К.И.Кобак

БИОТИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ УГЛЕРОДНОГО ЦИКЛА

Под редакцией
чл.-корр. АН СССР М. И. Будыко

Ленинград Гидрометеоиздат 1988

УДК 551.583 : 631.417.1

Рецензент д-р биол. наук, проф. А. А. Яценко-Хмелевский
(Ленинградская лесотехническая академия им. С. М. Кирова)

Обобщаются многолетние результаты экспедиционных исследований по режиму CO_2 и балансу углерода в разных растительных сообществах. Данные по балансу углерода в лесных экосистемах сопоставлены с материалами по динамике содержания в них углерода. Проанализированы имеющиеся оценки основных резервуаров органического углерода на планете и в отдельных случаях (например, для содержания органического углерода в почвах) даны новые. Исследованы изменения биотических компонент углеродного цикла в связи с антропогенным воздействием на наземные экосистемы, что дает возможность точнее определить роль биоты в увеличении концентрации атмосферного углекислого газа.

Для экологов, климатологов, почвоведов.

The book **"Biotical Compounds of Carbon Cycle"** by K. I. Kobak summerizes numerous experimental results on CO_2-regime and carbon balance in various vegetation communities. The data on carbon balance in forest ecosystems are compared with those on carbon variations in them. The available estimates of the main pools of the world organic carbon are analyzed and the new estimates are presented, e. g. for the carbon content in soils. The changes in the biotical compounds of the carbon cycle caused by the anthropogenic impact on the terrestrial ecosystems are studied. These investigations enable us to give a more accurate determination of the role of biota in atmospheric carbon dioxide concentration increase.

The book can be useful for specialists interested in the problems of ecology and soil science.

Ленинградский
Гидрометеорологический ин-т
БИБЛИОТЕКА
Л-д 195196 Малоохтинский пр., 98

К $\frac{1903040000-039}{069(02)-88}$ 14-88

© Гидрометеоиздат, 1988

ISBN 5-286-00055-X

ПРЕДИСЛОВИЕ

До середины 60-х годов нашего столетия исследование углеродного цикла и его составляющих проводилось в основном биологами и геохимиками. Рост содержания атмосферного углекислого газа, установленный на основании измерений концентрации CO_2 на станциях глобального мониторинга, которые действуют начиная с 1958 г., привлек внимание к этой проблеме специалистов разных профилей и прежде всего климатологов, поскольку концентрация CO_2 в атмосфере в известной степени определяет теплосодержание атмосферы Земли и тем самым влияет на климат. При исследовании причин увеличения концентрации CO_2 в начале 70-х годов было высказано предположение, что этот рост связан не только с его эмиссией при сжигании ископаемого топлива, но и с его поступлением в результате антропогенных воздействий на континентальную биоту. Однако суждения о роли биоты в увеличении концентрации CO_2 в современной атмосфере чрезвычайно противоречивы, и эта проблема остается дискуссионной до сих пор. Приходится, к сожалению, признать, что антропогенное изменение многих экосистем началось значительно раньше, чем сложилось четкое представление об их естественном состоянии.

Задача автора этой книги — исследование биотических компонент углеродного цикла, а также выявление роли биоты как в этом цикле, так и в росте атмосферного углекислого газа.

Количественные оценки годового нетто-потока углерода между наземными экосистемами и атмосферой немногочисленны и настолько противоречивы, что до сих пор дискутируется вопрос даже не о величине, а о знаке этого потока, т. е. не ясно, является ли биота в конечном итоге источником или стоком для атмосферного CO_2, в связи с чем совершенно очевидна необходимость более детального анализа имеющихся данных. Но автор едва ли взял бы на себя смелость обобщить и проанализировать накопленный материал, если бы не занимался долгое время исследованием режима CO_2 и баланса углерода в разных растительных сообществах. Результаты наблюдений, полученные автором и его коллегами в экспедициях в разные районы СССР и Монгольскую Народную Республику, составляют основу книги. Накопленный материал дает четкое представление о динамике углерода в практически не затронутых антропогенным воздействием экосистемах (см. часть I), что в свою очередь помогает понять антропогенные изменения подоб-

ных экосистем и оценить нетто-потоки углерода между биотой и атмосферой (см. часть II).

Книга, по всей вероятности, представляет интерес для экологов и почвоведов, а также для других специалистов, интересующихся проблемами углеродного цикла.

Автор приносит искреннюю и сердечную благодарность А. А. Яценко-Хмелевскому и М. И. Будыко, под руководством которых ему посчастливилось работать долгие годы и чьи постоянные советы и инициатива в значительной степени помогли создать эту книгу; своим друзьям и коллегам — Н. Ю. Кондрашевой, Э. К. Бютнер, И. Е. Турчинович, О. К. Захаровой, К. Я. Винникову, Г. А. Ширяевой, совместная работа с которыми оказалась чрезвычайно полезной; сотрудникам Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова — Е. М. Лавренко, Л. Е. Родину, О. В. Заленскому, Н. И. Бобровской, И. В. Борисовой, Т. А. Поповой, И. Г. Завадской, В. А. Алексееву, Т. К. Гордеевой, делившими вместе с автором радости и тяготы экспедиционных исследований.

Часть I

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА И ДРУГИЕ РЕЗЕРВУАРЫ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА НА ЗЕМЛЕ

ВВЕДЕНИЕ

Углерод занимает особое место среди других элементов, что объясняется прежде всего его электронейтральностью, которая способствует взаимодействию однородных атомов друг с другом в значительно большей степени, чем у элементов с ярко выраженными электроположительными или электроотрицательными свойствами. Способность атомов углерода соединяться между собой (ковалентные простые и кратные связи углерод — углерод) приводит к возникновению разнообразных устойчивых соединений, имеющих структуру прямых и разветвленных цепей (алканы, алкены, алкины и др.) или колец. Даже чрезвычайно простые по элементарному составу молекулы, содержащие, например, только углерод и водород, иногда характеризуются большой относительной молекулярной массой. Атомы углерода могут быть связаны ковалентными связями также с атомами других элементов, чаще всего кислорода и азота. Из всех элементов периодической системы только углерод образует такие прочные связи с однородными атомами и атомами других элементов, поэтому число органических молекул практически неограниченно и значительно превышает число соединений всех других элементов.

Концентрация углерода (C_C) в основных группах химических соединений, синтезируемых растениями, варьирует от 36 до 90 % (табл. 1). Наиболее высока она в углеводородах (80—95 %) и их окисленных продуктах, к которым относятся некоторые пигменты листьев и плодов высших растений (каротины, ликопин, ксантофиллы), липидах (77 %) и конифериловом спирте (67 %). Конифериловый спирт, содержащий многоатомные фенольные группы, находится в генетической связи с лигнином и является исходным веществом для разнообразных и различным образом конденсированных структурных девятиуглеродных элементов лигнина. В более окисленных химических соединениях — карбоновых и аминокислотах, углеводах, пуринах, пиримидинах — содержится 36—47 % углерода.

Изменчивость содержания углерода в отдельных органеллах, клетках и тканях растений значительно меньше. В цитоплазматическом матриксе, где на долю белков приходится не менее $^2/_3$ сухой массы клеточной органики, а липиды составляют около 20 %, фракция углерода равна 51,5 %. Химический состав хлоропластов высших растений в среднем может быть представлен в следующем

Таблица 1

Содержание (%) углерода и других элементов в некоторых органических соединениях

	Относительная молекулярная масса	C	O	H	N	S, Mg
Аминокислоты						
глицин	75	32,1	42,6	6,7	18,6	
L-аланин	88	40,9	36,3	6,9	15,9	
L-серин	105	34,3	45,7	6,7	13,3	
L-пролин	115	52,3	27,8	7,8	12,1	
L-валин	117	51,2	27,4	9,4	12,0	
L-треонин	119	40,3	40,3	7,6	11,8	
L-цистеин	121	29,8	26,4	5,8	11,6	26,4
L-лейцин	131	55,0	24,4	9,9	10,7	
L-изолейцин	131	55,0	24,4	9,9	10,7	
L-аспарагин	132	36,4	36,4	6,1	21,1	
L-глютанат	134	35,8	47,8	6,0	10,4	
L-метионин	149	40,2	21,5	7,4	9,4	21,5
L-глутамин	146	41,1	32,9	6,8	19,2	
L-гистидин	155	46,5	20,6	5,8	27,1	
L-фенилаланин	165	65,4	19,4	6,7	8,5	
L-аргинин	174	41,4	18,4	8,0	32,2	
L-тирозин	181	59,7	26,5	6,1	7,7	
L-лизин	190	44,2	33,7	7,4	14,7	
L-триптофан	204	64,7	15,7	5,9	13,7	
Карбоновые кислоты						
уксусная (CH_3COOH)	60	40	53,3	6,7		
масляная ($CH_3CH_2CH_2COOH$)	88	54,5	36,4	9,1		
янтарная ($HOOCCH_2CH_2COOH$)	118	40,6	54,0	5,6		
фумаровая ($HOOCCH{=}CHCOOH$)	116	41,2	55,2	3,5		
яблочная ($HOOCCHOHCH_2\ COOH$)	134	35,9	59,6	4,5		
щавелевоуксусная ($HOOC{-}C(OH)CH{-}\ COOH$)	132	36,4	60,6	3,0		
лимонная $(HOOC{-}CH_2{-}C(COOH)(OH){-}CH_2COOH)$	192	37,4	58,5	4,1		
α-кетоглутаровая ($HOOC{\cdot}CH_2CH_2CO{\cdot}COOH$)	146	41,2	54,7	4,1		
пировиноградная ($CH_3CO{\cdot}COOH$)	88	41,4	54,4	4,5		
цис-аконитовая $(HOOC{-}CH_2{-}C(COOH){=}CH{\cdot}COOH)$	174	41,4	55,2	3,4		
изолимонная $HOOC{-}CH_2CH{=}CH(OH)\ COOH$ $\vert$ $COOH$	192	37,4	58,5	4,1		
α-галактуроновая (пектин)	184	39,2	55,4	5,4		

