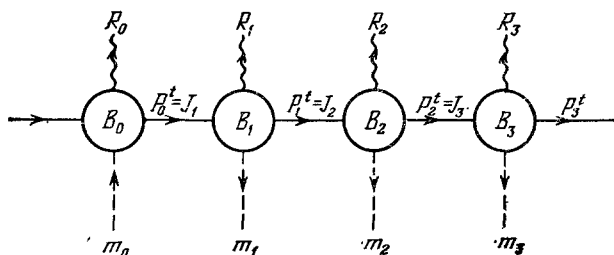


Рис. 2. Потoki энергии на трофических уровнях.

J_i — потребление, R_i — дыхание, P_i^t — полная энергия на выходе, B_i — биомасса; $i = 0$ — фотосинтезирующие органы растений, $i = 1$ — все растение, $i = 2$ — растительные гетеротрофы, $i = 3$ — плотоядные гетеротрофы.

P_1 — чистая первичная продукция — накапливается в чистом приросте массы растения и используется гетеротрофными организмами (см. рис. 2).

Коэффициент $\alpha_1 = P_1/P_0$ перехода валовой продукции в чистую в среднем для биосферы равен 0,5 и варьирует от 0,8 до 0,3 для разных растений^{1,15}. Это значит, что поток энергии, проходя через растение, ослабляется в два раза. Интенсивность чистой продукции P_1 фотосинтеза ограничена условием *)

$$\frac{P_1}{J} = \beta\alpha_0\alpha_1 = \eta_{\Phi} \leq 0,05. \quad (3)$$

*) В настоящее время процесс фотосинтеза прослеживается по циклам химических реакций от фотореакций до конечной фазы фиксации углекислоты. Однако энергетика этих реакций до конца не ясна. Хорошо известны лишь начальная энергия фотонов и конечная энергия, аккумулированная в синтезированной органике. Экспериментально валовая продукция фотосинтеза (P_0) определяется, исходя из потоков поглощения основных элементов из окружающей среды, но не энергии. Чистая продукция $P_1 = P_0 - R_1$. Дыхание R_1 определяется по продуктам распада органики в окружающую среду. Чистая продукция P_1 измеряется непосредственно. Измерение дыхания затруднено необходимостью разделения синхронных противоположно направленных поглощаемых и выбрасываемых из организма потоков веществ. Эту разность удается определить путем использования меченых (радиоактивных или имеющих другой изотопный состав) элементов и сложного чередования световых и темновых промежутков времени^{18,20}. Однако при таких измерениях не учитывается возможность энергетических процессов внутри фотосинтезирующих органов, происходящих по безотходному замкнутому циклу без потребления и выброса веществ в окружающую среду или их заметного транспорта внутри организмов. Такие энергетические преобразования, могущие иметь мощности, близкие ко всей поглощенной ФАР, следовало бы включить в метаболизм растения. В результате в силу большой разницы в температурах Земли T и Солнца T_C истинный к. п. д. использования растением солнечной энергии может оказаться близким к термодинамическому пределу $(T_C - T)/T_C \sim 0,95$. В связи с этим всю поглощенную и неаккумулированную в валовой продукции P_0 солнечную ФАР в блоке продуцирования B_0 (см. рис. 2) мы обозначили аналогично

В табл. II приведены значения для наблюдаемых в естественных условиях средних и максимальных эффективностей валовой и чистой продукции фотосинтеза за год и за короткие промежутки времени в течение интенсивного дневного фотосинтеза.

Наблюдаемые максимальные значения близки к теоретически возможным^{18, 20, 21}. Близкие к максимальным среднегодовые значения эффективности фотосинтеза наблюдаются как у отдельных культурных (сахарный

Т а б л и ц а II

Коэффициент эффективности фотосинтеза (в %) для валовой (P_0/J) и чистой ($P_1/J = \eta_f$) первичной продукции по отношению к полному потоку солнечной энергии (J)

Эффективности использования солнечной энергии	Среднее по всей Земле за год 1, 6, 10	Наблюдаемый максимум у отдельных видов за год 1, 10, 20	Наблюдаемый максимум у отдельных видов в течение дня ²¹	Теоретический максимум ²⁰
P_0/J	0,2	2,5	6,9*)	10
P_1/J	0,1	1,4	4,6	6,6*)

*) Значения вычислены в предположении, что дыхание = (1/3) P_0 .

тростник, кукуруза, сорго^{1, 20, 21}), диких (эвкалипт²⁰) растений, так и у целых экосистем (дождевой тропический лес¹, тропическое болото¹⁰, морские эстуарии и рифы¹⁰).

4. РАСХОД СОЛНЕЧНОЙ ЭНЕРГИИ НА ТРАНСПИРАЦИЮ

Транспирация — испарение с поверхности листьев — участвует в метаболизме растения, обеспечивая подъем и перераспределение питательных веществ и воды из почвы с помощью капиллярных менисков в листьях и осмотического давления в клетках. Энергия подъема соков составляет, однако, не более тысячной доли энергии транспирации того же количества влаги, основной функцией которой является охлаждение листа до оптимальной температуры.

Экспериментально установлено, что для всех растений суши среднегодовая чистая продукция P_1 пропорциональна количеству транспирируемой влаги¹, отношение которой к приросту веществ, выраженных в сухой массе (с. м.), называется коэффициентом транспирации:

$$k_c = a_T \rho E / P_{1c} = \frac{K_c a_T \rho E}{P_1}, \quad (4)$$

где a_T — доля транспирации в полном испарении ρE с единицы площади, K_c — калорийность сухой органической массы. Чистая первичная продукция P_1 выражена в Вт, скорость испарения E — в м/с (или в мм/год). Для многих диких и сельскохозяйственных культур $k_c = 500$ ^{1, 22}, т. е. для синтеза 1 т сухих растительных веществ органики требуется 500 т воды. Для сравнения: фабричное производство 1 т органических веществ расходует 3500—5000 т воды²³.

Среднее значение k_c для зрелых растительных формаций в любой части биосферы равно 400²⁴ ($k_{ж} = a_T E / V_1 = k_c K_{ж} / K_c \sim 100$). Оценить

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, обеспечивающем накопление энергии в конечных продуктах фотосинтеза.

полную продукцию суши с помощью (4) можно по известным величинам среднего испарения $E = 500$ мм/год ($5 \cdot 10^3$ т/га·год)^{11,12}, площади суши S (табл. III) и среднего значения \bar{a}_τ . В преобразованных человеком обла-

Т а б л и ц а III

Биосфера Земли (сухая масса) *)

Экосистемы	Растения							Консументы					
	$S, 10^8$ га	d_0	$\mathcal{B}_1, 10^9$ т	$\mathcal{P}_1, 10^9$ т/год	$B_1, \text{т/га}$	$P_1, \text{т/га}\cdot\text{год}$	$\tau_1, \text{год}$	$\beta_2^k, \%$	$\mathcal{B}_2^k, 10^7$ т	$\mathcal{P}_2^k, 10^7$ т/год	$E_2^k, \text{кт/га}$	$\tau_2^k, \text{год}$	$\alpha_2^k, \%$
Лес	57	8	1700	80	300	14	21	5	70	47	120	1,5	10
Саванна, степи	24	4	70	20	24	8	3	10	30	38	125	0,8	15
Пашня	14	4	10	10	7	7	1	1	1	1	7	1	10
Болота, марши	2	7	30	6	160	30	5	10	2	3	100	0,7	10
Озера, реки	2	2	0,05	1	0,2	5	0,05	10	1	1	50	1	10
Пустыни, тундры	50	0,7	20	2	4	0,4	10	5	1	1	2	1	10
Все континенты	150	4,4	1800	120	120	8	15	7 (1)	100 (1)	90 (9)	70 (1)	1 (0,2)	11
Открытый океан	332	0,6	1	40	0,03	1	0,03	42	80	250	24	0,3	15
Прибрежные воды	27	2	0,3	10	0,1	4	0,03	30	16	43	60	0,4	14
Эстуарии, рифы	2	8	2,6	4	14	20	0,7	15	3	8	150	0,4	13
Весь океан	360	0,8	4	50	0,1	1,4	0,08	40 (1)	100 (10)	300 (10)	30 (3)	0,3 (1)	15
Весь земной шар	510	1,7	1800	170	30	3	11	17 (1)	200 (10)	400 (20)	40 (2)	0,5 (0,4)	14

П р и м е ч а н и е. S — площадь, $d_0 = \sum_i d_0^i$ — листовой индекс (сумма по всем встречающимся видам растений), d_0^i — отношение фотосинтезирующей поверхности растений к приходящей на него поверхности Земли (до ближайших растений того же вида), листовой индекс водных экосистем оценен авторами (см. с. 457), \mathcal{B} и \mathcal{P} — общая масса и продукция живых организмов, $B = \mathcal{B}/S$ и $P = \mathcal{P}/S$ — биомасса и продуктивность (на единицу площади), $\tau = \mathcal{B}/\mathcal{P}$ — время оборота биомассы, β_2 — доля потребления первичной продукции дикими консументами, $\alpha_2 = \mathcal{P}_2/\mathcal{P}_1$, β_2^k — эффективность перехода растительной продукции в животную. Таблица составлена по данным работы¹⁰. В скобках приведены данные, относящиеся к диким позвоночным животным.

стях суши, составляющих (2/3) S , $a_\tau \approx 0,4$ ²², в нетронутых $a_\tau = 0,9$ ¹⁰. В результате имеем $\bar{a}_\tau = 2/3 \cdot 0,4 + 1/3 \cdot 0,9 = 0,55$. Отсюда для чистой продукции суши получаем

$$\mathcal{P}_1 = SP_1 = \mathcal{K}_c \frac{\bar{a}_\tau \bar{E} S}{\bar{k}_\tau} = 6 \cdot 10^{13} \text{ Вт}, \quad \mathcal{K}_c = 4,5 \text{ ккал/г.} \quad (5)$$

Эта величина близка к полной продукции суши, полученной непосредственными измерениями (см. табл. III). Доля солнечной энергии, затрачиваемая на транспирацию растений (η_τ) равна

$$\eta_\tau = \frac{a_\tau L_w \rho E}{J}, \quad (6)$$

где $L_w = 0,6$ ккал/г — скрытая теплота испарения воды. В силу соотношения (4) η_{ϕ} однозначно связано с η_T

$$\eta_{\phi} = \frac{P_1}{J} = \frac{\mathcal{K}_c \eta_T}{L_w k_T} = \frac{7,6}{k_T} \eta_T. \quad (7)$$

В естественных растительных сообществах при $E = \bar{E}$, $a_T = 0,9$ получаем $\eta_T = 0,25$, $\eta_{\phi} = 5 \cdot 10^{-3}$. Таким образом, растения используют до 25% солнечной энергии, до 60% всех возобновимых водных ресурсов суши и в значительной степени определяют ее климатические условия.

5. ТРОФИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОСФЕРЫ

Поток энергии в биосфере может быть понят на основе представления о последовательных трофических уровнях¹ (см. рис. 2).

Трофические уровни продуцентов — зеленых растений описаны в гл. 3. Чистая первичная продукция растений P_1 используется консументами (в живом виде) и редуцентами (в отмершем виде), составляющими следующий трофический уровень *) с биомассой B_2 . Поглощаемая ими органика J_2 расходуется путем дыхания R_2 на жизненные процессы, а выходящая преобразованная органика P_2 составляет пищу высших трофических уровней⁶.

Для особи, популяции или вида i заданного трофического уровня n , расположенных сплошным покровом или дискретно на поверхности Земли, энергетические потоки на единицу поверхности Земли обозначены заглавными обычными латинскими буквами **). Обозначим полную входную — потребляемую — мощность через J_n^i , мощность, растрчиваемую на дыхание, — через R_n^i , полную мощность на выходе через P_n^{ti} . Эти величины связаны условием

$$J_n^i = R_n^i + P_n^{ti}, \quad P_n^{ti} = P_n^{i'} + P_n^{si} \quad (8)$$

где P_n^{ti} состоит из вновь синтезируемой органики (продукции) P_n^i и неиспользованной части входной органики (экскретов) P_n^{si} . Поток энергии протекает через биомассу организмов B_n^i , приходящуюся на единицу земной поверхности. Для полной характеристики особи, популяции или вида i заданного трофического уровня n необходимо также знать, с какой части земной поверхности собирается входящий поток энергии. Эту величину

$$d_n^i = \frac{s_n^i}{S_n^i} \quad (9)$$

— проекционный индекс организма — определим как произведение плотности организмов (на единицу земной поверхности территории обитания) $1/S_n^i$ на площадь проекции живого организма (на поверхность Земли) s_n^i , где S_n^i — территория, приходящаяся на один организм. Для монокультур, покрывающих поверхность Земли в один сплошной слой организмов, $d_n^i = 1$. Если условно считать «организмами» отдельные фотосинтезирующие части растений, то $d_0 = \sum_i d_0^i$ будет совпадать с листовым индексом ***)

^{10,18}. Задание проекционного индекса исключает необходимость задания

*) В экологии редуценты обычно не объединяются с консументами, однако для упрощения такое объединение допустимо.

***) Для обозначения переменных отдельных особей, популяций, экосистем и биосферы в целом мы будем использовать соответствующие заглавные курсивные латинские буквы.

***) Проекционный индекс скопления различных организмов равен сумме их проекционных индексов. Листовой индекс — отношение фотосинтезирующей поверхности растений к площади поверхности Земли, на которую они проектируются.

численности организмов. Набор независимых переменных J_n^i , P_n^{ti} , P_n^i , B_n^i , d_n^i достаточно характеризует энергетику экологии вида n , i .

Выходящие потоки энергии $P^t = P + P^a$ могут быть заданы с помощью коэффициентов усвоения η и эффективности трансформации энергии α

$$J - P^a \equiv \eta J, \quad \frac{P}{J} \equiv \alpha, \quad \alpha^a \equiv \frac{P^a}{J} = 1 - \eta, \quad (10)$$

где η^J — усвоенная часть входного потока энергии (метаболизм). Для большинства организмов биосферы коэффициент усвоения $\eta \sim 0,8$ и зависит от объектов питания, в ряде случаев понижаясь до $0,4-0,3$ ⁶. Коэффициент эффективности трансформации энергии пищи в продукцию $\alpha \sim 0,1$ и является малым параметром¹, но у одноклеточных и бактерий α в некоторых случаях достигает величины $0,3-0,4$ ^{6,19}. Коэффициент $\alpha^a = 1 - \eta \sim 0,2$ характеризует трансформацию входной энергии в экскре-ты, служащие пищей для редуцентов.

В стационарном случае, когда на всех трофических уровнях экосистемы или биосферы в целом не происходит изменения биомассы, суммарный выход потока энергии каждого трофического уровня должен полностью потребляться следующим трофическим уровнем:

$$\sum_i P_n^{ti} \equiv P_n^t = J_{n+1} \equiv \sum_i J_{n+1}^i. \quad (11)$$

Для дальнейшего удобно ввести долю β_n^i видового потребления J_n^i в общем потреблении J_n на данном трофическом уровне n :

$$\beta_n^i = \frac{J_n^i}{J_n}; \quad \sum_i \beta_n^i = 1. \quad (12)$$

Наличие малого параметра $\alpha_n \sim 0,1$ или $\alpha_n^a \sim 0,2$ приводит к тому, что поток энергии во всех цепях уменьшается примерно в 10 раз при прохождении каждого трофического уровня, образуя «экологическую пирамиду» с продуцентами (зелеными растениями) в основании, растительноядными на втором этаже пирамиды, хищниками на третьем и т. д. Малости α_n и α_n^a *) позволяют причислить каждый вид к определенному трофическому уровню по главной составляющей его питания. Действительно, если вид, например, должен в равной степени питаться растительной и животной пищей, количество которой в экосистеме в 10 раз меньше растительной, то его численность будет определяться количеством животной пищи и совпадать с численностью хищника. Поэтому такое положение вида, если его численность стремится к максимально возможной, является неустойчивым: виду выгодно либо, сохраняя численность, отказаться от растительной пищи и целиком перейти на животную пищу, либо, сократив потребление животной пищи, увеличить численность, перейдя на трофический уровень растительноядного. Возможно, однако, существование

*) В экологической литературе редуценты обычно не делятся на трофические уровни^{1,6}. Наличие малого параметра $\alpha_n^a \sim 0,2$ позволяет четко различать по крайней мере два трофических уровня редуцентов: $n = 2$ и $n = 3$. Редуценты с $n = 2$ питаются преимущественно мертвой растительной органикой, ибо $\alpha_1^a = 0$, и потребляют большую часть ($\beta_2^a \sim 0,9$) потока энергии на трофическом уровне с $n = 2$. Их продукция составляет значительную часть в потреблении консументов с $n = 3$. Главную часть потребления редуцентов с $n = 3$ составляют экскре-ты консументов и тела отмерших редуцентов с $n = 2$. Экскре-ты следующего трофического уровня с $n = 3$ также потребляются редуцентами с $n = 3$, однако составляют лишь десятую часть их рациона. Разделение редуцентов на трофические уровни позволяет написать уравнение (11).