	Относительная молекулярная масса	C	O	H	N	S, Mg
Липиды						
α-олеодистеарин	888	77,0	10,8	12,2		
олеопальмитостеарин	860	76,8	11,1	12,1		
трипальметин	806	76,0	11,9	12,1		
тристеарин	890	76,9	10,8	12,3		
триолеин	884	77,4	10,8	11,8		
Углеводы						
моносахариды $C_5H_{10}O_5$	150	40,0	53,4	6,6		
$C_6H_{12}O_6$	180	40	53,3	6,7		
дисахариды $C_{12}H_{22}O_{11}$	342	42,0	51,5	6,5		
полисахариды (крахмал, целлюлоза) $(C_6H_{10}O_5)_n$	$(162)_n$	44,5	49,3	6,2		
Спирты						
этиловый (C_2H_5OH)	46	52,2	34,8	13,0		
амиловые спирты ($C_5H_{11}OH$)	88	68,2	18,2	13,6		
глицерин ($C_3H_8O_3$)	92	39,1	52,1	8,8		
конифериловый спирт $C_{10}H_{12}O_3$	180	66,6	26,7	6,7		
Основания нуклеиновых кислот						
пиримидины						
цитозин ($C_4N_3H_5O$)	111	43,2	14,4	4,5	37,9	
урацилл ($C_4N_2H_4O_2$)	112	42,8	28,5	3,6	25,1	
тимин ($C_5N_2H_6O_2$)	126	47,6	25,4	4,8	22,2	
пурины						
гуанин ($C_5N_5H_5O$)	151	39,8	10,6	3,3	46,3	
аденин ($C_5N_5H_5$)	135	44,5	0,0	3,7	51,8	
Основные пигменты						
хлорофилл «а» ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$)	892	73,9	9,0	8,1	6,3	2,7
каротины, ликопин ($C_{40}H_{56}$)	536	89,5	0,0	10,5		
лютеин, зеаксантин ($C_{40}H_{56}O_2$)	568	84,6	5,6	9,8		
виолаксантин, ауроксантин ($C_{40}H_{56}O_4$)	600	80,0	10,6	9,4		
фукоксантин ($C_{40}H_{56}O_6$) (бурые водоросли)	632	76,0	15,2	8,8		

виде: белки 35—55 % сухой массы, липиды 18—37 %, нуклеиновые кислоты — 4 %, хлорофиллы — 6 %, каротиноиды — 2 %, неорганические соединения 5—8 % [13] и концентрация углерода в них составляет 56 % сухой массы.

В листьях, где сравнительно велика концентрация зольных элементов (8—10 %), C_C составляет 42—47 %. В древесине, содержащей 22—29 % лигнина и 71—78 % целлюлоз и гемицеллюлоз [64, 132, 458], на долю углерода приходится 50—52 % сухой массы. Весьма существенным является определение C_C во всей фитомассе

континентальной и морской биоты, поскольку нередко приходится производить пересчет сухой массы, определенной экспериментально в различных экосистемах, в углеродные единицы. По нашим расчетам, C_C наземной фитомассы составляет около 50 %, что несколько выше достаточно часто используемого значения 45 %. В морском фитопланктоне (перидинеи) содержится 45 % углерода, 45 % кислорода, 7 % водорода и около 3 % азота [34].

Огромное количество атмосферного кислорода, накопившееся в основном в результате фотоавтотрофной деятельности растений и в значительно меньшей степени микроорганизмов, а также запасы недоокисленного органического углерода литосферы свидетельствуют о том, что сопряженные процессы фотосинтеза и деструкции органики несколько различаются между собой.

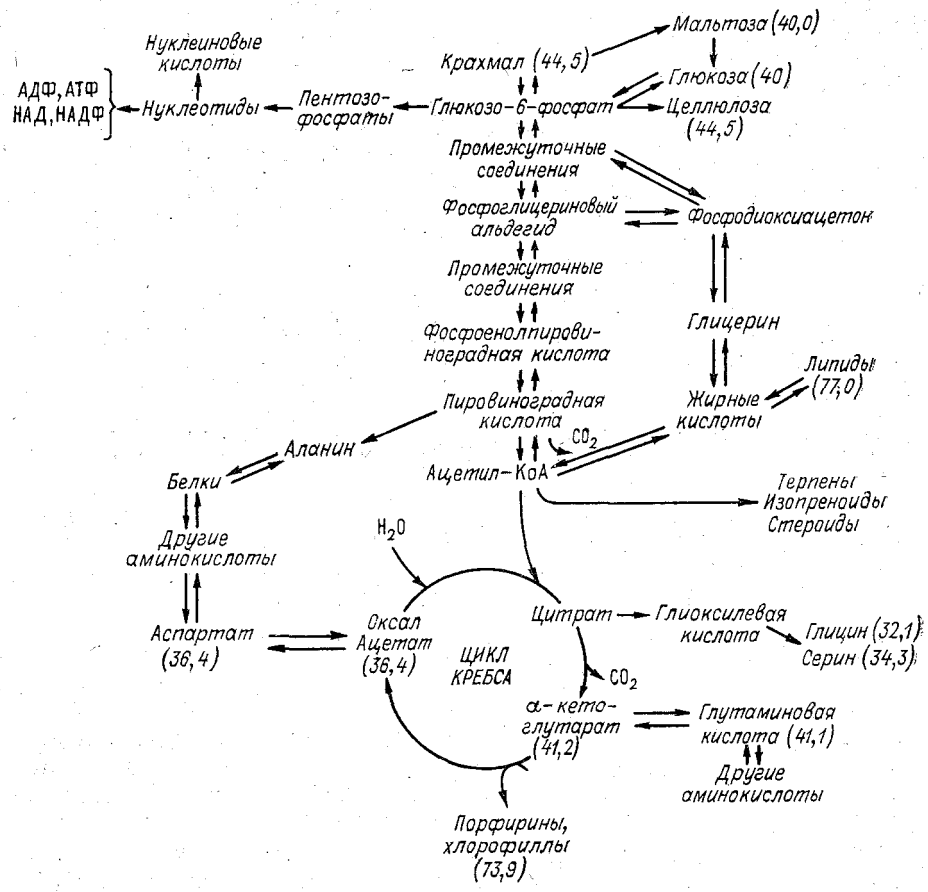


Рис. 1. Схема общего метаболизма в растениях.

АДФ — аденозиндифосфат, АТФ — аденозинтрифосфат, НАД — никотинамидадениндинуклеотид, НАДФ — никотинамидадениндинуклеотидфосфат; цифры в скобках — процентное содержание углерода в соединениях.

Поскольку континентальная биота аккумулирует углерод, по отношению к резервуару атмосферы алгебраическая сумма биотических потоков имеет отрицательный знак (происходит так называемый нетто-сток). Скорость такого нетто-стока, безусловно, мала, и его можно обнаружить только в геологическом масштабе времени. Более подробно этот вопрос рассмотрен ниже, здесь же остановимся только на том, как меняется содержание углерода в продуктах реакций, связанных с биологическим превращением. При фотосинтетическом усвоении CO_2 атмосферы и дальнейших метаболических реакциях (рис. 1) идет восстановление CO_2 и изменение C_C от 26 до $\sim$50 %. Далее в метаморфическом цикле при постепенном преобразовании органического вещества и по мере выделения кислорода удельная масса углерода в отношениях возрастает (табл. 2). Значительная часть продуктов метаморфического цикла возвращается в атмосферу и гидросферу, и совсем небольшое количество каустобиолитов может быть возвращено только в ходе эрозионного цикла. Эти соединения — уголь, нефть — наиболее обогащены углеродом, а в углеродном цикле их можно рассматривать как биологические тупики.

Таблица 2

Концентрация углерода C_C в некоторых каустобиолитах

Каустобиолит	C_C %
Сапропель	55
Гумусовые кислоты	58
Торф	60
Бурый уголь	65
Каменный уголь	80
Нефть	85
Антрацит	96

Глава 1

СИНТЕЗ И ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

1.1. Эволюция фотоавтотрофов и фотосинтез современных растений

Сравнительно давно было высказано предположение, что органические вещества — непременные предшественники зарождения жизни — могли синтезироваться самопроизвольно абиогенным путем в первичном океане нашей планеты. Гипотеза направленной

(или случайной) панспермии, по сути дела, лишь отодвигает в глубь Вселенной вопрос о происхождении жизни. Учитывая аргументированные доказательства уникальности земной биосферы [20], по-видимому, больший интерес представляют собой попытки объяснить появление живых организмов именно в условиях Земли.

В последние годы удалось в лабораторных условиях синтезировать многие органические соединения для доказательства возможности их абиогенного происхождения. В частности, аминокислоты могли образоваться из формальдегида (CH_2O) — продукта реакции метана и воды:

$$CH_4 + H_2O \xrightarrow{h\nu} CH_2O + 4H \qquad (1.1)$$

и синильной кислоты (HCN), синтезируемой из метана и аммиака под действием ультрафиолетовых лучей:

$$CH_4 + NH_3 \xrightarrow{h\nu} HC \equiv N + 6H. \qquad (1.2)$$

В общем виде реакция синтеза простейшей аминокислоты — глицина — может быть записана как

$$CH_2O + HCN + H_2O \rightarrow NH_2 - CH_2 - COOH. \qquad (1.3)$$

Вполне вероятно и добиологическое образование пептидных связей, т. е. синтез полипептидов.

Синильная кислота могла быть также основой для появления пуриновых оснований, в частности аденина:

$$5HCN \rightarrow C_5H_5N_5, \qquad (1.4)$$

который синтезировался либо в результате самоприсоединения молекул HCN, либо присоединения к HCN аммиака (с последующими реакциями замещения и циклизации). Образование пятиуглеродного сахара рибозы ($C_5H_{10}O_5$), неотъемлемой части рибонуклеиновых кислот и других сахаров, возможно из формальдегида в результате сравнительно простых реакций [277]. Гипотеза о самопроизвольном возникновении органических соединений в условиях первичной атмосферы Земли подтверждается результатами лабораторных экспериментов (в частности, опытами С. Миллера), когда в бескислородной среде в течение недели смесь метана, аммиака и водорода подвергалась воздействию электрических разрядов и ультрафиолетового излучения. При гидролизе реакционной смеси были обнаружены глицин и другие аминокислоты (более 2 % метана исходной смеси превратилось в глицин), а также карбоновые кислоты, ацетальдегид и др. А в конце 60-х годов Поннамперума выделил аминокислоты внеземного происхождения из метеорита, упавшего в Австралии. Есть основания полагать, что эти аминокислоты образовались абиогенным путем, поскольку они оптически неактивны (у аминокислот из живых организмов Земли всегда наблюдается оптическая активность). Кроме того, термодинамиче-

ская упорядоченность изотопов в них также свидетельствует об абиогенном происхождении [41—43].

Эволюция химических соединений и образование из простых молекул более сложных (аминокислот, сахаров, пуринов, пиримидинов и т. д.) еще не означали возникновения живых организмов. Однако, по мнению А. И. Опарина [133], при достижении критической концентрации белков и аминокислот в воде они выделяются в виде коацерватов, что является способом их пространственного обособления. Процесс коацервации (или обособление в виде микросфер Фокса) мог быть одной из стадий длительного этапа, связывающего химическую (или органохимическую) и биологическую эволюции. Существенным моментом в переходе отграниченных от среды частиц к живому состоянию и превращению их в протобионты было появление протонной помпы и мембранного потенциала [137], что обеспечивало регуляцию кислотности клеточного сока, активное поглощение и выделение веществ. Высказываются предположения, что протобионты возникли 4 млрд. лет т. н. и были способны к репликации и трансляционному синтезу белка. Создание генетического кода началось несколько позднее (3,4 млрд. лет т. н.) и заняло не менее 500 млн. лет. Протобионты (или эобионты) должны были обладать большой устойчивостью к условиям внешней среды и просуществовали около 1 млрд. лет [283], что подтверждается некоторыми находками в древних отложениях. Так, в формациях Южной Африки — отложения Онфервахт (3,4 млрд. лет) и Фиг-Три (3,1 млрд. лет) — наряду с остатками, напоминающими бактерии и цианеи, были найдены более примитивные образования, состоящие из аминокислот. Микрофоссилии — ископаемые органические остатки в отложениях — обнаружены также в осадочных породах Гренландии, в районе Исуа, возраст которых составляет 3,8 млрд. лет, а мелководные известковые отложения — строматолиты — в Родезии (3,1—2,7 млрд. лет), возможно, уже были образованы не протобионтами, а более эволюционно продвинутыми прокариотами, напоминающими цианеи.

Первыми живыми организмами были анаэробные гетеротрофы, которые осуществляли обмен веществ по типу брожений. Гликолитическое расщепление углеводов с образованием АТФ (фосфорилирование на уровне субстрата) обеспечивало клетку необходимой энергией. Возможно, гликолизу предшествовали более простые реакции энергетического обмена — окисление этилового спирта в ацетилкофермент-А, как это наблюдается у *Clostridium*, или превращения молочной кислоты [174]. Однако для всех этих реакций в анаэробной среде характерен малый энергетический выход (эффект Пастера), поэтому расход субстрата для получения необходимой энергии был значителен. Истощение запасов органического вещества в первобытном океане могло поставить под угрозу существование первичных гетеротрофов, в результате чего, по мнению некоторых специалистов [176], они и исчезли.

Весьма вероятно, однако, что уменьшение необходимого для гетеротрофов субстрата было в значительной степени связано

с прекращением пополнения океанов органикой абиогенного происхождения. Возможно, что препятствием абиогенному синтезу органических веществ стало уменьшение количества ультрафиолетового излучения (УФ) в результате возникновения озонового экрана. Последние исследования эволюции газового состава показывают, что в атмосфере раннего протерозоя в результате фотодиссоциации водяных паров и диссипации водорода мог существовать свободный кислород в концентрациях от 1 до 10 % современного значения [27]. При таких концентрациях атмосферного O_2 оптическая толщина озонового экрана достаточно велика, чтобы значительно уменьшить

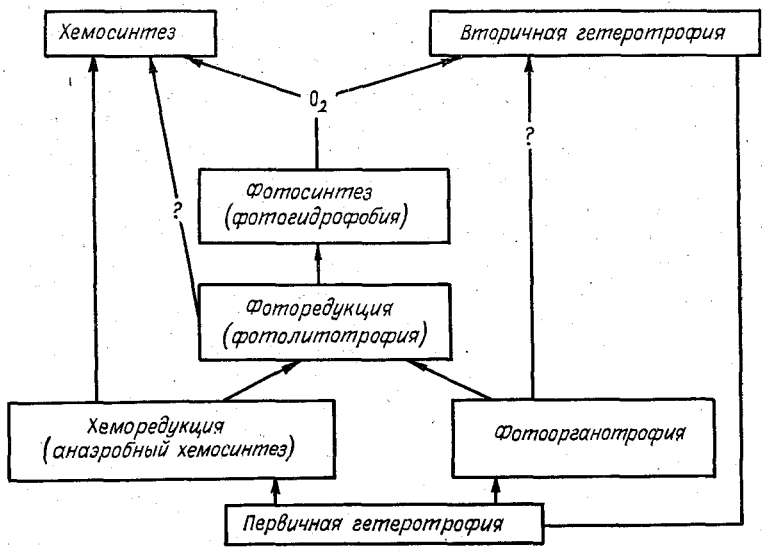


Рис. 1.1. Филогенез типов обмена веществ.

поступление УФ радиации к поверхности Земли. В таком случае появление озона можно рассматривать как фактор, не только прекративший органохимическую эволюцию, но и явившийся основной причиной изменения метаболизма первичных гетеротрофов. Уменьшение УФ радиации было важно и для существования живых организмов, которые однако, по распространенному мнению, находились в воде и зависели от ультрафиолета не столь сильно.

Возможно, что первичные гетеротрофы частично сохранились и явились родоначальниками вторичных — одна из ветвей дивергенции первичной гетеротрофии (рис. 1.1),— однако в основном гетеротрофный тип метаболизма был заменен автотрофным — хемо- и фотоавтотрофным.