всеядных животных (например, медведь) с численностью хищников, питающихся в равных количествах животными и такими частями растений, которые составляют, как и животная пища, десятую долю растительной продукции (плоды, семена и т. п.). Этих животных естественно относить к трофическому уровню хищников.

Одновременно с использованием энергии органических веществ происходит их разложение до неорганических. Последние выводятся в окружающую среду и вновь используются продуцентами для построения органических соединений. Этот процесс указан на рис. 2 штриховыми линиями, изображающими массу выведенных неорганических компонентов (m_n). Для стабильного существования биосферы должно выполняться соотношение, определяющее замкнутость цикла круговорота каждого химического элемента:

$$m_0 = \sum_{n=1}^{n_{\max}} m_n,$$

где m_0 — масса химических элементов, используемых продуцентами на построение органической продукции.

Живые организмы имеют заданную структуру со строго определенными процентами соотношения составляющих их элементов. Поэтому недостаток одного из них будет лимитировать синтез всей живой органики (закон минимума Либиха).

6. БИОМАССЫ, ПОТРЕБЛЕНИЕ И ПРОДУКЦИЯ В БИОСФЕРЕ

Первичный продукт фотосинтеза имеет калорийность 4,2 ккал/г сухого веса; первичная продукция состоит из углеводов (4,2 ккал/г), белков (5 ккал/г) и жиров (9,3 ккал/г) и имеет суммарную калорийность сухой биомассы (\bar{K}_c) 4,5 ккал/г. Весь дальнейший поток энергии в биосфере осуществляется путем многоступенчатого потребления, усвоения и окисления этих органических веществ. Для пересчета живой ($B_{ж}$) и сухой (B_c) биомассы в энергетические единицы (B) используются коэффициенты ^{1,10 *}

$$\begin{aligned} B &= K_c B_c = K_{ж} B_{ж}, \quad \bar{K}_c = 4,5 \text{ ккал/г} = 6,0 \cdot 10^2 \text{ Вт} \cdot \text{год/т}, \\ \bar{K}_{ж} &= 1 \text{ ккал/г} = 150 \text{ Вт} \cdot \text{год/т}, \quad \text{Вт} \cdot \text{год} = 8,8 \text{ кВт} = \text{час}. \end{aligned} \quad (13)$$

В табл. III представлены биомассы и продукции важнейших компонентов биосферы (до 1900 г.) по данным работы ¹⁰. Все цифры отклоняются не более чем на 30—50% и в среднем на 10—20% от данных, полученных другими авторами разными способами в большом количестве работ ^{1,10, 25,26-31}. Поэтому эти значения можно рассматривать как погрешности приводимых величин. В скобках в графе консументов приведены данные для растительноядных диких позвоночных животных. Потребление позвоночных суши оценено по данным работ ^{19,32-42}, их биомасса и продукция вычислены по формулам гл. 7, 8 этой статьи. Продукция позвоночных океана принята равной 10 современным мировым уловам рыбы ²², их биомасса принята равной годовой продукции ($\tau_2 = 1$ год) ²², потребление — в $\alpha_2^{-1} = 10$ раз больше продукции ²².

Как видно из табл. III, в устойчивой биосфере на суше консументы в среднем потребляют лишь $\beta_2^k = 7\%$ продукции (нигде не выше 10%),

*) Используемое значение $\bar{K}_{ж}$ соответствует 80% воды в организме. Для животных $K_{ж}$ зависит от варьирующего содержания жира и в ряде случаев достигает 2 ккал/г ¹.

остальной поток энергии чистой первичной продукции идет по цепи редуцентов, потребляющих в отмершем виде 93% продукции суши. В океане в силу опускания мертвых остатков на дно значительно больший поток энергии идет через цепь консументов ($\beta_2^{\text{о}} = 40\%$).

Биомасса мертвой органики суши (в основном почвенный гумус) составляет $2 \cdot 10^{12}$ т (без угля, нефти и газа) и совпадает с величиной живой биомассы²⁵. Запасы мертвой органики в океане — $4 \cdot 10^{12}$ т — в два раза больше, чем на суше. Общая биомасса живой и мертвой органики Земли — $8 \cdot 10^{12}$ т сухого веса или $4 \cdot 10^{12}$ т углерода и по порядку величины совпадает с запасом каменного угля — $7 \cdot 10^{12}$ т углерода (запас нефти и газа — $1,3 \cdot 10^{11}$ т)^{2,14}. Сжигание всей этой органики ($\sim 10^{13}$ т углерода) свяжет лишь 2% атмосферного кислорода, запас которого в атмосфере $\sim 10^{15}$ т. Запас органики, дисперсно распределенной в осадочных породах, имеет порядок $(5-9) \cdot 10^{15}$ т^{2,31} и достаточен для связывания всего атмосферного кислорода. Это подтверждает биогенное происхождение атмосферного кислорода, часть которого израсходовалось на окисление вулканических извержений³¹.

7. ПРЕДЕЛЫ РАЗМЕРОВ ОРГАНИЗМОВ

Вследствие равномерности распределения солнечной энергии в среднем все экологические переменные, отнесенные к единице поверхности, не зависят от горизонтальных размеров организмов. Поэтому оказывается возможным выразить их как функции только вертикального размера l , для определения которого достаточно знать массу организма M и площадь его проекции s . Плотность тела организмов с точностью до процентов равна плотности воды, поэтому *)

$$M = \rho l s, \quad \mathcal{B} = K_{\text{ж}} M, \quad \bar{K}_{\text{ж}\rho} \approx 150 \text{ Вт} \cdot \text{год}/\text{м}^3, \quad (14)$$

где s — проекция организма на поверхность Земли, l — эффективный вертикальный размер, \mathcal{B} — энергосодержание организма¹³, $K_{\text{ж}\rho}$ — удельная калорийность живой массы на единицу объема. Для передвигающихся организмов, имеющих компактную форму, $s \sim l^2$ и все размеры имеют один и тот же порядок величины, поэтому размер может быть определен через массу: $l = (M/\rho)^{1/3}$.

Частота потребления (удельная мощность потребления организма на единицу его энергосодержания) ν связана следующим образом с потреблением всего организма \mathcal{Y} , с потреблением организма на единицу его проекции j и со скоростью потребления v :

$$j = \frac{\mathcal{Y}}{s}, \quad \nu \equiv \frac{\mathcal{Y}}{\mathcal{B}} = \frac{v}{l}, \quad v = \frac{j}{K_{\text{ж}\rho}}; \quad (15)$$

ν имеет размерность частоты и определяет, сколько своих энергосодержаний в единицу времени употребляет организм, а v — скорость потребления — имеет размерность скорости и определяет, с какой скоростью поступает потребляемая органика внутрь организма через единицу его проекции на поверхность Земли (или через среднее сечение организма для передвигающихся животных). Например, для человека $\nu \sim 10 \text{ год}^{-1}$, $v \sim 4 \text{ м/год}$. Аналогично можно ввести скорость полного гетеротрофного

*) Гетеротрофное потребление определяется в основном вторым трофическим уровнем растительных, поэтому в этом и последующих главах для простоты опущен индекс трофического уровня $n = 2$ и индекс вида i , который сохраняется лишь в необходимых случаях.

потребления

$$V_1 = \frac{\sum_i J^i}{K_{ж\rho}} = \frac{P_1}{K_{ж\rho}}, \quad (16)$$

равную скорости прироста всей растительности на единицу земной поверхности; эту скорость, в отличие от скорости потребления организма, будем обозначать заглавной буквой.

Скорость потребления организма слабо зависит от размеров в пределах классов животных и является одной из основных характеристик организма. При фиксированной скорости потребления v частота потребления ν падает с увеличением размера l (15).

Жизненные процессы могут протекать только в определенных пределах величины ν от ν_{\min} до ν_{\max} . Ниже ν_{\min} поступление энергии не обеспечивает необходимых затрат на существование, выше ν_{\max} скорости химических реакций оказываются недостаточны для переработки всей поступающей энергии. В силу одинаковой принципиальной биохимической организации всех живых клеток порядок величины ν_{\min} и ν_{\max} примерно одинаков для всего живого ^{1,6,21,22,32-36}.

$$10^{-1} \text{ год}^{-1} \sim \nu_{\min} \leq \nu \leq \nu_{\max} \sim 10^4 \text{ год}^{-1}. \quad (17)$$

Уравнение (15) и неравенство (17) позволяют определить пределы размеров различных групп живых организмов, если известна их скорость потребления v .

Средние скорости потребления у бактерий, грибов, одноклеточных и многоклеточных растений $v \sim 10^{-3}$ м/год ^{18,35,36}, откуда для пределов размеров бактерий, грибов и растений получаем 10^{-7} м $\leq l \leq 10^{-2}$ м. Полученные пределы соответствуют наблюдаемым у бактерий, грибов и водорослей, но кажутся противоречащими тому, что мы наблюдаем у высших растений. Как следует из табл. III, средняя биомасса сплошного покрова леса ($d_1 \geq 1$) составляет $B_c \sim 300$ т/га сухой массы, т. е. $B_{ж} \sim \sim 1000$ т/га = 0,1 т/м² живой массы, что соответствует вертикальному размеру слоя $L_1 \sim 10^{-1}$ м. Однако большую часть ($\sim 90\%$) ^{10,25} биомассы леса составляет лишённая потоков потребления «скелетная» древесина стволов и ветвей, поэтому мы получаем для слоя, метаболически активной лесной органики толщину $l_1 \leq 1$ см. Это соответствует приведенным выше пределам.

Горизонтальные же размеры грибов и растений не ограничены, поэтому отсутствие конкуренции между отдельными частями одного растения или гриба и возможность концентрации потоков энергии в отдельных органах (типа побегов растений и органов размножения грибов) до скоростей в десятки и сотни раз больше средних ($\bar{\nu} \sim 10^{-3}$ м/год) за счет незначительного уменьшения потоков энергии в рабочих органах (корнях, листьях, мицелии) часто приводит к большей конкурентоспособности организмов с большими продольными размерами по сравнению с набором независимых организмов, занимающих ту же поверхность.

Увеличение потребляющего слоя растений возможно только путем увеличения к. п. д. фотосинтеза, который в процессе конкурентной эволюции растений вышел на максимально возможный глобальный уровень несколько сотен миллионов лет назад. Минимальная толщина растительного слоя, обеспечивающего полное поглощение видимого света и нормальную величину фотосинтеза, имеет порядок $L_{\min} \sim 3 \cdot 10^{-7}$ м¹; при дальнейшем уменьшении слоя увеличивается его прозрачность и фотосинтез падает, что приводит к уменьшению скоростей прироста чистой первичной продукции. При недостатке биогенов возможно построение био-

массы растительного (и гетеротрофного) слоев общей толщиной $L \sim 10^{-6}$ м, способных обеспечить нормальный фотосинтез и замкнутость круговорота биогенов, на что требуется $\sim 1 \text{ г/м}^2 = 10 \text{ кг/га}$ живой органики. Лес с толщиной слоя $L_1 \sim 10^{-1}$ м требует в 10^5 раз больше биогенов для построения своей биомассы, чем минимальный растительный слой. Таким образом, наличие лесов свидетельствует об отсутствии лимитирования биогенами (но отсутствие лесов не означает недостатка биогенов, оно свидетельствует лишь о недостатке влаги).

Животные могут увеличивать скорости потребления путем совершенствования способов усвоения, что позволяет им увеличивать размеры и конкурентоспособность в борьбе за пищевые ресурсы. Возникновение пищеварительной и распределительной систем, активного дыхания и т. п. позволило увеличить скорости потребления у многоклеточных животных. Пойкилотермные («холоднокровные») многоклеточные имеют средние скорости потребления $v \sim 3 \cdot 10^{-1}$ м/год^{34,38}. Пределы их размеров $3 \cdot 10^{-5} \leq l \leq 3$ м. Этот диапазон полностью использован живыми организмами — от яиц насекомых до китовой акулы и гигантских рептилий^{35,38}. Гомойотермные («теплокровные») — млекопитающие и птицы — достигли предельно допустимых биологических скоростей потребления $v \sim 10$ м/год. У них $j \sim 10^3$ Вт/м² — порядка солнечной постоянной, в то время как у бактерий, грибов и растений $j \sim 0,1$ Вт/м², а у пойкилотермных животных $j \sim 30$ Вт/м². Повышение достигнуто ценой поднятия температуры тела вплоть до границ разрушения белков³². Допустимые размеры теплокровных оказываются наибольшими в биосфере: $10^{-3} \leq l \leq 10^2$ м. В действительности теплокровные используют меньший диапазон — от 10^{-2} м (колибри и землеройки) до 6 м (гренландский кит). Пределы этого диапазона определяются невозможностью сохранения устойчивого теплового баланса вне этих пределов⁴⁰.

Таким образом, изменение частот потребления v на 5 порядков от 10^{-1} год⁻¹ до 10^4 год⁻¹ и скоростей потребления v на 4 порядка от 10^{-3} м/год дает возможность построения организмов с размерами l в пределах 9 порядков от 10^{-7} и до 10^2 м. Распределение размеров животных, когда-либо существовавших на Земле, охватывает диапазон l от 10^{-7} до 6 м.

8. ЗАВИСИМОСТЬ ПОТОКОВ ПОТРЕБЛЯЕМОЙ ЭНЕРГИИ ОТ РАЗМЕРОВ ОРГАНИЗМОВ

Вертикальный размер организмов l (14), скорость потребления на единицу проекции на поверхность Земли v (15), доля потребления β (12) и два коэффициента — усвоения η и экологической эффективности α (10) — образуют пять независимых переменных, однозначно связанных с используемыми в экологических исследованиях переменными JP , P^a , B , d (8), (9). Биомасса (в энергетических единицах) B и проекционный индекс d следующим образом связаны с v , β и l (15), (16), (13):

$$B = \frac{\beta P_1}{v}, \quad d = \frac{B_{\text{ж}}}{\alpha l} = \frac{\beta V_1}{v}, \quad (18)$$

где индексы вида i и номер трофического уровня $n = 2$ опущены, P_1 — полное потребление, равное полной продукции растений.

Суммирование потребления по всем видам заданного размера l дает возможность определить распределение потребления энергии по организмам разных размеров на любом трофическом уровне, что важно для понимания соотношения численностей организмов разных размеров в природе и оценки их роли в биосфере.

Распределение потребления энергии как функция от l меняется на характерном протяжении размеров порядка размеров организмов, которые она описывает, т. е. на расстояниях $\Delta l \sim 10^{-6}$ м для одноклеточных и $\Delta l \sim 1$ м для крупных животных. Поэтому плотность распределения имеет смысл для относительного единичного интервала dl/l и зависит от $x = \ln(l/l_0)$ *). Определим плотность распределения потребления по размерам следующим образом:

$$\beta(z) = 2,3l \frac{1}{\Delta l} \sum_i^{l+\Delta l} \beta^i, \quad \int \beta(z) dz = 1, \quad z = \lg \frac{l}{l_0} = 0,43x, \quad (19)$$

где $\Delta l \sum_i^{l+\Delta l} \beta^i$ — доля потребления, приходящаяся на единичный интервал размера dl , имеющая размерность обратной длины, $\beta(z)$, включающая в себя фазовый объем l , так же как и β^i (12), безразмерна. Эти действия обеспечивают переход от линейной шкалы l к логарифмической, которая обычно используется в экологической литературе.

На рис. 3, а штриховой линией изображено поведение распределения $\beta(z)$, имевшее место до начала нашего столетия¹⁰. Сплошной кривой представлено современное распределение, в котором доля антропогенного потребления (людей и домашних животных) в интервале $-0,4 \leq z \leq \leq -0,1$, $\Delta z = 0,3$ составляет 25—30% потребления гетеротрофами суши. Оно подробно анализируется в конце статьи. Гистограмма построена на основании эмпирических данных о потреблении редуцентов и консументов суши. (См. табл. III^{19, 33, 40-42}.)