Проблема возникновения фотоавтотрофных организмов вызывает много дискуссий, все же весьма вероятно, что одной из причин перехода к фотоавтотрофному метаболизму было наличие фотохимически активных порфиринов, которые могли возникнуть абио-

генно и играли определенную роль в жизни первичных гетеротрофов. Фотохимические реакции, например, могли привести к формированию принципиально другого механизма протонной помпы, построенного на базе окислительно-восстановительной цепи, следствием чего явилось фотофосфорилирование [137]. При развитии автотрофии порфирины приобрели большое значение в качестве элементов системы переноса электронов (цитохромы) и составляющих хлорофиллов. Углекислый газ не сразу стал единственным источником углерода, вполне вероятно существование промежуточного типа метаболизма, когда на свету наряду с CO_2 использовались органические соединения. Такой тип ассимиляции, получивший название фотогетеротрофии или фотоорганотрофии, наблюдается у современных несерных пурпурных бактерий, например *Rhodopseudomonas gelatinosa*, и некоторых зеленых серобактерий:

$$2CH_3CHOHCH_3 + CO_2 \xrightarrow{h\nu} 2CH_3COCH_3 + (CH_2O) + H_2O. \quad (1.5)$$

Примитивная автотрофная ассимиляция CO_2 (бактериальный фотосинтез и фоторедукция) характеризовалась в анаэробных условиях наличием одной фотосистемы (фотосистема I) и циклическим фотофосфорилированием (рис. 1.2). Донорами водорода служил атмосферный H_2 и система ферредоксин — НАД, и такой вид ассимиляции сохранился до сих пор. Различные виды пурпурных и зеленых бактерий осуществляют фоторедукцию с помощью молекулярного водорода:

$$6CO_2 + 12H_2 \xrightarrow{h\nu} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O. \quad (1.6)$$

Серные зеленые бактерии используют сероводород в качестве доноров электронов и водорода:

$$6CO_2 + 12H_2S \xrightarrow{h\nu} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 12S, \quad (1.7)$$

а пурпурные серные бактерии также окисляют серу до иона SO_4. При недостатке H_2S сера может утилизоваться как донор электронов:

$$6CO_2 + 4S + 16H_2O \xrightarrow{h\nu} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 4H_2SO_4. \quad (1.8)$$

При этом происходит не фотоокисление воды, а лишь не связанная с затратой энергии ее диссоциация. Бактериальный тип фотосинтеза зависел главным образом от содержания доноров водорода, так как количество CO_2, высвобождаемого в процессе вулканической деятельности, не могло лимитировать этот процесс.

Исчерпание источников водорода и тем самым появление лимитирующего фактора фоторедукции часто связывают с биологическими процессами. Однако более вероятно геохимическое уменьшение содержания H_2, обусловленное диссипацией водорода из атмосферы Земли. Поиски новых доноров водорода сыграли решающую роль в эволюции автотрофного типа питания. Фоторедукция могла

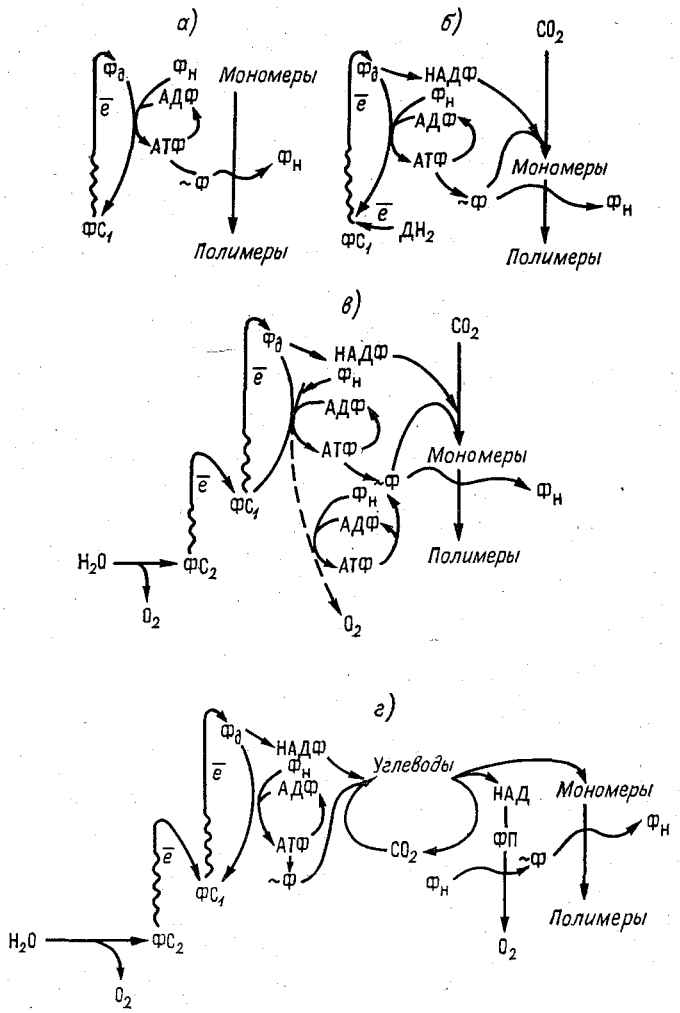


Рис. 1.2. Ассимиляционный энергообмен современных фотоавтотрофов. По [117].

а — несерные фотобактерии, галобактерии (самый примитивный вариант), *б* — серные фотобактерии, *в* — цианобактерии, *г* — эукариотические водоросли и высшие растения; $ФС_1$ и $ФС_2$ — фотосистемы 1 и 2, $Ф_н$ — неорганический фосфат, $\sim Ф$ — макроэргическая пирофосфатная связь, $Ф_д$ — ферредоксин, ФП — флавопротеид, $ДН_2$ — донор водорода.

обеспечить только поддержание энергообмена живой клетки, в значительной степени ограничивая синтез и размножение. При этом фотоэнергетические реакции и дыхание происходили в цитоплазме, не разделенной на отдельные компартменты.

Использование воды в качестве донора водорода привело к появлению еще одной фотосистемы — фотосистемы II, — ферментный комплекс которой высвобождал свободный кислород. Существование двух фотосистем обеспечивало живые организмы практически неисчерпаемым донором водорода, выделение же свободного кислорода способствовало изменению механизмов диссимиляции органического вещества, которая должна была превратиться в кислородное дыхание. Появление кислородного дыхания, с одной стороны, в значительной степени увеличивало энергетический выход и снижало расход субстрата, однако, с другой стороны, в клетке возник процесс, противоположный по направленности фотосинтезу, в котором принимали участие многие сходные ферменты.

Противоречие между дыхательным и фотосинтетическим обменом могло быть разрешено по-разному: путем элиминации фотосинтеза, появления вторичных гетеротрофов прокариотического типа, обладавших кислородным дыханием [16, 117], стабилизации метаболизма по типу цианей, характеризующихся отсутствием хлоропластов, выделения кислорода при фотосинтезе и очень малого дыхания, или, наконец, путем пространственного разграничения фотосинтеза и дыхания за счет сегрегации фотосинтеза и дыхания в отдельные органеллы клетки — хлоропласты и митохондрии.

Имеются две основные гипотезы о происхождении и развитии хлоропластов и митохондрий. Гипотеза симбиогенеза — возникновения их путем симбиоза разных прокариот — в настоящее время находит некоторые экспериментальные подтверждения. Так, у бактерий и высших растений были обнаружены некоторые общие переносчики электронов (ферредоксины) и нуклеиновые кислоты (РНК) [65]. Однако есть доводы, достаточно хорошо согласующиеся с альтернативной гипотезой, свидетельствующей в пользу компартментализации отдельных частей клетки для выполнения специфических функций [407]. Интересна и гипотеза, выдвинутая А. В. Пиневичем и А. Г. Десницким, согласно которой одна и та же фотосинтезирующая органелла привела в ходе дивергентной эволюции к появлению хлоропластов и митохондрий. В качестве доказательства сторонники гипотезы «несерийного эндосимбиоза» приводят некоторые сходства в строении нуклеидов и аппарата трансляции и формировании органелл. По мнению авторов, хлоропласты более древние органеллы или ближе расположены к исходному симбионту и сохранили с ним больше общих черт. Но возникновение хлоропластов, которое по времени совпадает с появлением эукариотов (1,4 млрд. лет т. н.), и приобретение тех черт, которыми обладают современные фотосинтезирующие растения, произошло, по-видимому, значительно позже, после того как фотосинтез получил уже достаточное распространение (около 2,5 млрд. лет т. н.). Фотоавтотрофия прокариот привела к поступлению и постепенному

накапливанию в атмосфере кислорода, который имел уже биогенное происхождение. По расчетам М. И. Будыко с соавторами [23], уже в раннем рифее (1350—1600 млн. лет т. н.) содержание атмосферного кислорода составляло $0{,}21 \cdot 10^{21}$ г (примерно 35 % по объему), т. е. было выше точки Пастера. По-видимому, это и было основной причиной развития как аэробного хемосинтеза, так и эволюции наиболее эффективного способа энергообмена — дыхания.

Круговорот углерода, возможно, возник в раннем протерозое на основе синтеза органического вещества фотосинтезирующими прокариотами и его диссимиляции в процессе жизнедеятельности гетеротрофных организмов (по-видимому, первичных). Вторичные гетеротрофы, среди которых было достаточно много аэробов, развивались скорее всего с появлением биогенного кислорода.

С появлением эукариот фотоавтотрофного, хемоавтотрофного и гетеротрофного типов значительно расширяются дивергентные пути эволюции. Проследить эволюционные связи даже в пределах одного царства достаточно трудно. Древние цианеи, по-видимому, не являются предками всех водорослей, обладающих пластидами, но, возможно, они дали начало красным водорослям, доказательством чего служит сходство в строении фотосинтетических мембран, пигментного аппарата и др. [320, 443]. Однако можно допустить и то, что сине-зеленые и красные водоросли имели только общего предка, от которого они развивались дивергентно (рис. 1.3), и оказались боковыми и тупиковыми ветвями эволюции. После появления двигательного аппарата — жгутиков, — развитие пошло по двум основным направлениям. У одних распространение получили бурые пигменты — прежде всего фукоксантины — и у ряда водорослей появился второй хлорофилл «с» или «е», а у других, характеризующихся зеленой окраской, — хлорофиллы «а» и «б». Промежуточное положение заняли жгутиковые эукариоты (родоначальники разнородной группы желто-зеленых водорослей), которые не содержат хлорофилла «б», имеют зеленую окраску и по своему строению сходны с водорослями, содержащими бурые пигменты. Эволюция эукариотов с преобладанием бурых пигментов реализовалась в виде золотистых, диатомовых, бурых и пирофитовых водорослей, причем наибольшего расцвета достигли бурые и диатомовые. Диатомовые играют ведущую роль среди микроскопических водорослей океанов и континентальных водоемов. Бурые водоросли оказались наиболее приспособленными в прибрежной зоне морей, поскольку заняли наиболее благоприятные места для роста донных водорослей, и в настоящее время занимают среди них примерно такое же положение, как покрытосеменные растения на суше [136].

Эволюция фотосинтезирующих эукариотов с преобладанием зеленых пигментов шла в основном в одном направлении, однако эволюция эвгленовых водорослей ограничивалась одноклеточными формами. Позднее от многоклетных зеленых образовалась боковая ветвь харовых водорослей, которая, несмотря на их сложную систему полового размножения, является тупиковой ветвью эволю-

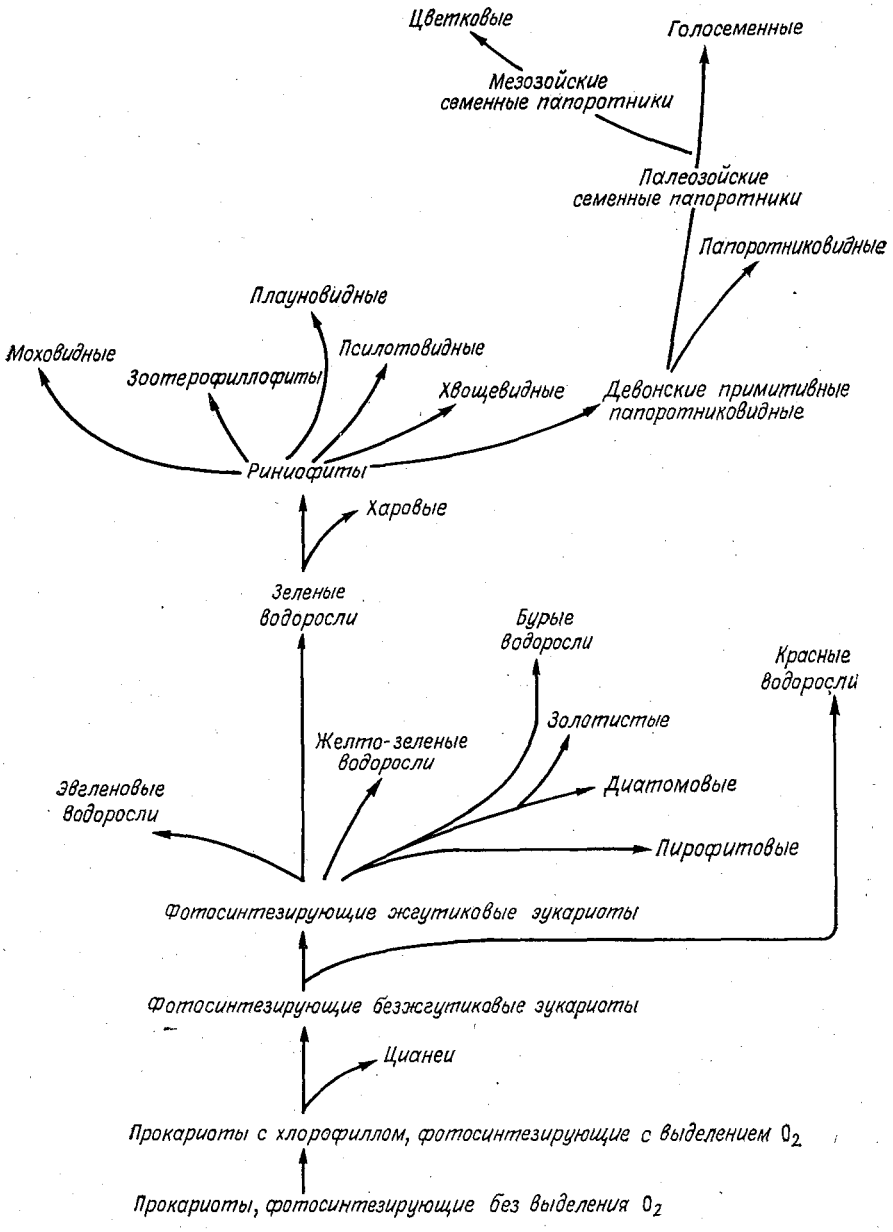


Рис. 1.3. Схема эволюции в растительном мире. По [136, 163].

Ленинградский Гидрометеорологический ин-т БИБЛИОТЕКА

ции. Продолжением эволюции зеленых водорослей явилось появление высших наземных растений, в водной же среде она не привела к возникновению сложно устроенных слоевищ, как у бурых и красных водорослей. Некоторые аспекты биохимических превращений CO_2 при фотоавтотрофной его ассимиляции до сих пор не

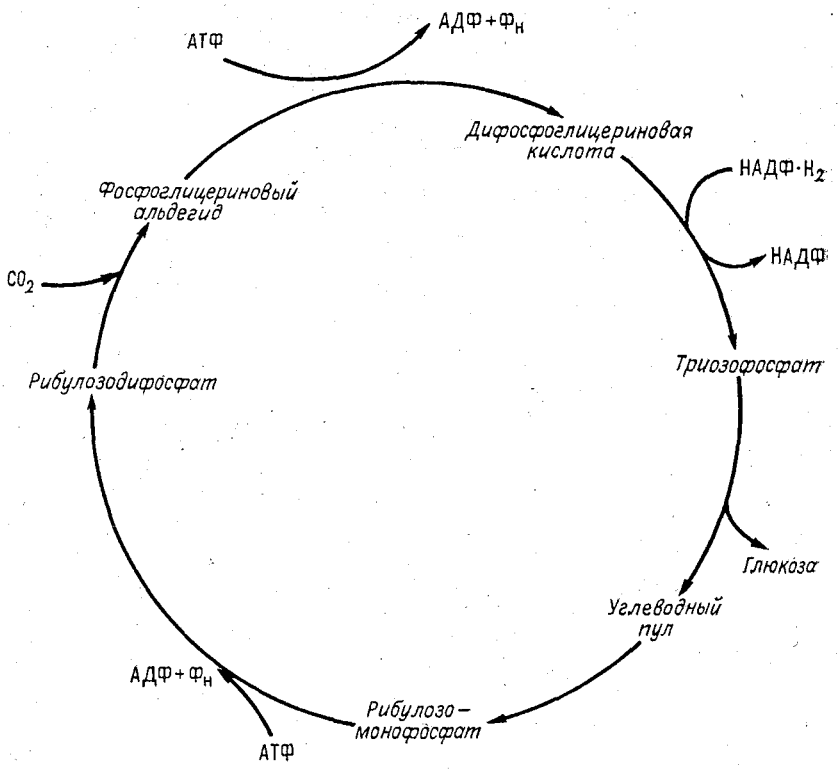


Рис. 1.4. Превращения углекислого газа в цикле Кальвина—Бассема [221].