Как видно из табл. III, 90% потребления гетеротрофов суши приходится на редуцентов — бактерий и грибы, — разлагающих отмершую биомассу растений и занимающих основную область размеров от 10^{-6} м до 10^{-4} м. Около 10% потребления гетеротрофов приходится на членистоногих консументов (главным образом насекомых), поедающих живую растительность, почвенных червей и пр. Они покрывают основную область размеров от 10^{-4} м до 10^{-2} м. Позвоночные потребляют ~1% чистой первичной продукции растений суши⁴⁰⁻⁴². Эти животные не играют заметной роли в распределении потоков энергии в биосфере, однако их воздействие используется биосферой для тонкой настройки системы.

В океане значительно больший поток энергии протекает через консументов, поедающих фитопланктон в живом виде. Основную часть этих консументов составляет мелкий зоопланктон. Потребление позвоночных (рыб), так же как и на суше, составляет величину ~1%. Поэтому распределение гетеротрофного потребления $\beta(z)$ в океане имеет такой же вид, как и на суше, хотя обеспечивается иным соотношением консументов и редуцентов.

Распределение (см. рис. 3, а) — одна из фундаментальных динамических характеристик биосферы как системы. Причины, порождающие это распределение, пока не ясны до конца.

Распределение потребления энергии растениями в зависимости от их размеров имеет свои особенности, определяющиеся условиями, в которых происходит поглощение солнечной энергии, воды и биогенных питательных веществ. Распределение существенно различается на суше и в вод-

*) В общем случае зависимость от размера имеет вид $v(x)$, $\beta(x) = (l/l_0)^b a(x) = = e^{bx} a(x)$, где функция $a(x)$ меняется медленнее экспоненты. В настоящее время экспериментальные данные дают возможность определить только индексы b у $\beta(x)$ и $v(x)$, функция $a(x)$ аппроксимируется средними постоянными значениями^{32, 34, 39}, в результате чего уравнения зависимостей приобретают привычный в экологической литературе вид $aM^{b/3}$.

ных экосистемах. На суше максимум потребления приходится на крупнейшие растения — деревья. В море главная часть потребления солнечной энергии приходится на мелкие одноклеточные водоросли.

С учетом условия нормировки (19) гистограмма рис. 3, а может быть аппроксимирована функцией вида

$$\beta(z) = 1,16 \cdot 10^{-z/2} = 1,16 \sqrt{\frac{l_0}{l}} \quad (l_0 = 1 \text{ м}, z = \lg \frac{l}{l_0}) \quad (20)$$

для начала века и $\beta(z) = 0,8 \cdot 10^{-z/2}$ (с включением антропогенного пика) для настоящего времени. Распределение (20) соответствует падению потребления на порядок с ростом размеров l на два порядка.

Рассмотрим теперь, как заполняется распределение разными группами организмов. На рис. 3, б показано заполнение распределения $\beta(z)$

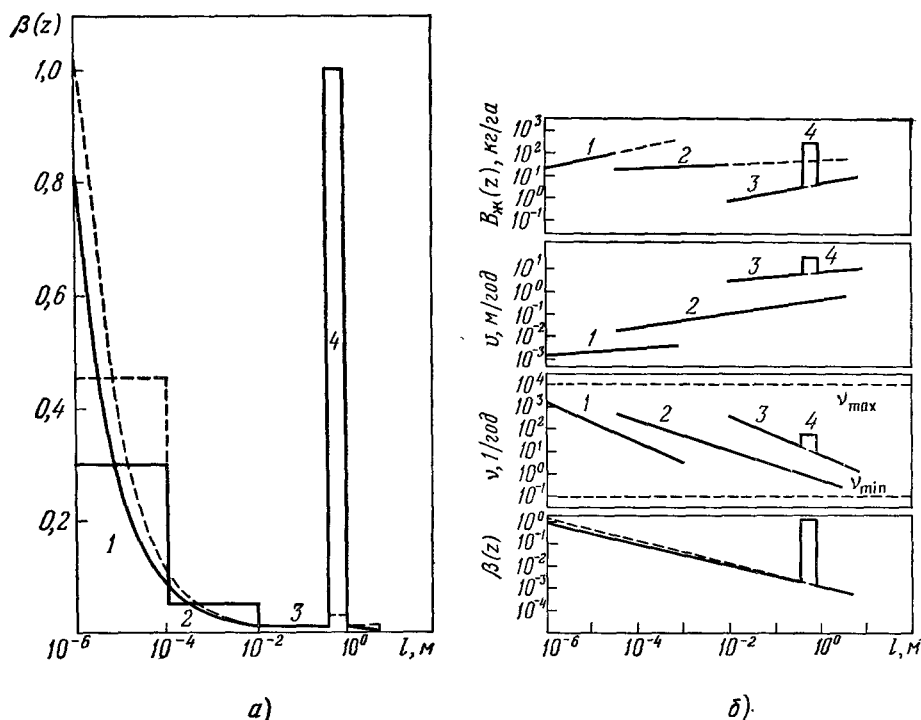


Рис. 3. Распределение гетеротрофного потребления суши по размерам организмов.

По горизонтальной оси отложен логарифм размера $z = \lg \left(\frac{l}{l_0} \right)$, $l_0 = 1 \text{ м}$, $l = M/\rho s$, s — проекция организма на поверхность Земли, M — живая масса организма, $\rho \approx 1 \text{ т/м}^3$ — плотность живого организма, взятая равной плотности воды. По вертикальной оси рис. 3, а отложена доля потребления $\beta(z)$, приходящаяся на единичную величину относительного размера dz . Области гистограммы: 1 — бактерии, грибы-сапрофиты (плесень), 2 — черви, моллюски, членистоногие, 3 — дикие позвоночные, 4 — полное антропогенное потребление людей и домашних животных. Сплошная кривая — современное распределение, штриховая — распределение до начала нашего столетия. По вертикальным осям рис. 3, б отложены в логарифмическом масштабе (снизу вверх): доля потребления $\beta(z)$, частота потребления $\nu(z)$, скорость потребления $\nu(z) = l\nu(z)$ и плотность биомассы организмов $B_{ж}(z)$, приходящаяся на единичный интервал относительного размера dz ; 1 — простейшие, 2 — пойкилотермные («холоднокровные»), 3 — млекопитающие животные.

(изображенного на нижнем графике в логарифмическом масштабе с потерей наглядности условия нормировки) организмами с различными скоростями потребления и размерами. Частоты потребления $\nu(z)$ для бактерий и грибов — 1, «холоднокровных» животных — 2 и «теплокровных» — 3 взя-

ты из экспериментальных данных ^{32,34,39} *). Функции $v(z)$ и $B(z)$ построены по функциям $\beta(z)$ и $v(z)$ на основании соотношений (18), (19) при $\bar{P}_1 = 0,5 \text{ Вт/м}^2$. Скорости потребления $v(z)$ слабо зависят от размеров ($v \sim l^{0,2}$) ^{32,34,39} для каждого из подразделений организмов 1—3. Поэтому, предположив, что распределение $\beta(z)$ (20) выполняется во всей области размеров z для биомассы в энергетическом выражении $B(z)$, отнесенной к единице земной поверхности, мы получаем зависимость вида

$$B(z) = P_1 \frac{l\beta(z)}{v(z)} \sim \frac{\sqrt{l}}{v(z)} \sim l^{0,3}, \quad (21)$$

где P_1 — чистая первичная продукция растительности. Зависимость (21) означает, что совокупная биомасса организмов для каждой из групп 1—3 определяется крупнейшими организмами, в то время как потребление определяется организмами наименьших размеров. Размеры в каждой группе (1, 2, 3) перекрываются на один-два порядка, однако со вступлением новой группы потребление предыдущей перестает играть определяющую роль в общем потреблении, несмотря на то, что биомасса этой группы может продолжать расти. Это оправдывает выбор интервалов гистограммы на рис. 3, а. Распределение $\beta(z)$ сохранит свою форму и в том случае, если с входом новой группы биомасса предыдущей группы начнет расти медленнее, чем согласно (21), или даже падать (штриховые линии), т. е. если потребление предыдущей группы в области перекрывания падает быстрее, чем в (20).

Плотность биомассы $B(z)$ есть произведение средней биомассы видов на число видов в единичном интервале относительного размера dz . Последняя величина, как правило, падает с ростом размеров ^{1,6}. Средняя биомасса вида млекопитающих, по-видимому, постоянна в широком диапазоне размеров ($B_{\text{ж}}^i \approx 200 \text{ г/га}$) ⁴⁰. Следовательно, в области млекопитающих $B(z)$, вероятно, падает с ростом размеров l , и поэтому $\beta(z)$ в области размеров млекопитающих падает с ростом l быстрее, чем по (20).

9. НЕПОДВИЖНЫЕ И ПЕРЕДВИГАЮЩИЕСЯ ОРГАНИЗМЫ

Возникает вопрос, почему, несмотря на длительный период сосуществования, «примитивные» одноклеточные организмы не уступили свое место более «совершенным» многоклеточным и продолжают составлять основу биоэнергетики Земли. Для ответа на этот вопрос необходимо разобрать характер потребления подвижных организмов, который оказывается принципиально отличным от характера потребления неподвижных бактерий и грибов ³⁹.

Поток чистой первичной продукции растений относительно равномерно распределен по всей Земле со средним значением продукции P_1 и скоростей продукции $V_1 = P_1/K_{\text{жр}}$ (см. табл. III):

$$\begin{aligned} \bar{P}_1 &= 0,14 \text{ Вт/м}^2, & \bar{P}_1^{\text{суши}} &= 0,5 \text{ Вт/м}^2, & P_{1\text{max}} &= 5\bar{P}_1^{\text{суши}}, \\ \bar{V}_1 &= 10^{-3} \text{ м/год}, & \bar{V}_1^{\text{суши}} &= 3 \cdot 10^{-3} \text{ м/год}, & V_{1\text{max}} &= 1,5 \cdot 10^{-2} \text{ м/год}, \end{aligned} \quad (22)$$

*) На рис. 3, б отложены скорости v и частоты ν , соответствующие метаболизму существования, который принят равным основному метаболизму (в покое при 20 °C) для групп 1 и 2 и удвоенному основному метаболизму для группы 3. Линии v и ν для группы 2 в действительности подразделяются на ряд близко лежащих линий с меньшими наклонами. Пики 4 получены из данных о полном антропогенном потреблении продуктов биосферы (исключая ископаемое топливо) и биомассы людей и домашних животных (см. гл. 11).

где $P_{1 \max}$ — среднегодовое значение продукции в наиболее продуктивных участках Земли, а V_1 — прирост биомассы растений в год на единицу земной поверхности. В стационарном случае при отсутствии накопления органики потребление должно осуществляться со скоростями, равными скорости продукции. Скорости потребления бактерий и грибов имеют порядок величины среднеземной скорости продукции растений \bar{V}_1 (22). Поэтому эти организмы, покрывая поверхность Земли сплошным слоем с проекционным индексом $d \geq 1$ (см. (10, (18))), способны перерабатывать всю продукцию растений, находясь в неподвижном состоянии. Под «неподвижными организмами» здесь понимаются организмы, которым для существования не обязательно перемещаться, поскольку их потребление не превышает первичной продукции площади, равной их проекции на поверхность Земли ($d \geq 1$) (эти организмы могут и перемещаться под влиянием внешних сил или самостоятельно). Под «подвижными организмами» здесь понимаются организмы, которым для существования необходимо перемещаться, поскольку их потребление всегда больше первичной продукции площади, равной их проекции на поверхность Земли ($d < 1$) (эти организмы могут быть и сидячими, если они находятся в потоке или создают его).

«Теплокровные», например, имеют скорости потребления на четыре порядка больше, чем скорости средней продукции растений (22). Для обеспечения их питания при потреблении всей продукции ($\beta^i = 1$) необходимо организовать сбор продукции растений с территории, в 10^4 раз большей их проекции на поверхность Земли, т. е. проекционный индекс таких животных $d \leq 10^{-4}$. Виды, у которых площади потребления отдельных особей смыкаются, мы называем массовыми. Плотность особей массовых видов на территории потребления совпадает с их плотностью на единицу земной поверхности в области их обитания. Редкие виды имеют средние плотности особей на единицу земной поверхности в области их обитания, много меньшие их плотностей на территории потребления, их доля в потоках энергии второстепенна, и мы ею здесь пренебрегаем для простоты изложения.

Стратегия подвижных животных возможна только благодаря тому, что растения накапливают свою продукцию в форме вещества биомассы. Млекопитающее, например, при потреблении всей первичной продукции должно за час съесть биомассу растений, накапливаемую в течение года. Если бы продукция не накапливалась, передвижение было бы бесполезно и скорости потребления не могли бы превышать скорости прироста продукции. Такая ситуация существует для растений, потребляющих ненакапливаемую продукцию Солнца — фотоны с нулевой массой покоя. Растения не могли бы увеличить поглощение фотонов сверх фиксированного солнечного потока энергии за счет передвижения, поэтому растения неподвижны.

Фитопланктон в море и пресных водоемах часто снабжен приспособлениями передвижения (жгутики, изменение плавучести) и имеет аналогично подвижным организмам проекционный индекс $d < 1$. Это связано с ограниченностью потоков биогенов (CO_2 , O_2 , фосфора, азота и т. д.), необходимых для фотосинтеза, дыхания и построения тела⁴³. Для обеспечения нормальной фотосинтеза требуется сбор потоков биогенов с площади, превосходящей проекцию водоросли на поверхность акватории. Наличие площади потребления у фитопланктонных организмов приводит к неизбежной потере фотонов и уменьшению фотосинтеза на единицу акватории, несмотря на нормальную величину фотосинтеза на единицу поверхности организма. Средняя плотность первичной продукции океана в 8 раз меньше средней плотности первичной продукции суши (см. табл. III). Отсюда находим для среднего проекционного индекса морского фитопланктона

(в предположении пропорциональности средней плотности продукции листовому индексу ²¹) $d_0 \sim 0,6$ ($0,13 < d_0 < 1$).

Возникновение питания накопленной биомассой (а не приростом) позволило увеличивать скорости потребления до величин, значительно превышающих скорости прироста растений. Это привело к возможности появления крупных организмов. Высокие скорости потребления крупных животных, обеспечивающие их интенсивное передвижение, требуют питания высококалорийной, концентрированной пищи. Крупные животные не способны обеспечить свою энергетику питанием отмершей растительной органикой, детритом или экскретами и потребляют более калорийную и концентрированную живую растительную и животную органику или трупы других животных ^{32,68}. Поэтому, в противоположность неподвижным редуцентам — бактериям и грибам, разлагающим мертвую растительность без горизонтального переноса биогенов и не причиняющим растениям никакого ущерба, — крупные передвигающиеся консументы разрушают живую биомассу растений и концентрируют биогены в своих экскретах, увеличивая неравномерность распределения биогенов на поверхности Земли. Главная опасность, связанная с воздействием передвигающихся консументов на объекты своего питания, заключается в возможности съедания всей биомассы растений и прекращения их существования. Равновесие достигается путем дифференцированного питания консументов и развития защитных приспособлений у растений. В результате съедобной для данного животного оказывается незначительная часть чистой первичной продукции растений. При средней биомассе вида млекопитающих $B_{ж}^i = 210$ г/га ⁴⁰ и размере животного $l \approx 10$ см проекционный индекс $d^i = B_{ж}^i / \rho l \approx 2 \cdot 10^{-7}$ и, следовательно, животное потребляет около $\beta^i = d^i v / \bar{V}_1 \text{суша} \sim 0,1\%$ чистой первичной продукции. Малая величина доли продукции, съедаемой крупными животными, поддерживается также жесткой структурой высших трофических уровней. Численность растительноядных животных в значительной степени ограничивается и стабилизируется хищниками, которые потребляют их в объеме, сравнимом с объемом их прироста. Доля же потребления продукции растительноядных животных редуцентами меньше. Поэтому всю сложную организацию трофических связей крупных животных можно рассматривать как единую систему, настроенную (во избежание нарушения функционирования растений) на низкую долю β потребления растительности.

В области размеров одноклеточных гетеротрофов $v \sim \bar{V}_1$. Тогда из (18) следует, что у них $d \sim \beta$. Но с ростом размеров β уменьшается, следовательно, уменьшается и d . Поэтому при увеличении размеров одноклеточных довольно быстро передвижение становится необходимым. Однако главный вклад в потребление гетеротрофами суши ($\bar{V}_{1\text{суши}} \sim 3\bar{V}$ (22)) дают неподвижные гетеротрофы минимальных размеров. Таким образом, главная часть потоков энергии в живом мире проходит через неподвижные организмы без горизонтального перемещения биогенов.

10. ЭНЕРГЕТИКА ПОДВИЖНЫХ ЖИВОТНЫХ

Крупные животные, не имеющие определяющего значения для функционирования биосферы, играют основную роль в потреблении людей. К крупным млекопитающим относится и сам человек. Поэтому необходимо подробнее рассмотреть основные особенности биоэнергетики крупных животных.

Подвижные животные обеспечивают свое передвижение энергией, потребленной благодаря передвижению. С увеличением размеров живот-

ного расход энергии на передвижение возрастает, в то время как доля потребления животным β и, следовательно, его проекционный индекс d , как это следует из рис. 3 и (18), должны понижаться. Поэтому, начиная с некоторого размера животные оказываются не в состоянии обходить увеличивающуюся территорию, необходимую для сбора пищи (ибо индекс d обратно пропорционален территории потребления). Рост территории прекращается, а доля потребления β (нагрузка на территорию) возрастает. Это приводит к подрыву ресурсов питания и должно останавливать дальнейшее увеличение размеров животных ³⁹.

В зависимости от размеров тела l и скорости движения и основной силой сопротивления при движении будет либо трение о поверхность земли, либо трение о воздух при разных числах Рейнольдса (Re) ⁴⁴. В результате образуются три области размеров и скоростей (рис. 4). В области III

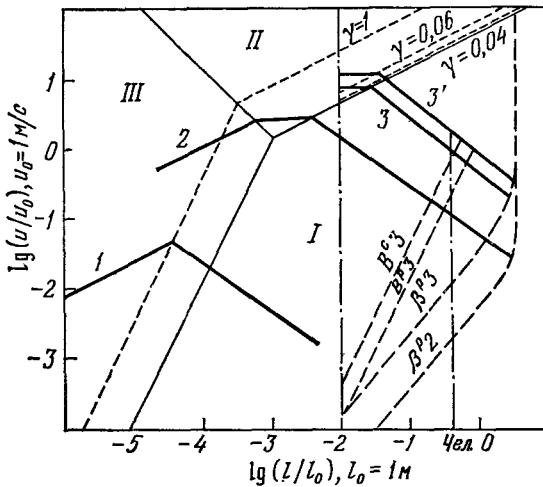


Рис. 4. Области допустимых скоростей передвижения у животных разных размеров. I—III — области разных типов сопротивления среды. *преодоление силы тяжести (I), преодоление сопротивления воздуха при числе Рейнольдса $Re \gg 100$ (II) и при $Re \ll 100$ (III). Тонкие линии разграничивают эти области при $\gamma = 0,04$; на линиях силы сопротивления попарно совпадают. Штриховые линии — границы I и II, III при разных коэффициентах трения γ . Толстые линии — изменение скорости движения от размеров тела при мощности существования: простейших (1), пойкилотермных («холоднокровных») (2), гомойотермных («теплокровных») животных (3), гомойотермных животных при удвоенной мощности (3'). Прерывистые линии — минимальные скорости, обеспечивающие обход территории потребления: B^C3 — у собирателей и B^P3 — у растительноядных млекопитающих при постоянной массе на единицу территории ($B = \text{const}$); β^P3 — у растительноядных млекопитающих и β^P2 — растительноядных рептилий при постоянной доле потребления ($\beta = 10^{-3}$). Штрих-пунктир — минимальные размеры теплокровных и размер человека.

(не занимаемой крупными животными) основной является сила сопротивления Стокса о воздух, пропорциональная ul . В области II основной является сила сопротивления воздуха, пропорциональная u^2l^2 . Это область полета. В области I основной является сила трения о поверхность земли «трения». Коэффициент γ определяет, какую часть веса тела составляет сила, прилагаемая животным для преодоления D , включая силу подъема и ускорения конечностей, колебания центра тяжести и т. п. Минимальное известное значение $\gamma = 0,04$ (совпадает с трением качения дерева по стали) достигнуто, например, лошадьми ³²; ходьба человека совершается с $\gamma = 0,06$ ³³. Мелкие животные не всегда имеют минимальное значение γ , а крупные имеют их как правило. На рис. 4 нанесены линии, соответствующие мощностям на единицу проекции j , развиваемым простейшими (линия 1, $\gamma = 1$), пойкилотермными («холоднокровными») (линия 2, $\gamma = 0,04$),

гомойотермными («теплокровными») (линия 3, $\gamma = 0,04$) животными при мощности существования, равной удвоенной основной мощности (в покое) ³⁴ и линия 3 — для гомойотермных животных при мощности существования, равной четырем основным мощностям при $\gamma = 0,06$ *).

На рис. 4 нанесены также линии, соответствующие минимальным скоростям, которые необходимы млекопитающим для обхода их территории потребления. При данном времени воспроизводства τ_1 потребляемой растительности, распределенной равномерно по поверхности, минимальная скорость движения и растительного животного по территории потребления S в стационарном случае равна

$$u = \frac{S}{l_{эфф}\tau_1}, \quad l_{эфф} \gg l, \quad (23)$$

где $l_{эфф}$ — линейный размер, на котором животное может потреблять пищу без перемещения. Формулу (23) можно переписать через основные переменные:

$$u = \frac{lv}{L_1\beta} \left(\frac{l}{l_{эфф}} \right), \quad (24)$$

где $L_1 = V_1\tau_1$ — толщина слоя биомассы растительности, V_1 — скорость прироста растительности, v — полная скорость потребления животного. Формула для u (24) очевидна, ибо время $\beta L_1/v$ съедания доли β растительности на площади сечения организма равно времени l/u перемещения организма на расстояние своего линейного размера при $l_{эфф} = l$. Штриховые линии на рис. 4 соответствуют (24): линия B^p3 и B^c3 — при постоянной биомассе млекопитающих животных и долях потребления β (см. (18)), удовлетворяющих распределению типа рис. 3, а ($u = l^2/L\tau_1$, $L = B_{ж}/\rho$, $\tau_1 \sim 1$ год (18), (22)) B^p3 — для растительных при $B_{ж}^p = 210$ г/га ⁴⁰, B^c3 — для собирателей рассеянной пищи при $B_{ж}^c = 1/3$, $B_{ж}^p = 70$ г/га (промежуточное значение между биомассой растительных $B_{ж}^p$ и хищных $B_{ж}^x \sim 0,1 B_{ж}^p$ млекопитающих ⁴⁰); линии β^p3 и β^p2 при постоянном $\beta = 10^{-3}$, β^p3 — млекопитающие, β^p2 — рептилии. Вертикальный (прямой наклонный) участок линий β^p3 и β^p2 соответствует области, где полный расход энергии в движении много больше (много меньше) расхода энергии в покое, $L_1 = V_1\tau_1 \sim 3$ мм, $\tau_1 \sim 1$ год (22).

Штрих-пунктирные вертикали — минимальные размеры млекопитающих и птиц и размер человека. Видно, что при малых размерах диапазон допустимых скоростей больше, чем при больших размерах. Так как для существования достаточна скорость, обозначенная линиями 1 или 2, то очевидно, что мелкие животные имеют избыток мощности для активности. Животные с размером тела, близким к 1 м, могут существовать лишь в режиме больших скоростей и большого расхода мощности на движение. Более крупные животные вообще не могут существовать в режиме постоянной плотности биомассы и распределения потребления, соответствующего приведенному на рис. 3, а. Крупные животные неизбежно должны увеличивать долю потребления (по сравнению с требуемой по рис. 3, а), что приводит к увеличению нагрузки на растительность. Поэтому крупные животные, несмотря на то, что через них проходит незначительный поток

* Полная мощность $j = j_0 + j_p$, где j_0 — основная мощность (в стандартизованном покое). Рабочая мощность j_p превращается в мощность передвижения с к. п. д. $\sim 20\%$ ³². Длительное существование обычно осуществляется при $j \sim j_0$. За короткие промежутки времени животное способно развивать $j_p \sim 20j_0$ (при кислородном балансе) и $j_p \sim 100j_0$ (в кислородной задолженности). Человек имеет основную мощность ~ 80 Вт, мощность существования ~ 140 Вт, в стайерском беге развивает мощность до 2 кВт и в спринтерском до 8—10 кВт ³².

энергии в биосфере, оказывают сильное воздействие на экосистемы. Известно, что облик некоторых экосистем, например саванны, определяют крупные животные⁴⁵.

Хищники питаются продукцией растительноядных животных, которая в $\alpha^{-1} \sim 10$ раз меньше потребления последних. Поэтому территория потребления хищников в 10 раз больше территории растительноядного животного того же размера⁴⁰. На первый взгляд в соответствии с рис. 4 допустимые размеры хищников уменьшаются по сравнению с растительноядными. Однако это не так, ибо продукция животных на единицу их поверхности (αv) может быть в сотни и тысячи раз больше, чем первичная продукция на ту же поверхность (V_1). Поэтому хищник, питающийся жертвами (или их скоплениями) соизмеримых с ним размеров, может производить обход территории с $l_{эфф}$ (23) порядка расстояния между жертвами (скоплениями), равного линейному размеру территории последних. Это существенно уменьшает необходимые скорости передвижения хищников (24), отодвигая ограничения на их размеры*). Удачный подбор объектов питания позволяет хищнику существовать в относительном избытке энергии и пищи за счет энергии передвижения жертв, выполняющих работу по концентрации продукции³⁹.

11 ДОЛЯ БИОСФЕРНОГО ПОТОКА ЭНЕРГИИ, ИСПОЛЬЗУЕМАЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВОМ

Несмотря на все свои особенности человек — один из видов биосферы. По своему потреблению он подвижный консумент, крупное млекопитающее, сохраняющее физиологические особенности предков. Современная экология человека становится более понятной, если мы рассмотрим ее изменения, происходившие в течение эволюции человека.

а) Эволюция экологических ниш человека

Человек первоначально сформировался, заняв нишу собирателя — вида с широким спектром потребляемых растительных и животных продуктов питания. Животная пища в рационе первобытного собирателя соответствовала малости коэффициента экологической эффективности перевода растительной продукции в животную продукцию $\alpha_2 \sim 0,1$ и составляла около десятой части общего потребления. Организм собирателя приспособлен к наличию соответствующей доли животной продукции и в связи с этим лишен способности самостоятельно синтезировать некоторые незаменимые аминокислоты и жирные кислоты, которые он получает из животной пищи. Потребление десятой доли животной продукции превратилось в необходимость, с которой сталкивается и современный человек. Главную часть потребления человека представляла растительная продукция, в основном плоды, корнеплоды и почки, составляющие малую долю чистой первичной продукции. Территория собирателя имеет промежуточную величину между территорией хищного и растительноядного млекопитающих. Человек (при массе тела 60 кг) должен иметь проекционный индекс (5), (21) $d^c \sim 1 \cdot 10^{-8}$, что соответствует территории $S^c \sim 500$ га/чел⁴⁰. Как видно из рис. 4, размер человека близок к верхнему пределу для собирателей. Передвижение человека требует большего расхода энергии,

*) В океане фитопланктон распределен в фотическом слое толщиной $H \sim 30$ м. Необходимая скорость передвижения любого млекопитающего при питании фитопланктоном в открытом океане при $l < H$ и $\beta \sim 10^{-2}$ составляла бы $u = Hv/L_1\beta = 360$ км/час, $v \sim 10$ м/год, $L_1 \sim 10^{-5}$ м (см. табл. III). Поэтому питание фитопланктоном возможно при $v \leq 0,1$ м/год (порядка v для ракообразных и меньше, чем у рыб³⁴).

чем передвижение четвероного животного той же массы ³¹, поэтому человек-собиратель вынужден существовать в режиме высоких рабочих мощностей при узком диапазоне допустимых скоростей передвижения (см. рис. 4). Это требовало от него высокой активности. Если принять площадь территории, пригодной для жизни первобытного собирателя, равной $1 \cdot 10^9$ га (порядка площади, занятой в наше время под пашню), то первобытное население Земли составляло $N_c \sim 2 \cdot 10^6$ человек. В таких условиях предки человека просуществовали $2 \cdot 10^6$ лет ^{45, 46}.

Около $4 \cdot 10^5$ лет назад ⁸ была открыта возможность использования огня для обогрева и переработки пищи. Сжигание органики вне организма в количестве, примерно вдвое превосходящем калорийность потребляемой пищи ⁴⁷, увеличило эффективную скорость потребления человеком продукции втрое по сравнению с млекопитающими равной массы тела. Это позволило человеку, во-первых, продвинуться далеко на север, а во-вторых, расширить спектр потребляемой пищи за счет неусваиваемых ранее без обработки растительных продуктов. Огонь в сочетании с жилищем и одеждой сократил расход биологической энергии человека на терморегуляцию, но он не избавил его от затрат биологической энергии на перемещение. Специализация в области охоты привела к тому, что у охотничьих племен эти затраты возросли в связи с увеличением необходимой охотнику территории. Эта специализация стала возможной благодаря тому, что использование приспособлений, поражающих зверя на расстоянии, и ловушек, а также симбиоз с собакой позволили человеку успешно конкурировать с крупными хищниками. Быстрый прогресс в совершенствовании охотничьих орудий нередко приводил к перепромыслу объектов охоты, особенно при освоении человеком новых территорий, где животные не успевали к нему приспособиться ⁴⁸. Это подрывало охотничью базу, сокращало численность охотничьих племен и заставляло расселяться на новые территории. Общая численность населения Земли увеличивалась в это время только за счет освоения новых территорий, непригодных для жизни собирательством, но средняя плотность населения оставалась постоянной или даже уменьшалась.

Открытие отдельными популяциями скотоводства и земледелия еще раз коренным образом изменило экологическую нишу человека. Земледелие позволило человеку существенно расширить спектр растительного питания на втором трофическом уровне за счет включения в рацион ранее несъедобной продукции новых растений после их предварительной обработки огнем. Не все растения оказались съедобными для человека даже после такой обработки. Из съедобных растений лишь незначительная часть их продукции, главным образом зерно, могла быть употреблена в пищу. Как правило, это растения, в диком виде не образующие больших скопчений. Путем специальной обработки земли человек научился вытеснить все непригодные для пищи растения и выращивать монокультуры съедобных растений. При этом сборы съедобной продукции с единицы площади β^a увеличилась в 50—100 раз, благодаря чему необходимая прожиточная площадь сократилась до нескольких гектаров на одного человека. Главная особенность пашен заключается в том, что человек потребляет такую долю биомассы, произрастающей на пашне продукции, при которой ее естественное самовоспроизводство уже невозможно. Человек вынужден взять функции воспроизводства на себя ежегодно или раз в несколько лет (для многолетних культур), обрабатывая, удобряя и засеивая пахотную землю.