выяснены окончательно, однако уже в 60-х годах нашего столетия было установлено, что у большинства зеленых растений и водорослей первичным акцептором углекислого газа служит пятиуглеродный сахар — рибулезобифосфат, а первым из обнаруживаемых в эксперименте промежуточных продуктов является фосфоглицериновая кислота (ФГК), содержащая только 3 атома углерода. Дальнейшие превращения ФГК в цикле Кальвина—Бассема приводят к регенерации акцептора CO_2 и образованию стабильных продуктов фотосинтеза (рис. 1.4). Все растения, фиксирующие CO_2 таким образом, были названы C_3-растениями. Позднее было установлено, что фермент, катализирующий реакцию карбоксилирова-

ния РДФ, также обладает оксигеназной активностью, т. е. в присутствии кислорода может идти реакция

$$\text{РДФ} + O_2 \rightarrow \text{Фосфоглицериновая кислота} + \text{Фосфогликолат}.$$

У цианей реакция дефосфорилирования фосфогликолата приводит к выделению гликолата в окружающую среду. У высших растений и эукариотных водорослей для утилизации образующегося гликолата в процессе фотодыхания развилась специальная органелла — пероксисома.

Цикл Кальвина является, по-видимому, единственным способом ассимиляции CO_2 у прокариотических фотосинтезирующих организмов и очень широко распространен среди эукариотических водорослей и высших растений, распространение же цикла Арнона [3] было, по-видимому, ограничено. Эволюционные изменения связаны не с характером превращений веществ в цикле Кальвина, а с биохимическими модификациями некоторых ферментов. Так, РДФ-карбоксилаза современных прокариот, осуществляющих циклическое фотофосфорилирование, состоит из одинаковых по массе субъединиц, в то время как у цианей, выделяющих кислород, обнаружены малые и большие (относительная молекулярная масса 13 000 и 54 000) субъединицы [59], число которых у высших растений увеличивается. Большие субъединицы, вероятно, осуществляют карбоксилирование, функция малых до сих пор не совсем ясна, хотя высказывается предположение, что они несут ответственность за конформацию ферментов [129].

Несколько позднее были исследованы некоторые отклонения от цикла Кальвина. В частности, они были обнаружены у суккулентных растений. У большинства суккулентных видов при фиксации CO_2 синтезируются четырехуглеродные соединения: щавелевоуксусная кислота (оксалацетат), которая затем превращается в яблочную (малат) или аспарагиновую (аспартат). Первичным акцептором CO_2 является не РДФ, а фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП) и реакция катализируется ФЕП-карбоксилазой, не обладающей оксигеназной функцией. У многих суккулентов устьица открыты только в ночное время, в связи с чем именно ночью и происходит поглощение атмосферного CO_2 и фиксация его в четырехуглеродных органических кислотах. В дневные часы, когда возможно осуществление световых реакций, происходит декарбоксилирование малата, трансмиссия CO_2 к РДФ, его карбоксилирование при помощи РДФ-карбоксилазы и дальнейшие превращения такого же типа, как у C_3-растений. Такой тип фиксации CO_2 получил название САМ-метаболизма (Crassulation Acid Metabolism).

Другой модификацией базовой системы явилось обнаружение несколько отличного способа фиксации CO_2 у трав тропического происхождения, например у сахарного тростника (C_4-метаболизм). Многие виды отличаются специфическим анатомическим строением листа (кранц-тип) — наличием обкладки из паренхимных клеток вокруг проводящих пучков. Хлоропласты этих клеток отличаются размерами и структурой от хлоропластов мезофилла. Характер

биохимических превращений углекислого газа у C_4-растений в общем такой же, как у САМ-растений: карбоксилирование ФЕП при участии ФЕП-карбоксилазы и образование оксалацетата с последующим превращением его в малат или аспартат, декарбоксилирование малата и образование пирувата, карбоксилирование РДФ углекислым газом, высвобождающимся при декарбоксилировании малата, после чего идут реакции, характерные для C_3-растений (цикл Кальвина). И. И. Магомедов [114, 115] разделил C_4-растения на три подгруппы в зависимости от ферментов, ответственных за декарбоксилирование C_4-кислот: 1) НАДФ-МЭ-тип (фермент декарбоксилирующая малатдегидрогеназа, зависимая от НАДФ), характеризующийся агранальными хлоропластами с центробежным расположением; 2) ФЕПКК-тип (фермент фосфоенолпируваткарбоксилаза), для которого типично центробежное расположение гранальных хлоропластов внутри клетки; 3) НАД-МЭ-тип (декарбоксилирующий фермент—НАД-зависимая малатдегидрогеназа, который осуществляет реакции декарбоксилирования C_4-кислот в митохондриях) также с гранальными хлоропластами, расположенными центростремительно. Карбоксилирование ФЕП и образование оксалацетата происходит в цитоплазме мезофильных клеток, так как ФЕП-карбоксилаза является чисто цитоплазматическим ферментом. У растений 2-го и 3-го типов декарбоксилирование оксалацетата и образование аспартата также происходит в основном в цитоплазме (аспартатные формы). Для НАДФ-МЭ-типа характерно поступление образовавшегося оксалацетата из цитоплазмы в хлоропласт и там превращение его в малат (малатная форма). Имеется существенное различие в биохимических превращениях C_4 и САМ-растений. Если у САМ-растений первичное карбоксилирование (ФЕП+CO_2) и вторичное (РДФ+CO_2) разобщены во времени, то у C_4-растений они разобщены пространственно. Первичное карбоксилирование идет в хлоропластах мезофилла, вторичное же — в хлоропластах обкладки проводящих пучков, куда транспортируется образовавшийся малат. Высокая субстратная специфичность ФЕП-карбоксилазы приводит к почти полному акцептированию углекислого газа и повышению эффективности фотосинтеза при низких концентрациях CO_2. Малая интенсивность фотодыхания способствует тому, что при высоких температурах истинный фотосинтез снижается только за счет митохондриального дыхания, в связи с чем C_4-растения имеют более высокую оптимальную для роста температуру по сравнению с C_3-растениями. Установлено, что C_4-растения более экономно расходуют воду и в общем потери воды на транспирацию у них составляют примерно 50 % потерь C_3-видов при данной продуктивности [369, 370].

C_3- и C_4-растения отличаются и другими эколого-физиологическими характеристиками. При определении квантового выхода — количества фиксированного CO_2 на единицу поглощенной энергии — установлено, что C_4-виды более эффективны при высоких температурах (около 30 °С), но при более низких уступают по эффективности C_3-видам. Эти результаты не получили еще достаточно

полного объяснения; высказано лишь предположение, что это, возможно, обусловлено разным температурным оптимумом ферментов.

При установлении типа углеродного метаболизма (C_3, C_4, САМ) в основном используются результаты масс-спектрометрического изотопного анализа углерода, а также наличие — или отсутствие — стимуляции интенсивности фотосинтеза в анаэробных условиях.

В исследованиях распределения стабильных изотопов углерода в растениях, проведенных еще в 50-х годах, были обнаружены виды (в основном пустынные) с аномально низким содержанием ^{12}C [230], т. е. изотопически более тяжелые. В дальнейшем на массовом материале было установлено, что C_3- и C_4-виды достаточно четко различаются отношением двух стабильных изотопов углерода $^{13}C/^{12}C$ ($\delta^{13}C$), $\delta^{13}C$ представляет собой отклонение изотопного состава исследуемого образца $(^{13}C/^{12}C)_{обр}$ от изотопного состава стандарта $(^{13}C/^{12}C)_{ст}$. Стандартом (PDB или Чикагским стандартом) служит соотношение изотопов в кальците окаменелости *Belemnitella americana* мелового периода; $\delta^{13}C$ в исследуемом образце принято выражать в промилле следующим образом:

$$\delta^{13}C = \frac{(^{13}C/^{12}C)_{обр} - (^{13}C/^{12}C)_{ст}}{(^{13}C/^{12}C)_{ст}} \cdot 10^3. \qquad (1.9)$$

Различия в $\delta^{13}C$ растений C_3- и C_4-типов, а также метаморфизированных образцов, имеющих биологическое происхождение, объясняются изотопным фракционированием при ассимиляции, метаболизме, передвижении и трансформации веществ. Подробное изучение природы биологического фракционирования изотопов показало, что фракционирование обусловлено главным образом кинетическим и термодинамическим изотопными эффектами [43]. Кинетический эффект вызван различием скоростей изотопных форм (частицы меньшей массы обладают большей скоростью, и поэтому молекулы, содержащие легкий изотоп, подвижнее, чем молекулы, содержащие тяжелый изотоп). Термодинамический изотопный эффект связан с тем, что соединения с тяжелым и легким изотопом содержат разный запас свободной энергии и при биохимических реакциях происходит перераспределение изотопов в продуктах реакций (биохимических фракциях, отдельных соединениях, входящих в состав фракций, внутри молекул).