Человек, однако, не смог полностью перейти на второй трофический уровень. В силу своей физиологии, унаследованной от собирателя, ему необходим определенный минимум животных белков, которые собиратель

получал в достаточном количестве на своей территории. Пахарь уже не мог возместить необходимое количество животных белков на уменьшившееся в сто раз участке за счет охоты. Очень часто земледелец, селясь близ рек, озер, заливов, получал необходимые животные белки путем ловли рыбы. Но земледелие на больших территориях могло возникнуть только в сочетании со скотоводством. Сущность первобытного скотоводства заключается в одомашнивании животных, которым человек обеспечивает существование вне конкуренции с дикими животными на пастбищах. В качестве этих угодий для скотоводства человек использовал первоначально естественные формации — поймы рек, саванны и степи, а затем постепенно увеличивал их путем вырубki лесов. В отличие от естественных угодий, созданные человеком луга и пастбища нуждаются в ежегодной обработке (культивация, посев трав и т. п.), без которой они зарастают непригодными для скота видами растений. Человек уничтожает на лугах и пастбищах всех хищников, становясь единственным потребителем домашнего скота. Однако, в отличие от пашни, луга и пастбища сохраняют способность к самовоспроизводству, если с них изымается допустимая доля произрастающей на них биомассы. Так как продукция скота в 10 раз меньше его потребления, человек для получения десятой доли животной продукции вынужден иметь биомассу скота порядка биомассы людей и площади лугов и пастбищ порядка площади пашни. Эта закономерность прослеживается на всем периоде существования земледелия. Энергия передвижения, которую собиратель и охотник затрачивали в поисках пищи на больших расстояниях, затрачивается у пахаря на обработку небольшого клочка земли. Человек начал для увеличения продукции использовать излишки рабочей энергии одомашненных животных и привлекать их к работе на полях в качестве рабочего скота. Крестьянин всегда существовал на пределе энергетических возможностей с очень малым количеством свободного времени. Но земледелие снабжает человека более стабильной базой потребления, чем охота. Земледелие давало явное преимущество только в районах Земли с умеренным климатом, где жизнь собирательством была невозможна в силу прекращения вегетации в зимние периоды. Увеличив долю потребляемой продукции (β^a) и питаясь, как каждый передвигающийся консумент, биомассой растений и животных, человек все время сталкивается с проблемой неурожая, перевыпаса и перепромысла. Биохимические круговороты элементов на сельскохозяйственных угодьях, особенно на пашнях, оказываются сильно нарушенными, в результате по истечении определенного времени продуктивность угодий падает и человек вынужден перемещаться на новые земли, оставляя обрабатываемые земли естественным экосистемам, которые за определенное время восстанавливают нормальные круговороты веществ (подсеčno-огневое земледелие). В некоторых местах с естественным притоком питательных веществ (дельты крупных рек) или больших запасов резервных питательных веществ (чернозем) возможно возделывание земель длительное время без упадка их плодородия. В таких местах возникали устойчивые цивилизации (дельта Нила, Тигра и Евфрата, бассейн Янцзыдзян, Инда). Вне таких условий цивилизации неизбежно приходили в упадок (например, цивилизации Центральной Америки).

Земледелие, означающее переход человека на более низкий трофический уровень, дало возможность освоить значительное количество новых территорий в умеренной и северной зонах и увеличить численность населения Земли примерно в 20 раз по сравнению с собирательским уровнем²². Необходимость периодической смены обрабатываемых земель приводила к колебаниям численности населения и жесткой конкуренции за пригодные для возделывания и выпаса земли.

б) Экология современного человечества

Человечество как по строению тела, так по питанию и образу жизни — один из самых разнообразных видов на Земле. На планете всегда одновременно сосуществовали популяции с разными экологическими нишами. Даже сейчас, несмотря на глобальное развитие средств информации, транспорта и торговли, на Земле сосуществуют собиратели, охотничьи народы, примитивные земледельцы и скотоводы, индустриально-урбанистические и индустриально-агрикультурные страны.

К кардинальным изменениям в жизни человека привела начавшаяся около 200 лет назад научно-техническая революция (НТР). Экологическая особенность НТР заключается в открытии возможности использования небологической энергии для обработки сельскохозяйственных угодий, передвижения людей или объектов питания. За короткий срок были освоены практически все территории, пригодные для жизни владеющего дополнительной энергией человека. При неограниченных размерах Земли или при фиксированном населении использование дополнительной энергии позволило бы человеку увеличить площадь территории, с которой производилось потребление продуктов питания, уменьшить долю их потребления β^a с единицы площади и ослабить до оптимальных величин давление на объекты потребления. При этом снималась бы нагрузка с биологической мощности человека, которую он стал бы в состоянии использовать на другие действия, не связанные с производством пищи. Человек попал в условия возможного избытка мощности и потенциального изобилия пищевых ресурсов.

Однако НТР позволяет также увеличить долю потребления β^a с единицы площади, что приводит к росту плотности населения. Ниши с большей плотностью населения при равных энергозатратах на душу населения неизбежно вытесняют ниши с меньшей плотностью. Поэтому рост энергопотребления на душу населения привел к глобальному увеличению плотности населения и быстрому росту общей численности населения Земли. Со времени открытия земледелия и скотоводства до начала НТР население Земли медленно росло и увеличилось за 10^4 лет в 20 раз ⁴⁶. За двести лет дополнительного энерговложения урожайность пахотных земель $J^a = \beta^a P_1$ возросла в три раза (в основном за счет роста доли потребления β^a при неизменной чистой первичной продукции $P_1^{1,22,46}$), площади обрабатываемых земель увеличились в два раза. Это привело к росту численности населения примерно в пять раз ⁴⁶, которое в настоящее время составляет $4,5 \cdot 10^9$ человек. В результате существование людей как на вновь освоенных территориях, так и на территориях традиционного обитания человека без дополнительных энергозатрат стало невозможным. Современное энергопотребление человечества, составляющее 10^{13} Вт ^{2,17} (2,5 кВт/чел), основано на невозобновимых запасах ископаемого топлива — каменного угля, нефти и газа ^{2,14} — и примерно на порядок превышает допустимую мощность возобновимых источников энергии (см. табл. I). В развитых странах эта мощность распределяется следующим образом ¹⁷: примерно равные мощности (по 30%) затрачиваются: 1) на отопление зданий и другие виды терморегуляции, 2) на тяжелую индустрию, 3) на транспортные перевозки, около 10% расходуется на добывание, приготовление и распределение пищи (включая сельское хозяйство и сельскохозяйственную индустрию) и другие виды потребления продуктов биосферы (вывозка древесины, вылов рыбы и т. п.), из которых непосредственные затраты полезной мощности на полях составляют несколько процентов. Затраты полезной мощности на полях мира в среднем составляют

половину ^{1,25,44} калорийности съедобного урожая, равного $9 \cdot 10^{11}$ Вт ¹⁰ *). При к. п. д. техники $\sim 25\%$ полная мощность, затрагиваемая на полях, имеет порядок $1,8 \cdot 10^{12}$ Вт. Мощность сельскохозяйственной индустрии, включая производство удобрений, индивидуальное приготовление пищи, в два раза превосходит затраты полезной мощности на полях ⁴⁷ и имеет к. п. д. утилизации энергии порядка 80% ¹⁷. (Вывозка древесины поглощает примерно десятую часть калорийности вывозимого леса, равной $2 \cdot 10^{12}$ Вт ^{10,22}. На лов рыбы в океане затрачивается мощность, близкая к калорийности выловленной рыбы, равной 10^{10} Вт ¹⁰.) В результате общие энергозатраты на потребление продуктов биосферы составляют $\sim 3 \cdot 10^{12}$ Вт, т. е. 30% общего энергопотребления. Энергопотребление невозобновимых ископаемых ресурсов дало возможность человечеству увеличить свою долю потребления растительной продукции биосферы.

Используемая человеком (непосредственно или через домашних животных) часть первичной продукции образует в общем биосферном потоке энергии антропогенный канал, в который теперь поступает продукция возделываемых земель, лугов, пастбищ, эксплуатируемых лесов и океана.

Рассмотрим потоки продукции, поступающие в этот канал.

в) Возделываемые земли, пастбища и океан

Мощность пищевого потребления людей (L) можно оценить, исходя из их численности $N = 4,2 \cdot 10^9$ чел. ⁴⁶ и среднего потребления на человека (2500 ккал/сутки = 120 Вт/чел ⁴⁶), которое варьирует в разных условиях от 2000 (= 100 Вт/чел) до 3000 (= 150 Вт/чел) ккал/сутки. Следовательно,

$$L = 5,0 \cdot 10^{11} \text{ Вт}; 4,5 \cdot 10^{11} \text{ Вт} < L < 6,2 \cdot 10^{11} \text{ Вт.}$$

Теперь оценим потребление пищи людьми вместе с их домашними животными. Поскольку биомасса домашних животных на Земле \mathcal{S}_c в 5 раз больше биомассы людей \mathcal{S}_l ^{10,48}, постольку их общее потребление LC можно оценить в $LC = 6L = 3 \cdot 10^{12}$ Вт ¹ **).

Потребление животной продукции океана составляет $7 \cdot 10^7$ т/год живой массы ($1 \cdot 10^{10}$ Вт), что дает 10% потребления человечеством животной пищи и 2% полной пищи людей ^{1,49}. Это потребление, по-видимому, выше десятой части всей продукции позвоночных океана и близко к пределу допустимого вылова ⁴⁹.

Таким образом, люди получают 87% своей пищи с возделываемых земель, 11% с лугов и пастбищ ***) и 2% из океана.

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

*) Энергозатраты на единицу съеданной человеком продукции равны калорийности съеданной пищи, ибо половина урожая скармливается скоту (см. ниже, рис. 5).

**) Эта оценка не учитывает разницу в коэффициентах усвоения пищи η ¹⁰ и частотах потребления ν ¹⁵ у людей и домашних животных, а также того, что $\sim 20\%$ пищи людей составляют продукты животноводства ¹⁰. При оценке LC , с учетом этих особенностей, мы получили $LC = 2,4 \cdot 10^{12}$ Вт, что не принципиально отличается от грубой оценки. Ниже мы принимаем $LC = 2,5 \cdot 10^{12}$ Вт.

***) Современный съедобный урожай возделываемых земель $9 \cdot 10^{11}$ Вт ⁴⁸; $4 \cdot 10^{11}$ Вт урожая потребляют в пищу люди, а $5 \cdot 10^{11}$ Вт — домашние животные, что обеспечивает 40% их потребностей. Остальные 60% удовлетворяются продукцией лугов и пастбищ, которые дают 11% животной продукции из 18% , получаемых от всех домашних животных. Коэффициент усвоения растительности на пастбищах вдвое ниже, чем при питании скота зерном ²². Отсюда потребление скота на лугах и пастбищах составляет $1,5 \cdot 10^{12}$ Вт.

около 50% чистой продукции пашни \mathcal{P}_a^{10} *). Вся снятая продукция пашни в основном не возвращается потребителям, а перерабатывается самим человеком, сжигается **) и накапливается в разных видах. Съедобная продукция пашни составляет 13% ¹⁰ чистой первичной продукции пашни, равной, таким образом, $\mathcal{P}_a \approx 1,2 \cdot 10^{10}$ т сухой массы (с. м.) в год = $6,7 \cdot 10^{12}$ Вт. Площадь пашни $S_a = 1,4 \cdot 10^9$ га ¹⁰. Плотность продукции пашни $P_a = 8$ т (с. м.)/га год и совпадает со средней плотностью продукции суши (см. табл. III). Полное антропогенное потребление $0,5 \mathcal{P}_a = 3,4 \cdot 10^{12}$ Вт.

Площадь лугов и пастбищ равна $S_b = 3,6 \cdot 10^9$ га ^{10,47}. Чистая первичная продукция лугов и пастбищ $\mathcal{P}_b \approx 1,1 \cdot 10^{10}$ т (с. м.)/год = $6,6 \cdot 10^{12}$ Вт. Плотность продукции $P_b \approx 3,0$ т (с. м.)/га год, что составляет 40% средней плотности продукции суши. Пищевое потребление домашних животных на лугах и пастбищах равно $0,2 P_b$ ***). Полное антропогенное потребление на лугах и пастбищах с учетом вытравывания и потерь оценим в $0,3 P_b$ ¹. Следовательно, антропогенное потребление продукции возделываемых земель, лугов и пастбищ составляет $0,5 \mathcal{P}_a + 0,3 \mathcal{P}_b \approx 0,8 \mathcal{P}_a \approx 5,2 \cdot 10^{12}$ Вт.

Современная пашня занимает лучшие высокопродуктивные земли, покрытые ранее лесами, саванной и степями. Как видно из табл. III, продуктивность лесов вдвое выше средней продуктивности пашни. Если предположить, что продуктивность земель современной пашни равнялась средней продуктивности лесов, то к антропогенному каналу следует отнести и ту часть продукции, которую давали эти земли до освоения их человеком ****), что вместе с 50% потребления современной продукции составит $1,5 \mathcal{P}_a = 1,0 \cdot 10^{13}$ Вт. Это — верхняя граница, ибо нам неизвестна истинная продукция этих земель в прошлом.

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 $[2,7 - (1 - 0,3)] \mathcal{P}_b = 2 \mathcal{P}_b = 1,3 \cdot 10^{13}$ Вт и максимум $[4,7 - (1 - 0,3)] \mathcal{P}_b = 4 \mathcal{P}_b = 2,6 \cdot 10^{13}$ Вт. Современные пашни, луга и пастбища при прекращении культивации, видимо, способны восстановить с течением времени величину продукции, достигавшуюся в прошлом. Этого нельзя сказать о большинстве пустынь, необратимо разрушенных антропогенным воздействием. Учет исчезнувшей продукции пустынь мог бы сделать еще больше величину сокращенной в результате антропогенного воздействия потенциальной продукции биосферы.

Оценим величину антропогенного потребления лесов.

*) Оценка перемещенной в антропогенном канале продукции возделываемых земель может быть сделана на основе количества удобрений, вносимых в качестве компенсации перемещенных с возделываемых земель биогенов. В настоящее время вносимые ежегодно азотные и фосфорные удобрения составляют 30% используемых культурными растениями азота и фосфора для образования ежегодной продукции ⁴⁷. Это означает, что $0,3 \mathcal{P}_a$ используется с переносом биогенов. Урожайность пашни без использования удобрений в 2—3 раза ниже ^{1,10}, поэтому, предположив, что $0,2 \mathcal{P}_a$ используется без переноса биогенов, получаем, что общее потребление продукции возделываемых земель составляет $0,5 \mathcal{P}_a$.

**) Разложение органики в свалках и скоплениях мусора могут в значительной степени производиться 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.

***) См. первое примечание на стр. 465.

****) Для биосферы не имеет значения, что происходит с изъятой долей продукции, которая может съедаться людьми, скотом, сжигаться, разлагаться редуцентами без возврата биогенов растительности или просто не производиться, как, например, под крышами строений.

г) Л е с а

Потребление древесины людьми в 1958 г. составляло $1,6 \cdot 10^9$ м³/год²², в 1969 г. — $2,2 \cdot 10^9$ м³/год^{10,22}, в 1979 г. — около $3,0 \cdot 10^9$ м³/год. Рост потребления древесины происходит со скоростью 3% в год. Цифра 1979 г. превосходит прирост древесины в эксплуатируемых лесах²² и составляет около половины прироста древесины во всех сохранившихся лесах мира. Средняя плотность древесины $\sim 0,6 \frac{\text{т (с. м.)}}{\text{м}^3}$. Биомасса круглой древесины составляет около 60% вырубаемой наземной биомассы леса^{10,22}. При $K_c = 600$ Вт·год/т мощности потребления круглой древесины и всей вырубаемой биомассы леса равны соответственно $1 \cdot 10^{12}$ Вт и $2 \cdot 10^{12}$ Вт. Прирост древесины равен 10%²² чистой первичной продукции леса. Рубка леса соответствует изъятию только прироста древесины при сохранении сплошного растительного покрова. При сплошной рубке сплошной растительный покров восстанавливается через 5—5 лет^{22,50}, что составляет $\sim 10\%$ среднего времени воспроизводства леса $\tau_D \sim 50$ лет²². Поэтому сплошная рубка с изъятием наземной биомассы соответствует изъятию $\sim 30\%$ чистой первичной продукции леса, что дает в антропогенный навал величину $\sim 3 \cdot 10^{12}$ Вт. Эта оценка является нижней границей. Большинство первичных лесов после первой рубки уже никогда не достигает 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 культурными землями, пашней, 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 может сопровождаться лишь изменением продукции. Биомасса леса более чем в 40 раз превосходит биомассы культурных земель. Поэтому рубка леса и замена девственных лесов вторичными лесами, пашней, лугами и пастбищами сопровождается невозобновляемым сокращением биомассы планеты, на 90% сосредоточенной в биомассе лесов (см. табл. III). До развития земледелия леса занимали $\sim 10^{10}$ га⁵¹, к началу нашего столетия их площадь сократилась до $5,7 \cdot 10^9$ га (см. табл. III), в 1958 г., согласно инвентаризации ФАО²², леса занимали площадь $4,4 \cdot 10^9$ га²². В настоящее время площадь лесов составляет около $3 \cdot 10^9$ га⁵¹. Половина — $1,46 \cdot 10^9$ га — сохранившихся к началу 70-х годов лесов расположена в тропиках⁵¹, $5,6 \cdot 10^8$ га составляют влажно-тропические леса⁵¹, $4 \cdot 10^8$ га тропических лесов расположены в долине Амазонки, вырубка которых составляет $1,6 \cdot 10^7$ га/год^{52,53}. Изменение биомассы суши \mathcal{P} определяется

$$\frac{d\mathcal{B}}{dt} = \mathcal{P} - \mathcal{Y}, \quad \mathcal{Y} = \mathcal{Y}_n + A, \quad (25)$$

где \mathcal{Y}_n и A — натуральное и антропогенное потребление, \mathcal{P} — чистая первичная продукция суши. Первое сокращение лесов в 1,5—2 раза произошло за 10^4 лет, второе — за время ~ 50 —100 лет с конца прошлого века, что привело к уменьшению биомассы леса на величину $\sim 10^{12}$ т (с.м.), т. е. сокращение биомассы леса происходит сейчас со скоростью $(1-2) \cdot 10^{10}$ т (с. м.) /год. При переводе девственных лесов в режим непрерывной рубки созревающего леса средняя биомасса леса сокращается

*) Имеется в виду чистая продукция всех видов растений (не только ценных для человека пород деревьев), а не прирост биомассы (25), который максимален для молодого и равен нулю для зрелого леса.

вдвое при равномерном росте леса (треугольник вместо квадрата в распределении биомассы по времени в течение периода воспроизводства леса). Поэтому увеличение в нашем столетии потребления древесины до 70% прироста леса даже при сохранении лесных площадей дает аналогичную оценку величины скорости сокращения биомассы леса. Подобная же цифра скорости сокращения биомассы леса — $8 \cdot 10^9$ т/год углерода = $1,8 \times 10^{10}$ т (с. м.)/год получена при более детальной оценке в работе ⁵⁴ *). Последняя цифра в пять раз превосходит данные по потреблению круглой древесины и соответствует разности мощностей продукции и потребления (25) $\mathcal{P} - \mathcal{Y} = -1,1 \cdot 10^{13}$ Вт. Эта разность может возникнуть за счет падения продукции леса либо увеличения антропогенной или натуральной доли потребления. Однако так как в стационарном случае до антропогенного вмешательства продукция в точности равнялась натуральному потреблению, во всех случаях возникающую разность следует приписать антропогенному каналу.

Как доказано опытами, в парниках продукция наземной и водной растительности увеличивается с ростом концентрации углекислоты в окружающей среде ¹⁸. За последние сто лет концентрация атмосферной углекислоты возросла на 15—20% ⁵⁴. На такую же величину могла возрасти продукция суши и океана. Продукция лесов в начале столетия составляла $\approx 70\%$ продукции суши (см. табл. III). Замена половины площади лесов вдвое менее продуктивными типами растительности в течение последних ста лет привела к сокращению продукции суши на $1/4 \cdot 70\% \sim 20\%$, что скомпенсировало возможный рост продукции суши под воздействием увеличения концентрации атмосферной углекислоты. В результате продукция суши, по-видимому, не изменилась и составляет в настоящее время величину $\mathcal{P} \approx 1 \cdot 10^{11}$ т (с. м.)/год = $6 \cdot 10^{13}$ Вт (табл. III и формулу (5)).

Полное антропогенное потребление $A = \mathcal{Y}_a - d\mathcal{B}/dt$, где $\mathcal{Y}_a = \mathcal{P} - \mathcal{Y}_n$ — антропогенное потребление продукции суши. Сложив пищевое потребление людей и домашних животных с потреблением круглого леса, получаем $5 \cdot 10^{12}$ Вт — 8% продукции суши. Общее поступление современной чистой первичной продукции пашни, лугов, пастбищ и леса в антропогенный канал без учета изменения биомассы биосферы составляет $A = 0,9 \cdot 10^{13}$ Вт — 15% продукции суши. При учете изменения биомассы биосферы

$$A = 1,6 \cdot 10^{13} \text{ Вт} \quad (26)$$

— 27% продукции суши и 17% продукции Земли **). В результате хозяйственной деятельности людей выключено из условий естественной возобновляемости 65% продукции суши (100% пашни, лугов и пастбищ, 70% продукции леса). С учетом исчезнувшей продукции площадей пашни, лугов и пастбищ в антропогенный канал поступает минимум $2,7 \cdot 10^{13}$ Вт, максимум $5 \cdot 10^{13}$ Вт.

Потребление продуктов биосферы ($1,6 \cdot 10^{13}$ Вт) совместно с использованием невозобновимых ресурсов ископаемого топлива ($1,0 \cdot 10^{13}$ Вт, см. табл. I) составляет $2,6 \cdot 10^{13}$ Вт или 6 кВт/чел, что в 60 раз превышает биологическое потребление пищи (~ 100 Вт/чел). В развитых странах потребление невозобновимых ископаемых ресурсов энергии достигает 10 кВт/чел, а общее энергопотребление ~ 20 кВт/чел. На душу населения современный человек затрачивает в сотни раз больше энергии, чем первобытный человек-собиратель на добывание почти такого же количества пищи.

*) Возникающая при наличии сокращения биомассы леса проблема баланса углерода в атмосфере и океане обсуждается в работе ⁵⁵.

***) Все потребление леса включено в член $d\mathcal{B}/dt$. Антропогенная доля потребления $\beta = A/\mathcal{Y} = 0,23$, $\mathcal{Y} = \mathcal{P} - d\mathcal{B}/dt = 7,1 \cdot 10^{13}$ Вт.

д) Энергетика экологических ниш человека

Каждый способ получения достаточного количества продуктов питания, обеспечивающего длительное существование популяции, можно рассматривать как эквивалент экологической ниши *).

Здесь сделана попытка сравнить энергетику разных ниш человека на основе трех показателей ⁵⁵:

1) затраты полезной энергии на все виды активности, связанной с получением продуктов питания (сбор пищи и урожая, обработка земли, охота, пастьба скота и т. п.) в заданном количестве — w_{agr} ;

2) все затраты энергии, неизбежные при данном образе жизни (биологическая энергия человека, домашних животных, мощность всей индустрии, энергия обогрева жилищ и приготовления пищи, транспорта и т. п.), приходящиеся на то же количество продуктов питания — w_{tot} ;

3) отношение этих величин, показывающее коэффициент использования энергетических ресурсов для производства пищи: $\eta = w_{agr}/w_{tot}$.

Заданное количество продуктов питания принято, исходя из достаточного для одного человека при сбалансированном питании (12% животной пищи): 500 кг/год в калорийном эквиваленте зерна, из которых 1/2 потребляют домашние животные, превращая ее в 35 кг животной продукции (в калорийном эквиваленте зерна). При пастбищном скотоводстве, рыболовстве и охоте, если затраты энергии на кормление животных отсутствуют, а люди потребляют только животную продукцию, заданное количество продуктов питания равно 280 кг/год в калорийном эквиваленте зерна.

Площадь потребления рассчитана как территория, с которой при данном способе добывания пищи получают заданное выше количество продуктов.

На рис. 5, откладывая по оси абсцисс площади потребления, а по оси ординат показатели мощности для разных способов получения пищи **), обнаруживаем определенную связь между площадью потребления и мощностями.

Отношение $\eta = w_{agr}/w_{tot}$ — к. п. д. энергопотребления (η^{-1} характеризует энергообеспеченность). На рисунке линия треугольников для η в процентах по левой шкале, по-видимому, имеет два минимума в области 6 и 18 и максимум в области 15 и на границах области. Заштрихованные области являются запрещенными: область I соответствует средней урожайности $\bar{J}_a > 6$ т/га год зерна ⁴⁷, область II соответствует скорости передвижения $u > 25$ км/час = 600 км/сутки. Штриховой линией проведена линия «рентабельности» энерговложения, соответствующая современным среднемировым энерговложениям в производстве продукции пашни ***). Точки, лежащие вне штриховой (или штрих-пунктирной) линии,

*) У животных приемы, необходимые для потребления в каждой нише, наследственны, и поэтому не могут быстро изменяться или заимствоваться. У человека сумма приемов, знаний и технологий передается в процессе обучения и поэтому может быстро изменяться и заимствоваться.

***) Исходные данные по разным нишам см. в приложении.

****) Штриховая линия рентабельности справедлива только для не взаимодействующих ниш, когда все потребление осуществляется внутри каждой ниши. При взаимодействии ниш (торговле) линия рентабельности лежит в 4 раза выше (штрих-пунктир), ибо производство 280 кг животных продуктов при $\alpha_2^1 = 7$ эквивалентно производству не 500 кг зерна, а $7 \cdot 280$ кг ≈ 2000 кг зерна ^{22,56} (см. нишу 17а). Штриховая линия и штрих-пунктирная линии проведены в предположении, что урожайность ниш не меняется в начальной стадии повышения энерговложения.

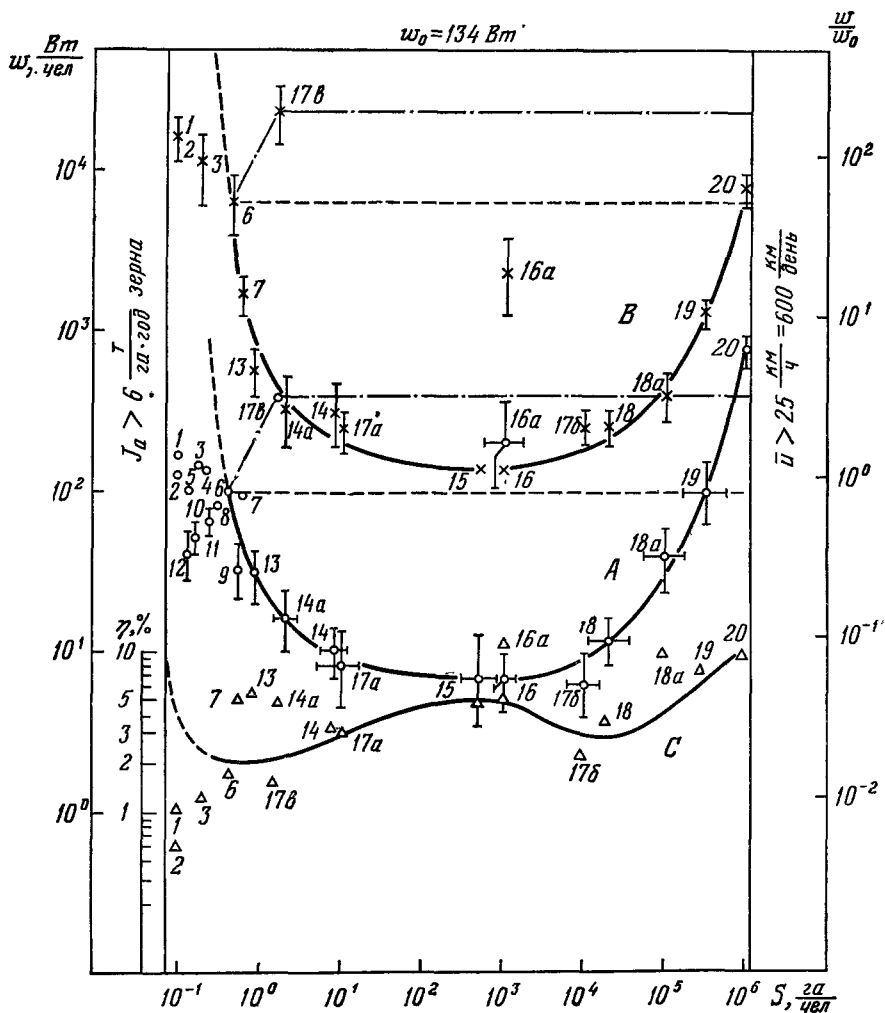


Рис. 5. Энергозатраты и территория потребления нормально питающегося человека в различных нишах.

Вертикальная ось — затраты энергии в Вт/чел, горизонтальная ось — территория потребления в га/чел. Точки и кривая А — чистые затраты энергии на территории потребления на все виды активности, связанные с добыванием продуктов питания при норме потребления, эквивалентной 500 кг зерна/год или 280 кг мяса/год. Крестики и кривая В — полные затраты энергии для производства того же количества пищи (включая энергию пищи людей и домашних животных, обогрев жилищ, приготовление пищи, индустрии и транспорта). Треугольники и кривая С — отношение первого ко второму, выраженное в % (дополнительная шкала слева). Данные: 1—12 — страны мира в 1964—1968 гг. ^{13, 14}, 1 — Япония, 2 — Англия, 3 — США, 4 — Израиль, 5 — Западная Европа, 6 — Мир в среднем, 7 — Азия, Индия, 8 — Океания, 9 — Африка, 10 — Латинская Америка, 11 — Тайвань, 12 — ОАР, 13 — традиционное земледелие ¹⁵, 14 — подсечно-огневое земледелие, 14а — племя Тсембаго ¹⁷, 15 — собирательство, 16 — рыболовство, 16а — современное рыболовство, 17 — скотоводство: а) пастбищное, б) первобытное, в) стойловое; охота: 18 — первобытная, 18а — современная охота эскимосов ²⁰, 19 — конная, 20 — моторизованная. Штриховые и штрих-пунктирные горизонталы — среднемировые уровни затрат энергии (см. текст). Горизонтальные и вертикальные черточки при точках и крестиках — оценки возможного разброса значений. Методы расчета и исходные данные см. в приложении.

соответствуют нерентабельному энерговлóжению. Ниши, соответствующие точкам, заключенным между штриховой (или штрих-пунктиром) и основной кривой, энергетически выгодны, но нестабильны: при длительном чрезмерном энерговлóжении превышаются допустимые нормы потребления и в результате происходит либо деградация окружающей среды с падением продуктивности и переход к правой стороне кривой, либо увеличение урожайности в результате окультуривания земель и переход к левой стороне кривой. Поэтому при достаточно длительном постоянном энерговлóжении стабильными оказываются ниши вблизи точек пересечения кривых с заданной линией энерговлóжения (см. нишу 16а).

Человечество просуществовало около $2 \cdot 10^6$ лет в нишах 15, 16 с минимальным биологическим энергопотреблением, в нишах 14, 17 и 18 с энергопотреблением, в 2 раза бóльшим — 10^4 лет, в нише 13 с энергопотреблением, в 5 раз бóльшим — 1000 лет, в нише 6 с энергопотреблением, в 20 раз бóльшим — 100 лет.

12. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрим изменения основных параметров энергетики биосферы за время существования человечества.

На рис. 6 изображено изменение потоков энергии в Вт: в логарифмической шкале времени для последнего миллиона лет (рис. а)), в линейной шкале времени для последних 400 лет (рис. б)), изменение биомассы, выраженной в тоннах сухой массы (рис. в)). Пища людей $L = 100 N$ Вт, N — число людей ^{1,10,46}; пища людей и скота $LC = 5$ с начала возникновения пашни ^{1,10}, A — полное антропогенное потребление от биосферы, включая LC и переработку и сжигание древесины, соломы и мусора. Принято $A = 2L + LC$ до 1900 г. в предположении, что энергозатраты на обогрев и приготовление пищи равны удвоенной калорийности пищи ^{1,47}, P — продукция освоенной части суши с разрушенными естественными потоками энергии (пашни, луга, пастбища, эксплуатируемые леса); HE — потребление людьми невозобновимых запасов энергии ископаемого топлива (угля, нефти, газа) ^{2,14}; B — чистая первичная продукция суши и океана ¹⁰, K и R потребление консументов и редуцентов ¹⁰, KC — потребление диких консументов суши ¹⁰, PI — потребление диких позвоночных Земли ^{10,42}, PC — потребление диких позвоночных суши ^{1,10,42}, KPC — потребление крупных диких позвоночных суши с живым весом больше 10 кг ^{1,19}. Предположено, что КПС лишены потоков потребления в области PI . Данные по изменению продукции и биомассы биосферы, суши и океана, потребления консументов и редуцентов получены на основании работ ^{10,26} и динамики сокращения лесов, описанной в таксте ^{22, 51,52}, в предположении, что соотношения продукции растительности, потребления консументов и биомассы в различных экосистемах табл. III остаются постоянными.