Изотопный состав автотрофов (табл. 1.1) зависит от изотопного состава окружающей среды и коэффициента использования углекислого газа. При ассимиляции атмосферного CO_2, при $\delta^{13}C = -7‰$ у растений C_3 и C_4 изотопное фракционирование может происходить уже на первых этапах превращения CO_2 (в системе среда — растение) вследствие различной активности первичных акцепторов CO_2 (РДФ и ФЕП), поскольку максимальное разделение изотопов между организмом и средой наблюдается в тех случаях, когда лимитирована ассимиляция CO_2, а не его поступление. При полной акцепции CO_2 изотопный состав продуктов реакции соответствует изотопному составу исходного вещества независимо от наличия или отсутствия процесса фракционирования.

Таблица 1.1

Изотопный состав растений ($\delta^{13}C$). По [43]

Растения	$\delta^{13}C$ ‰
Высшие (большинство)	—24... —28
C_3-виды:	
голосеменные	—25... —31
покрытосеменные	
однодольные	—23... —32
двудольные	—23... —35
C_4-виды	
однодольные	—9... —16
двудольные	—16... —18
Морской и океанический планктон	
холодных вод	—28
теплых тропических	—22
пресноводный планктон	—20... —30

Лабораторные опыты [474] подтверждают обогащение легким изотопом продуктов карбоксилирования РДФ у C_3-растений и обеднение этим изотопом углерода в цикле четырехкарбоновых кислот (у сорго, типичного C_4-растения, с $\delta^{13}C$= —10,9 ‰, $\delta^{13}C$ малата= = —7,8 ‰, аспартата —9,0 ‰). Ассимиляция рефиксированного CO_2 в цикле Кальвина у C_4-растений сопровождается таким же изотопным фракционированием, как у C_3-растений на РДФ, но поскольку пул этого CO_2 мал и происходит практически полное его поглощение, C_4-растения остаются изотопически более тяжелыми, чем C_3-растения. Однако различия в $\delta^{13}C$ у C_3- и C_4-видов могут быть объяснены доминированием термодинамических изотопных эффектов на стадиях не карбоксилирования, а восстановления ассимилированного CO_2. Существование фотодыхания — обратного реакционного пути от продуктов к предшественнику реакций у C_3-растений (синтез ФГК через гликолевую кислоту, глицин и серин) — и сопровождающие его изотопные эффекты могут быть основной причиной различий изотопного соотношения углерода C_3- и C_4-видов [43].

Изотопный состав САМ-растений, как правило, близок к составу C_4-растений, однако он может изменяться в зависимости от условий внешней среды. Так, при выращивании суккулентов в условиях короткого фотопериода их $\delta^{13}C$ не отличается от $\delta^{13}C$ C_4-видов, а в условиях длинного светового дня, когда активен цикл Кальвина — их $\delta^{13}C$ ближе по значению к $\delta^{13}C$ C_3-видов. Такая же картина наблюдается и при изменении условий водоснабжения: при достаточном обеспечении водой $\delta^{13}C$ суккулентных растений не отличается от $\delta^{13}C$ C_3-видов.

Между высшими и низшими растениями не обнаружено систематических различий в $\delta^{13}C$, а отдельные различия могут быть обусловлены экологическими причинами.

Биогеографические исследования распространения C_4-видов показывают, что в основном они приурочены к засушливым и теплым районам.

Однако это не означает доминирования C_4-типа метаболизма в этих условиях. Так, в юго-восточных Каракумах (районе Репетека) было найдено только четыре вида C_4-растений: *Aristida karelinii*, *A. pennata*, *Atriplex dimorphostegia* и занесенное растение *Cynodon dactylos* [73, 74].

Анализ флоры северной Америки показал [448], что в Калифорнии C_4-растения составляют 4,38 % всех видов, а среди злаков — 82 %, в то время как в районе Великих озер и Квебеке — только 0,17 % всех видов и 12 % среди злаков. В тропических дождевых лесах C_4-виды практически отсутствуют и *Euphorbia forbesii* на Гавайских островах является исключением.

Растения типа САМ и C_4 принадлежат различным семействам. Известно более 1000 видов растений, относящихся к 196 родам из 19 семейств, которые характеризуются превращениями углекислого газа по C_4-пути. Наибольшее число C_4-видов обнаружено в семействе злаковых (575 видов), а также в семействе *Chenopodiaceae* (104 вида). САМ-тип отмечен у 453 видов растений, относящихся к 21 семейству [44, 115, 369, 409, 456]. Во многих родах встречаются виды как C_3, так и C_4; более того, известны различные популяции в пределах одного вида с разными типами метаболизма (C_3 и C_4), а также растения с переходным типом от C_3 к C_4 [314] и от C_3 к САМ [74, 408].

Вопрос о происхождении C_4 и САМ-растений решается далеко не однозначно. Большинство специалистов склонно считать САМ и C_4-метаболизм более поздним приобретением растений по сравнению с C_3-превращениями [73, 114, 115, 197, 236, 247, 291]. Однако высказываются и предположения, что C_4-метаболизм мог быть развит и у древних растений, поскольку ФЕП-карбоксилаза катализирует и гетеротрофную фиксацию CO_2, в связи с чем C_4-механизм представляется более примитивным [331].

Генетические изменения, происходящие при переходе от C_3-метаболизма к C_4-метаболизму невелики [197]. Весьма вероятно, что изменение направления первичной фиксации углекислого газа связано с появлением изоферментов [291], а также с усилением активности ФЕП-карбоксилазы. В настоящее время установлено, что ФЕП-карбоксилаза у C_4-растений имеет два изофермента, в то время как у C_3-видов она представлена только одной формой. В этиолированных проростках кукурузы также обнаружена лишь одна молекулярная форма, синтез второй происходит только на свету.

Достаточно веским аргументом в пользу позднего эволюционного происхождения C_4- и САМ-растений является систематическое положение порядков, среди которых они встречаются. Растения C_4

отсутствуют в более примитивных порядках покрытосеменных, таких, как магнолиевые, лавровые, лютиковые и многие другие, их обнаруживают только среди молодых таксонов [115, 247, 408]. Растения САМ встречаются в относительно примитивном порядке розовых (розоцветных). Другим подтверждением служат филогенетические исследования анатомического строения листьев. Так, изучение листовых пластинок злаков показало, что фестукоидный тип, характеризующийся неупорядоченным строением хлоренхимы, хорошо развитой внутренней склеренхимной и слабо развитой наружной паренхимной обкладкой проводящих пучков, является более примитивным по сравнению с паникоидным, аристидоидным и хлоридоидным типами [171]. Для последних типично радиальное расположение хлоренхимы (кранц-синдром) вокруг проводящих пучков и утолщение клеточных оболочок хорошо обособленной паренхимной обкладки пучков, содержащей хлоропласты. Было установлено, что многие C_4-растения характеризуются именно последними типами анатомического строения листа. Однако, далеко не все виды с кранц-синдромом осуществляют превращения CO_2 по C_4-типу [92].

Некоторая примитивность в анатомическом строении листьев и механизмах фиксаций CO_2 у САМ-растений по сравнению с C_4-растениями позволяет построить следующий эволюционный ряд: $C_3 \rightarrow$ САМ $\rightarrow C_4$. Однако значительно больше оснований полагать, что САМ- и C_4-виды возникли дивергентно как реакция на изменения климатических условий.

В настоящий момент достаточно трудно определить, какой именно климатический фактор сыграл решающую роль в появлении C_4 и САМ-видов: изменение концентрации CO_2, аридизация климата или повышенное содержание кислорода. Влияние последнего наименее вероятно, так как начиная с раннего мела (133—101 млн. лет т. н.), когда возникли покрытосеменные, концентрация атмосферного кислорода оставалась достаточно высокой [23]. Если повышение содержания атмосферного кислорода и могло изменить тип углеродного метаболизма, то это должно было произойти значительно раньше, например в среднем или позднем девоне, когда парциальное давление O_2 увеличилось в 2—4 раза по сравнению с ранней эпохой девона.

Если предположить, что развитие C_4-стратегии было реакцией на уменьшение содержания атмосферного углекислого газа, то возможно возникновение C_4-видов в палеоцене (58—67 млн. лет т. н.) при изменении C_{CO_2} от 0,178 % (поздний мел) до 0,076 % (палеоцен) или в олигоцене, когда C_{CO_2} составляла 0,032 %.

Было сделано несколько попыток найти следы существования C_4- и САМ-растений в ископаемых растительных остатках. Исследования изотопного состава меловых, триасовых и пермских образцов из Новой Зеландии показали, что коэффициент изотопной дискриминации составляет от —27,9 до —25,1 ‰ [461], т. е. соответствует $\delta^{13}C$ для C_3-растений. Этот факт можно рассматривать как доказательство отсутствия C_4-растений во флоре исследуемых

периодов, однако следует принять во внимание, что образцы представляли собой тропические болотные виды, для которых, если судить по современным растениям, C_4-механизм не характерен.

Явные подтверждения присутствия C_4-растений в конце третичного времени получены при палеоботанических исследованиях злаков плиоцена Калифорнии. Были обнаружены образцы с $\delta^{13}C = -13{,}7$ ‰ и явными признаками кранц-синдрома, а также ископаемые остатки с $\delta^{13}C = -24{,}6$ ‰ с анатомическим строением, типичным для C_3-растений [378].