В устойчивой биосфере времена τ_J , в течение которых допустимо увеличение потребления до величины J по сравнению со средним значением \bar{J} , определяется условием (см. (25))

$$\tau_J = \varepsilon_J T_J, \quad \varepsilon_J \ll 1, \quad T_J = \frac{B}{|J - \bar{J}|} \approx \frac{B}{J} \text{ при } J \gg \bar{J},$$

где T_J — время переработки всей биомассы. Спустя время τ_J должно произойти либо падение величины потребления, либо изменение способов потребления, которое может привести к дальнейшему росту, но на протяжении уже меньшего периода времени. Штриховая кривая на рис. 6, а, аппроксимирующая рост антропогенной доли биосферного потока энергии,

описывается уравнением ⁵⁵

$$A = \frac{\varepsilon_A \mathcal{B}}{\tau_A}, \quad \tau_A = t_A - t, \quad \varepsilon_A = 0,25, \quad t_A = 2000 \text{ год}, \quad (26)$$

где $\mathcal{B} = 1,2 \cdot 10^{15}$ Вт·год — масса всех живых организмов биосферы, постоянная в первом приближении, t — время в обычной шкале летоисчисления, ε_A, t_A — параметры. Гипербола роста народонаселения пропорциональна пищевому потреблению L , которое описывается аналогичным уравнением с $\varepsilon_L = 0,02$ и $t_L = 2025$ год; параметры вычислены по данным

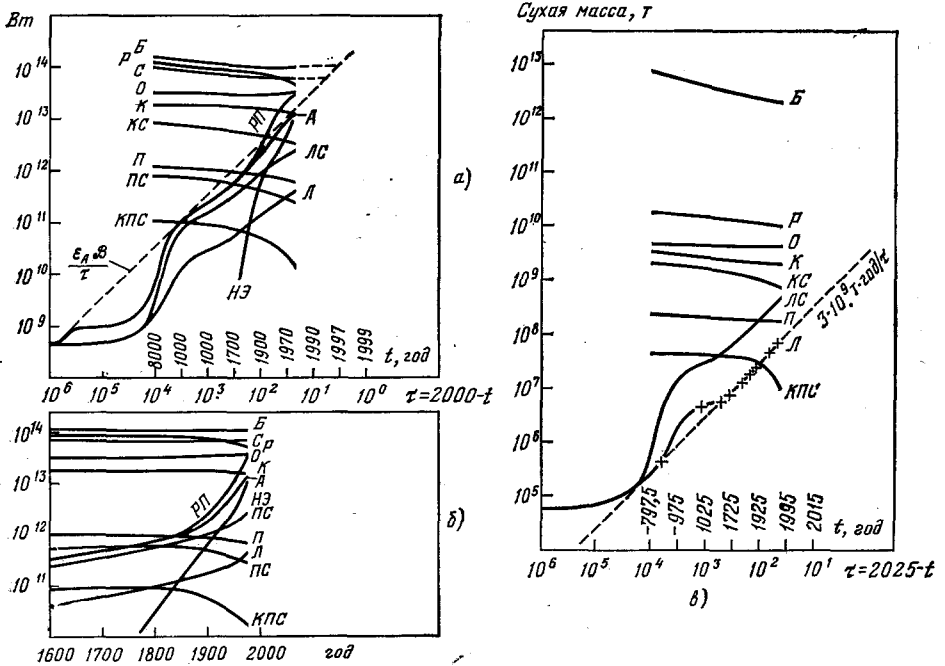


Рис. 6. Изменение потоков энергии и масс живых организмов в биосфере.

Вертикальная ось рис. 6, а, б — потоки энергии в Вт, рис. 6, в — масса живых организмов в тоннах сухой массы. Горизонтальная ось на рис. 6, а, в — время в логарифмической шкале для последнего миллиона лет, рис. 6, б — в линейной шкале для последних 400 лет. L — пища людей, LC — пища людей и скота, A — полное потребление людей от биосферы, включая LC переработку и сжигание древесины, соломы и мусора, RP — продукция освоенной части биосферы с разрушенными естественными потоками энергии (пашни, луга, пастбища, эксплуатируемые леса). $HЭ$ — потребление людьми невозобновимых запасов энергии (ископаемого топлива). B — продукция биосферы: $B = C + O \approx P + K + A$, C — продукция суши, O — продукция океана, P — потребление редуцентов, K — потребление консументов, $КС$ — потребление консументов суши, Π — потребление диких позвоночных, $ПС$ — потребление диких позвоночных суши, $КПС$ — потребление крупных (с живым весом > 10 кг) диких позвоночных суши, лишенных потоков энергии в областях с RP . Штриховая линия — уравнение $A = \varepsilon_A \mathcal{B} / \tau_A$, $\varepsilon_A = 0,25$, $\tau_A = t_A - t$, $t_A = 2000$ лет, $\mathcal{B} = 1,2 \cdot 10^{15}$ Вт·лет — масса всех живых организмов биосферы. На рис. 6, в те же обозначения для массы живых организмов биосферы; $L = N \cdot 15$ кг, крестики для L — получено по данным ⁴⁶, штриховая линия — линия уравнения $L = 3 \cdot 10^9$ т·год/ τ_L , $\tau_L = 2025 - t$.

⁴⁶ (с. 8, 44, 498) *). Наличие полюсной особенности в (26) означает, что при подходе к особенности должен измениться характер роста **).

Из рис. 6, в видно, что биомасса людей и домашнего скота в десятки раз превосходит биомассу всех позвоночных суши и в несколько раз —

* Из гиперболической кривой выпадает только точка $t = 0$ (начало эры) в ⁴⁶, которая лежит в два раза выше (см. рис. 6).

** Например, относительная скорость роста L ограничена предельными биологическими возможностями (биотическим потенциалом ³³): $kl = dL/dt/L = L/\varepsilon_L \mathcal{B} \leq \leq 0,04 - 0,05$ год⁻¹ ⁴⁶.

биомассу позвоночных океана. Замыкание значительной части биосферного потока энергии на антропогенный канал приводит к вытеснению естественных видов организмов и перераспределению потребления в биосфере (см. рис. 3, *a*). Сигналы о деградации окружающей среды и загрязнениях начали поступать, когда полное антропогенное потребление превысило кумулятивную величину потребления диких позвоночных (см. рис. 3, *a*, *b*). Для поддержания стабильного существования небольшого набора культурных растений и домашних животных, не образующих полного набора, необходимого для реакции на изменение природных условий и формирования замкнутых циклов круговорота химических элементов, человек вынужден стабилизировать внешние условия путем добавочных энергозатрат и компенсировать разрушение замкнутых круговоротов питательных веществ путем создания на полях потока удобрений, извлекаемых из концентрированных природных месторождений. Энергия потребуется также для поддержания равновесия биосферы в нужном человеку состоянии, которое будут стремиться нарушать мелкие виды с быстрой изменчивостью, легко приспосабливающиеся к антропогенным изменениям биосферы. Давление этих видов при полном разрушении равновесия может оказаться равным продуктивной и рабочей мощности всех гетеротрофов (области 1, 2 на рис. 3, *a*), т. е. 10—30% их потребления или $(1—3) \cdot 10^{13}$ Вт. В этих условиях с течением времени человек может столкнуться с нехваткой энергии и истощением запаса ископаемых химических элементов, необходимых для построения биомассы культурных растений и индустриальной продукции.

При отказе от замкнутых круговоротов элементов за счет использования ископаемых источников последних можно игнорировать законы распределения потребления в биосфере. В этом случае, исходя из закона сохранения энергии, биосферный поток энергии в антропогенном канале может быть увеличен в четыре-пять раз при постоянном потоке энергии через биосферу, определяемом солнечной постоянной и энергетикой существующего фотосинтеза. На основе имеющихся невозобновимых ресурсов, по-видимому, возможно дальнейшее увеличение биосферного потока энергии в антропогенном канале в полтора-два раза ⁵⁶. Это потребует вполне реального увеличения энергопотребления в два-три раза по сравнению с современным уровнем ¹⁴, при котором никакие климатические изменения не успевают произойти *). Дальнейший рост энергопотребления не приведет к заметному росту антропогенного биологического потока энергии ⁵⁶ и вряд ли будет иметь место. Время поддержания достигнутого при этом уровня антропогенного потребления определяется временем истощения источников невозобновимых ресурсов ⁶³.

Энергетические оценки показывают нереальность многих мыслимых проектов увеличения глобального потока энергии в антропогенный канал за счет увеличения полного биосферного потока энергии, т. е. полной перестройки современной биосферы ⁵⁵.

Возможно увеличение чистой первичной продукции с единицы площади в парниках на основе гидропоники или выращивания культур на почве за счет увеличения освещенности растений по сравнению со средней солнечной и обогащения углекислотой. Для получения чистой продукции современной пашни $7 \cdot 10^{12}$ Вт ⁴⁸ в парниках при максимальном наблюдаемом среднегодовом к. п. д. фотосинтеза 1,4% (см. табл. III, а также (7))

*) В настоящее время повышенный интерес к глобальным процессам в существующей биосфере вызван возможным ее влиянием на климат и последующим воздействием изменения климата на человека. Прямое воздействие изменения биосферы на человека с точки зрения потоков энергии на один-два порядка существеннее, чем через посредство изменения климата.

потребуется $5 \cdot 10^{14}$ Вт световой энергии, т. е. $\sim 10^{15}$ Вт первичной мощности.

Чистая первичная продукция пропорциональна количеству транспирируемой растениями влаги (1). На единицу прироста сухого веса органики в среднем транспирируется ~ 500 единиц веса воды^{1,24}. Среднее испарение суши 500 мм/год¹¹, а средняя испаряемость суши при избытке влаги в два раза больше¹¹. При доведении испарения до испаряемости (при этом вся суша должна быть покрыта непрсыхающим слоем воды) продукция растительности на суше может быть удвоена. Для этого требуется дополнительное количество пресной воды в объеме существующего испарения $-7 \cdot 10^4$ км³/год¹¹. Полный речной сток $-4 \cdot 10^4$ км³/год¹¹ меньше испарения, поэтому дополнительное количество пресной воды может быть получено только опреснением морской воды или растапливанием льда. На опреснение испарением $7 \cdot 10^4$ км³/год морской воды потребуется $5 \cdot 10^{15}$ Вт, на растопление льда $0,8 \cdot 10^{15}$ Вт. Мембранное опреснение в 20—30 раз менее энергоемко, чем опреснение испарением, но оно вряд ли применимо для опреснения в глобальных масштабах.

Отключение антропогенного канала от биосферного потока энергии возможно через производство синтетических продуктов. Синтетическая пища может производиться из несъедобных органических запасов биосферы, нефти и газа либо из неорганических веществ путем искусственного синтеза, подобного фотосинтезу зеленых растений. Зерновые дают 10% съедобного вещества от их полной продукции^{10,22}. Предположим, что удастся переводить продукцию зеленых растений, газ или нефть в съедобную пищу с к. п. д., равным 1% *); тогда всей годовой продукции биосферы 10^{11} т¹⁰, всей нефти $8 \cdot 10^{10}$ т^{2,14} и газа $5 \cdot 10^{10}$ т^{2,14} хватит на получение пищи, равной одному годовому урожаю мировой пашни $2 \cdot 10^9$ т¹⁰. При переработке всей биомассы биосферы $2 \cdot 10^{12}$ т^{10,25} ее хватит на 10 лет современного потребления. При синтезе съедобной продукции из неорганических веществ с к. п. д., равным максимальному наблюдаемому к. п. д. фотосинтеза съедобной продукции, $-0,1\%$ ^{20,37}, для создания пищи с мощностью современного съедобного урожая, равного 0,1 чистой первичной продукции пашни, т. е. 10^{12} Вт⁴, потребуется энергозатраты порядка 10^{15} Вт.

Замкнутость круговорота биогенных элементов биосферы обеспечивается протеканием основной части энергии через мелкие организмы (бактерии, грибы, насекомые и др.) с малыми индивидуальными потоками потребления (см. рис. 3 и 6). Без утраты стабильности биосферы допустимо существование позвоночных животных, потребляющих 1% полного потока энергии биосферы, равного 10^{14} Вт. Для обеспечения стабильного существования современного человечества, поглощающего 20% биосферного потока энергии, на замыкание круговорота биогенных элементов при той же эффективности использования энергии, что и в биосфере, потребуется $20 \cdot 10^{14}$ Вт = $2 \cdot 10^{15}$ Вт дополнительной энергии. Кроме биогенных элементов, людям придется организовывать замкнутые круговороты элементов, используемых для построения индустриальной продукции.

Энергопотребление в несколько десятков раз больше современного (порядка $(2-3) \cdot 10^{14}$ Вт) может необратимо нарушить стабильность климата Земли^{4,8}.

С точки зрения экологии длительное стабильное существование высоко развитой индустрии с замкнутым круговоротом индустриальных элементов, базирующееся на возобновимых источниках энергии мощно-

*) При биологической переработке органики требуется как минимум два трофических уровня, ибо продукция редуцентов несъедобна для человека.

стью 10^{12} Вт¹⁴, возможно, если доля потребления человечества в биосфере не будет выше доли потребления всех позвоночных в доиндустриальной биосфере. При этом не будет требоваться дополнительной энергии на замыкание круговоротов биогенных элементов.

ПРИЛОЖЕНИЕ

(к рис. 5)

Точки 1—12 — данные средних энергозатрат на полях в 1964—1965 гг. по разным странам^{56,57}. К точкам 9—12 добавлен ручной труд 10 Вт/чел — данные^{13,14} соответствуют нижней границе приводимой погрешности. Крестики 1—6 вычислены по данным полного потребления энергии (включая потребление продуктов биосферы) и производства зерна во всей стране. Отклонение точек от кривой связано с различием урожайностей от среднемирового значения. Точки слева от кривой с большей урожайностью уравниваются точкой 7, соответствующей половине населения Земного шара.

Остальные данные:

13 — традиционное земледелие (Россия, 1897 г.) с использованием рабочего скота. Рассчитано, исходя из данных: средняя урожайность 0,6 т/га·год зерна^{56,57}, 1 лошадь на 4 га пашни⁵⁸, средний вес лошади 400 кг, зерновой эквивалент потребления лошади — 5 собственных весов в год, т. е. 2000 кг, или 1000 Вт³², осуществляется на лугах и пастбищах; средняя рабочая мощность лошади 125 Вт (1/8 потребления)³²; средняя рабочая мощность лошади на полях 31 Вт/га, или 26 Вт/чел (на производство 500 кг/год зерна); средняя мощность ручного труда на полях 5 Вт/чел (пахарь со средней мощностью 10 Вт, кормящий двух человек, включая себя), т. е. $S = 0,83$ га/чел, $w_{arg} = 31$ Вт/чел, $w_{tot} = 540$ Вт/чел (134 Вт/чел, 200 Вт — огонь, 240 Вт — лошадь);

14 — подсеčno-огневое земледелие с ручным трудом средней мощностью $w_{arg} = 10$ Вт/чел при урожайности в период возделывания земли 0,6 т/га·год и восстановительным периодом, равным 10 временам эксплуатации земли: $S = 8,3$ га/чел, $w_{tot} = 300$ Вт/чел (130 Вт — человек, 170 Вт — используемый огонь).

14а — современное тропическое подсеčno-огневое земледелие народа Тсембага⁵⁹, урожайность в период возделывания земли 6,3 т/га·год зерна, восстановительный период 25 лет, $S = 2$ га/чел, отношение энергии урожая к затраченной энергии равно 16, $w_{agr} = 15$ Вт/чел (на 500 кг зерна), $w_{tot} = w_{tot}^4 = 300$ Вт/чел.

15 — первобытное собирательство без использования огня; $S = 500$ га/чел, $w_{agr} = 6,6$ Вт/чел, $w_{tot} = 134$ Вт/чел. Величины вычислены исходя из $S = 3 \cdot 10^7 l^2$ (территории, промежуточной между территориальной растительноядного млекопитающего — $10^7 l^2$ и хищника — $10^8 l^2$ ⁴⁰, где l — линейный размер (для человека $l = 0,4$ м) и мощности перемещения $w_{agr} = F\bar{u}$ по территории со средней скоростью $u = S/l_{эфф} \sim 0,17$ м/с = 14 км/сутки. Считается, что при перемещении человек собирает продукцию с полосы шириной $l_{эфф} = 1$ м, где $\tau = 1$ год — время воспроизводства продуктов питания, $F = \gamma_{at}mg$ — сила, пропорциональная весу, $\gamma_a = 6 \cdot 10^{-2}$ ³².

16 — первобытное рыболовство, $S = 10^3$ га/чел — вычислено исходя из средних уловов 1—2 кг/га·год живого веса¹. Энергозатраты рыболова и собирателя приняты одинаковыми.

16а — современное морское рыболовство; вычислено по данным современной добычи рыбы $7 \cdot 10^7$ т в год живого веса в акватории океана, равной $3,6 \cdot 10^{10}$ га, и общей мощности мирового рыболовного флота, оцениваемой в 1,5 калорийности выловленной рыбы^{1,56,63}.

17а — традиционное пастбищное скотоводство, обеспечивающее потреблению 280 кг/год·чел. калорийно-эквивалентной зерну животной продукции с коэффициентом трансформации энергии растительности в животную продукцию, равным 14 (в два раза больше, чем при переводе зерна в мясо⁶⁶), средней первичной продуктивности пастбищ 3 т (см.м.)/га·год^{1,10,32} и современной среднемировой норме выгона (сдается 20% полной первичной продукции пастбищ); $w_{agr} = 8$ Вт/чел — определяется в основном затратами энергии на поддержание пастбищ, принятыми равными 1/4 (современному отношению затрат на пастбища и пашни^{1,64}) от средних затрат энергии на пашнях в паше 13, $S = 8,4$ га/чел, $w_{tot} = 240$ Вт/чел (60% продукции скотоводства (молоко) сдается в сыром виде, 40 Вт — пища собакам)^{10,48}.

17б — первобытное пастбищное скотоводство с долей потребления продукции пастбищ, равной 0,02%, в 1000 раз меньшей, чем в 17а (в 2 раза больше потребления соответствующих диких животных^{40,49}), $S = 10^4$ га/чел. Энергозатраты, как и в 15, определяются передвижением скотовода по территории пастбища при $l_{эфф} = 30$ м (среднее расстояние овцы от пастуха). Пастух сдает 8 своих весов в год, т. е. около 10 овец, при времени воспроизводства овец порядка трех лет. Соответственно пастух

должен обладать стадом в 30 голов. $w_{agr} = S/l_{эфф}\tau_1 = 6$ Вт/чел ($\tau_1 \sim 1$ год — время воспроизводства растительности) $w_{tot} = w_{tot}^{(17a)} = 250$ Вт/чел.

Ниши пастбищного скотоводства 17а, б наиболее энергообеспечены.

17в — современное стойловое скотоводство с использованием продукции пашни с коэффициентом трансформации энергии зерна в животную продукцию, равным $\alpha_2^{-1} = 7^{56}$ и потреблением 280 кг/год·чел·7 = 2000 кг/год·чел зерна, в 4 раза больше, чем в нише б:

$$S = 4S^{(6)} = 1,6 \text{ га/чел}; \quad w_{agr} = 4w_{agr}^{(6)} = 400 \text{ Вт/чел}; \quad w_{tot} = 4w_{tot}^{(6)} = 24 \text{ кВт/чел}.$$

18 — лешая охота с одной собакой на человека: $w_{agr} = 12$ Вт/чел, $S = 2 \cdot 10^4$ га/чел, $w_{tot} = 240$ Вт/чел = $w_{tot}^{(16)}$. Территория получена из расчета существования за счет одного вида жертвы с нормальной средней плотностью биомассы 210 г/га живого (~ 52 г/га сухого) веса $^{40, 60}$ (в 60 территории охотника Сибири оценивается в $(2-3) \cdot 10^4$ га/чел), временем воспроизводства τ порядка 1 года и изъятием 25% продукции жертвы. Развиваемая охотником мощность соответствует передвижению по территории со средней скоростью $\bar{u} = 0,2$ м/с = 20 км/сутки (см. нишу 15), $l_{эфф} = 30$ м — вооруженный охотник, вслуживающий жертву на расстоянии 15 м). Мощность преследования и поражения жертвы принята равной 1/4 мощности перемещения при ее поиске. Мощность передвижения собаки равна 1/4 мощности передвижения человека.

18а — современная охота эскимосов 61 (Канада, о. Бэффин). Территория оценена по приложенной карте $S = 10^5$ га/чел ($2,3 \cdot 10^6$ га на 26 человек). $w_{agr} = 40$ Вт/чел (30 Вт/чел — бензиновые двигатели, 10 Вт — мощность передвижения человека и собаки), $w_{tot} = 400$ Вт/чел (170 Вт/чел — бензин, 50 Вт/чел — керосин или тюлений жир для обогрева жилища, 134 Вт/чел — пища людей, 40 Вт/чел — пища собак), к. п. д. двигателей принят равным 20% 62 .

19 — конная охота на крупных животных (бизон, время воспроизводства $\tau \sim 3$ года) с одной лошадью, приходящейся на одного человека. Мощность передвижения лошади $w_{agr} = 100$ Вт = $\gamma_{лмгу}$; $\gamma_{л} = 0,04$ 4 , $\bar{u} = 0,63$ м/с = 54 км/сутки = $= S/l_{эфф}\tau$, $l_{эфф} = 30$ м, $\tau = 3$ года, $S = \bar{u}\tau l_{эфф} = 3 \cdot 10^5$ га/чел, $w_{tot} = 1300$ Вт/чел (1000 Вт — лошадь, 134 Вт — человек, 150 Вт — огонь).

20 — моторизованная охота, $l_{эфф} = 50$ м, $S = 10^6$ га/чел, $u = 6,4$ м/с = 550 км/день, $\tau_1 = 1$ год, $w_{agr} = \gamma_{мтгу} = 800$ Вт/чел = 1 л. с./чел, $\gamma_{м} = 0,04$, $m = 300$ кг (вес механизма с человеком), $w_{tot} \approx 7000$ Вт/чел — к. п. д. двигателя 20% 62 , мощность изготовления двигателей (доля всей энергетики цивилизации) принята равной мощности двигателя 17 .

В нишах 19 и 20 возможно существование охотой при плотности биомассы объектов охоты меньше средней нормальной (ниша 18) в 15 и 50 раз соответственно.

Оценки погрешностей значений w и S для средней продуктивности суши ($0,5$ Вт/м 2) приведены на графике.

Зоологический институт АН СССР,
Ленинград

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПРЕДЕЛЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ

B (Вт·год/м 2) — плотность энергосодержания органической массы на единицу земной поверхности (1 Вт·год = 8,8 кВт·час = $3,15 \cdot 10^7$ Дж);

J (Вт/м 2) и P (Вт/м 2) — плотности потребления и продукции на единицу земной поверхности, P_1 — чистая продукция растительности (продуктивность);

B (Вт·год), \mathcal{E} (Вт), \mathcal{P} (Вт) — энергосодержание органической массы, потребление, продукция (организма, экосистемы или биосферы) соответственно, $\alpha = P/J = \mathcal{P}/\mathcal{E}$ — коэффициент экологической эффективности трансформации энергии;

$B_{ж}$ (т/м 2) = $B/K_{ж}$ ($B_c = B/K_c$) — плотность живой (сухой) массы на единицу земной поверхности — биомасса,

$K_{ж}$ (K_c) — энергосодержание единицы живой (сухой) массы (аналогично определяются $P_{ж}$, $\mathcal{P}_{ж}$, $\mathcal{B}_{ж}$ и P_c , \mathcal{P}_c , \mathcal{B}_c);

L (м) = $B/K_{ж\rho}$ — толщина слоя живой биомассы, $\rho \approx 1$ т/м 3 ;

V (м/год) = $P/K_{ж\rho}$ — скорость прироста живой биомассы;

τ (год) = $L/V = B/P = \mathcal{B}/\mathcal{P}$ — время оборота биомассы;

l (м) = $M/\rho s$ — вертикальный размер организма, M (т) — живая масса организма, s (м 2) — площадь проекции живого организма на поверхность Земли;

$d' = L/l = s/S$ — проекционный индекс организма;

$S = sl/L$ — территория, приходящаяся на один организм;

v (год $^{-1}$) = $\mathcal{E}/\mathcal{B} = J/B = 1/\alpha\tau$ — частота потребления организма;

v (м/год) = lv — скорость потребления организма;

j (Вт/м²) = $K_{\text{ж}} \rho v = \mathcal{Y}/s = J/d$ — плотность потребления организма на единицу его проекции на поверхность Земли.

Автотрофы — организмы, синтезирующие органику из неорганических соединений.

Гетеротрофы — организмы, питающиеся органикой и не способные к синтезу органики из неорганических соединений.

Консументы — гетеротрофы, питающиеся живой органикой.

Метаболизм — скорость усвоения потребляемой энергии.

Редуценты — гетеротрофы, питающиеся мертвой органикой.

Экскреты — неусвоенная консументами часть пищи.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Одум Ю. Основы экологии.— М.: Мир, 1975.
2. Global Effects an Environmental Pollution/Ed. F. D. Sisler, S. F. Singer — Amsterdam: D. Reidel. 1970.— P. 12, 25.
3. The Changing Global Environment/Ed. W. W. Kellogy, S. F. Singer.— Amsterdam: D. Reidel, 1975.— P. 13.
4. Schneider S. H. The Genesis Strategy.— N.Y.: Plenum Press, 1976.
5. Kellogy W. W., Schneider S. H.— Science, 1974, v. 186, p. 1163.
5. Dobzhansky T. Genetics and the Origin of Species — 1953.
6. Kendeigh S. C. Ecology with Special Reference to Animal and Man.— Englewood Cliffs, N.J. Prentice-Hall, 1974.
7. Аллен К. У. Астрофизические величины.— М.: Мир, 1977.
8. Будыко М. И. Глобальная экология.— М.: Мысль, 1977.
8. Будыко М. И. Изменение климата.— Л.: Гидрометеиздат, 1974.
9. Sellers W. D.— J. Appl. Met., 1973, v. 12, p. 241.
9. Rotty R. M., Mitchell J. M. Jr. Inst. for Energy Analysis Report. Oak Ridge, Associated Universities, 1974.
10. Whittaker R. H., Likens G. E.— In: Primary Productivity of the Biosphere/Н. Leith, R. Whittaker. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1975.— P. 305.
11. Львович М. И. Мировые водные ресурсы и их будущее.— М.: Мысль, 1974.
12. Мировой водный баланс и водные ресурсы Земли.— Л.: Гидрометеиздат, 1974.
12. Калнин Г. П. В кн. Глобальный водообмен.— М.: Наука, 1975.— С. 324.
13. Starr C.— Sci. American, 1971, v. 224, p. 37.
14. Hubbert M. K.— Ibid. p. 64.
15. Metz W. P.— Science, 1977, v. 197, p. 650.
16. Pollock H. N., Chapman D. S.— Sci. American, 1977, v. 237, p. 60.
17. Cook E.— Ibid., 1971, v. 224, p. 135.
18. Лархер В. Экология растений.— М.: Мир, 1978.
19. McNeill S., Lawton J. H.— Nature, 1970, v. 225, p. 472.
20. Vassham J. A.— Science, 1977, v. 197, p. 630.
20. Ленинджер А. Биохимия.— М.: Мир, 1976.
21. Kira T.— In Photosynthesis and Productivity in Different environments/Ed. J. P. Cooper.— N.Y.: Cambridge Univ. Press. 1975 — P. 5.
21. Calduell M.— Ibid.— P. 41.
21. Loomis R. S., Gerakis P. A.— Ibid.— P. 145.
22. Duvigneand P. La synthèse ecologique, doin.— Paris, 1974.
22. Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека.— М.: Прогресс, 1973.
22. Desveu E. S.— Sci. American, 1960, v. 203, p. 194.
23. Смирнов И. И. Охрана биосферы и лесная растительность.— М.: Лесная промышленность, 1977.
23. Кутырин И. И., Бельченко Ю. П. Охрана водных ресурсов — проблема современности.— Л.: Гидрометеиздат, 1974.
24. Rosenzweig M. L.— Am. Nat., 1969, v. 102, p. 67.
25. Родин Л. Е., Базилевич Н. И., Розов Н. И. Человек и среда обитания.— Л.: Изд. геогр. общества СССР, 1974.— С. 160; Природа, 1971, № 1, с. 46.
26. Lieth H.— In: Primary Productivity of the Biosphere/Ed. H. Lieth, R. Whittaker, Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1975.— P. 253.
27. Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова.— Л.: Гидрометеиздат, 1977.
28. Ryther J. H.— Science, 1969, v. 166, p. 72.
29. Кобленц-Мпшке О. И., Волковинский В. В., Кабанова Ю. Г.— ДАН СССР. Сер. биол., 1968, т. 182, с. 5.
30. Богоров В. Г., Виноградов М. Е., Воронина Н. М., Канаева И. И., Суетова И. А.— Ibid., с. 1205.

31. Johnson F. S.— Цитир. в³ сб.— Р. 53; Ронов А. Б.— Геохимия, 1976, т. 8, с. 1252.
32. Brody S. Bioenergetics and Growth — Reinhold, 1945.
33. Дажо Р. Основы экологии.— М.: Прогресс, 1975.
34. Винберг Г. Г.— Общ. биол., 1976, т. 37, с. 56.
35. Винберг Г. Г.— Успехи совр. биол., 1946, т. 21, с. 401.
36. Таусон В. О. Основные положения растительной биоэнергетики.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.
37. McMahon T.— Science, 1973, v. 179, p. 1201.
38. Hemmingsen A. H. Rept. Sten Memor. Hospital Nordics, Insulin Lab., 1960, v. 9, p. 7.
39. Дольник В. Р.— Общ. биол., 1978, т. 39; Успехи совр. биол., 1968, т. 66, с. 276.
Горшков В. Г.— В кн.: Вопросы экологии и охраны природы. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1980; Ж. общ. биол., 1980.
40. Calder W. A. III.— In: Avian Energetics/Ed. R. A. Paynter Jr. Cambridge, Mass. Publ. by the Club, 1974.— P. 100.
King J. R.— Ibid.— P. 4.
41. Schall J. J., Pianke E. R.— Science, 1978, v. 201, p. 679.
42. Golley F. B.— In: Ecological Energetics of Homeotherms/Ed. J. A. Gessaman.— Utan University Press, 1973.— P. 142.
43. Дитрих Г., Калле К. Общее мореведение.— Л.: Гидрометеиздат, 1961.
44. Ландау Л. Д., Лифшиц Е. М. Механика сплошных сред.— М.: Гостехиздат, 1944.
45. Фишер Д., Саймон Н., Винсент Д. Красная книга. Дикая природа в опасности.— М.: Прогресс, 1976.
46. Народонаселение стран мира/Под ред. Б. Ц. Урланиса.— М.: Статистика, 1978.
47. Revelle R.— Sci. American, 1976, v. 235, p. 165.
48. Harlan J. R.— Ibid., p. 89.
49. Janick J., Noller C. H., Rhykerd C. L.— Ibid., p. 75.
Scrimshaw N. S., Young Y. R.— Ibid., p. 51.
Wortman S.— Ibid., p. 31.
50. Mayer J.— Ibid., p. 40.
Богданов А. С.— Природа, 1976, т. 11, с. 30.
51. Likens G. F., Vogtman F. H., Pierce R. J., Reiners W. A.— Science, 1978, v. 199, p. 492.
52. Ригорус П. В.— Курьер ЮНЕСКО, 1975, № 11, с. 53.
Алпатыев А. М. Влагообороты в природе и их преобразование.— Л.: Гидрометеиздат, 1969.
53. Mueers W.— Science, 1976, v. 193, p. 198.
Новости науки.— Природа, 1979, № 7, с. 112.
54. Robinson E., Robbins R. C.— Цитир. в² сб.— Р. 50.
55. Woodwell A. N.— Sci. American, 1978, v. 238, p. 34.
56. Горшков В. Т. Препринт ЛИЯФ № 534.— Ноябрь 1979; Тр. ГГО, 1980; Изв. Всесоюз. геогр. об-ва, 1980; Бот. ж., 1980.
57. Meadows P. L., Behrens W. W. III, Meadows D. H., Naill R. F., Randers J., Zahm E. K. O. Dynamics of Growth in a Finite World.— Wright — Allen Press, 1974.
58. U.S. Presidents Science Advisory Committee. The World Food Problem Report of the Panel of the World's Food Supply. V. 1—3.— Washington: Government Printing Office, 1967.
59. Данные Всероссийской переписи населения 1897 г.— Больш. энциклопедия/Ред. С. Н. Южаков С. Н.— Просвещение, 1904.— Т. 16, с. 452.
60. Rappoport R. A.— Sci. American, 1971, v. 224, p. 117.
61. Долгих Б. О.— В кн. Материалы I межведомственного совещания по географии населения.— М.; Л.— Вып. 5, с. 52.
Андреанов Б. В. Земледелие наших предков.— М.: Наука, 1978.
62. Kemp W. B.— Sci. American, 1971, v. 224, p. 105.
63. Summers C. M.— Ibid., p. 149.
64. Meadows D. H., Meadows D. L., Randers J., Behrens W. W. III. The Limits to Growth.— Potomac, 1972.
Mesarovic M., Pestel E. Mankind at the Turning Point.— N.Y.: Dutton, 1974.