В фоссилиях четвертичного периода (экскрементах грызунов североамериканских пустынь), возраст которых, определенный радиоуглеродным методом, составляет 40 000 лет и более, установлены изотопные соотношения углерода ($\delta^{13}C$), типичные для C_4- и САМ-растений $-\delta^{13}C = -13$ ‰ [462, 463].

Палеоботанические исследования, дающие возможность определить тип углеродного метаболизма, крайне малочисленны. Существование C_4- и САМ-растений в плиоцене (2—9 млн. лет т. н.) еще не означает, что их возникновение было приурочено именно к этой эпохе. Некоторые специалисты склонны считать, что основным фактором, индуцировавшим изменение стратегии фотосинтетической системы отдельных представителей покрытосеменных, был рост аридизации климата [370]. Как показали последние исследования [23], рост концентрации CO_2 в атмосфере сопровождался повышением температуры на всех широтах, особенно значительным в зоне высоких и средних широт. Наряду с этим на континентах возрастало количество выпадающих осадков и улучшались условия увлажнения. Понижение же содержания CO_2 приводило к похолоданию, наиболее выраженному в высоких широтах, и аридизации на значительной территории. В олигоцене, как показали геохимические расчеты, понижение C_{CO_2} было наиболее низким, не имеющим аналогов в геологическом прошлом. Учитывая экологические особенности C_4- и САМ-растений (их экономное использование воды, способность фотосинтезировать при малом содержании CO_2 и др.), можно предположить, что появление этих растений приурочено именно к олигоцену.

Уменьшение эффективности C_4-растений (меньший квантовый выход) в условиях относительно низких температур, по-видимому, объясняет ограниченность C_4-стратегии фотосинтеза и распространения C_4-видов во флоре Земли. В настоящее время совершенно очевидно, что в глобальной продуктивности наземных и водных растений ведущая роль, безусловно, принадлежит C_3-растениям. Доля C_4-видов мала и в условиях экстрааридного климата жарких пустынь, о чем уже было сказано ранее. Среди культурных растений C_4-виды (кукуруза, сорго, некоторые виды проса, сахарный тростник) имеют большее значение, чем среди дикорастущих, их продуктивность составляет от 33 % (с учетом остатков неиспользуемых по прямому назначению, как, например, солома злаков, стебли и листья корнеплодов и хлопчатника и т. д.) до 38 % суммарной продуктивности основных сельскохозяйственных культур

Таблица 1.2

Роль C_3- и C_4-видов в продуктивности сельскохозяйственных культур

Растения	Тип фиксации углерода	Продуктивность	
		10^9 кг/год [244]	%
Злаки			
пшеница	C_3	400	12,5
рис	C_3	350	11,0
кукуруза	C_4	350	11,0
ячмень	C_3	190	6,0
сорго	C_4	70	2,2
овес	C_3	50	1,6
просо	C_4	40	1,2
рожь	C_3	30	0,9
Картофель	C_3	490	15,3
Бобовые	C_3	140	4,4
Сахарный тростник	C_4	750	23,4
Сахарная свекла	C_3	300	9,4
Хлопок	C_3	35	1,1
Всего		3195	100

Таблица 1.3

Средние значения интенсивности нетто-фотосинтеза при естественной концентрации CO_2, световом насыщении и оптимальных условиях водоснабжения и температуры. По [329], с изменениями

Растения	Интенсивность	
	мг CO_2/(дм^2·ч)	мг CO_2/(г·ч)
Наземные		
Травянистые цветковые		
C_4-виды	50—80	60—140
сельскохозяйственные культуры (C_3)	20—40	30—60
дикорастущие светолюбивые	20—50	30—80
теневыносливые	4—20	10—30
Суккулентные (САМ)	3—20	0,3—2
Древесные		
Листопадные деревья и кустарники умеренной и бореальной зон		
световые листья	10—25	15—30
теневые	5—10	
Вечнозеленые хвойные	4—15	3—18
Вечнозеленые тропические и субтропические		
световые листья	8—20	10—25
теневые	3—6	
Жестколистные (летняя засуха)	5—15	3—10
Пустынные кустарники	(4) 6—20	(3) 10—20
Споровые		
папоротники	3—5	
мхи	~3	2—4
лишайники	0,5—2	0,3—3
Водные		
Погруженные высшие	4—6	7
Бурые водоросли литоралей	3—10	1—18
Планктонные водоросли		2—3

(табл. 1.2). Интенсивность нетто-фотосинтеза (разности между истинным фотосинтезом и выделением CO_2 при дыхании фотосинтезирующих частей растения) у некоторых C_4-видов достаточно высока — до 150 мг CO_2/(дм^2·ч), при этом достигается предел карбоксилирующей активности при естественных концентрациях CO_2. Однако появляется все больше данных, свидетельствующих о том, что такая высокая интенсивность фотосинтеза характерна далеко не для всех C_4-видов. Кроме того, показано, что фотосинтетическая способность (интенсивность нетто-фотосинтеза при оптимальных условиях выращивания и фоновой концентрации CO_2) у некоторых C_3-растений может достигать таких же значений, как и у C_4-растений [403]. В общем же в мире растений различия фотосинтетической способности чрезвычайно велики (табл. 1.3), при этом самый низкий фотосинтез характерен для таллофитов. Среди высших растений травянистые продуктивнее древесных, а в каждой из этих групп теневыносливые формы усваивают CO_2 в 2—3 раза хуже светолюбивых.

1.2. Дыхание и фотодыхание

Интенсивность митохондриального дыхания также сильно варьирует у разных групп растений. Травянистые, особенно быстрорастущие виды, дышат при одинаковых условиях вдвое интенсивнее, чем листья листопадных деревьев, а эти последние в пять раз интенсивнее, чем ассимилирующие органы вечнозеленых. Интенсивность дыхания у одного и того же вида растений зависит от многих внутренних (фазы роста и развития, характер дыхательного субстрата и т. д.) и внешних (температура, содержание кислорода и углекислого газа и др.) факторов. Ингибирование митохондриального дыхания на свету отмечается не всегда, хотя в некоторых случаях оно может достигать 70—80 % от темнового [110].

Пероксисомальное дыхание (или фотодыхание), обусловленное оксигеназной активностью РДФ-карбоксилазы, возрастает с увеличением интенсивности света так же пропорционально, как и интенсивность фотосинтеза. В процессе фотодыхания может выделяться до 25—50 % ассимилированного в процессе фотосинтеза углекислого газа (при нормальных концентрациях CO_2 и O_2) [110, 492], уровень же углекислотной компенсации (концентрация CO_2, при которой фотосинтез уравновешивается дыханием) не зависит от интенсивности света. С ее увеличением возрастает скорость поглощения и выделения CO_2. При низких парциальных давлениях углекислого газа поток углерода гликолатного метаболизма может быть в два раза интенсивнее, чем поток извне, и фотодыхание продолжается в атмосфере, полностью лишенной CO_2. До сих пор не совсем ясна роль фотодыхания в жизни растений. Некоторые специалисты склонны рассматривать его как нежелательный процесс, приводящий к значительному уменьшению интенсивности нетто-фотосинтеза и продуктивности растений. Действительно, ла-

бораторные эксперименты с ингибированием ферментов фотодыхания показывают временное увеличение интенсивности фотосинтеза у растений на 50 % [492]. Уменьшение интенсивности фотодыхания может быть достигнуто также при выращивании растений в условиях низкого парциального давления кислорода. Подобные опыты показали, что при этом в значительной степени ускоряется фотосинтез и вегетативный рост [26, 197], однако при длительном пребывании растений в атмосфере с 5 %-ным содержанием кислорода генеративные органы у сои не развивались совсем [406]. Подобные результаты показывают, что окончательные выводы о роли фотодыхания пока делать рано, и ставить задачи перед специалистами по генной инженерии по созданию новых видов, характеризующихся низкой интенсивностью фотодыхания, преждевременно. При диссимиляции органического вещества при митохондриальном дыхании и фотодыхании выделяется от 30 до 80 % углекислого газа, поглощенного в процессе фотосинтеза; планктонные водоросли тратят на дыхание 30—40 % суммарного фотосинтеза, сельскохозяйственные культуры — около 40 %, древесные растения умеренных широт 50—60 %, тропических — до 70—80 %. Явное выделение CO_2 фотосинтезирующим растением обнаруживается только при условиях, когда суммарное дыхание превышает фотосинтез (при низкой освещенности, недостаточном водоснабжении, других неблагоприятных воздействиях внешней среды).

В растительном сообществе существует практически постоянно действующий источник углерода — выделение CO_2 с поверхности почвы, получивший название почвенного дыхания (ПД). Нередко интенсивность ПД используют как показатель активности метаболизма населяющих почву организмов. В действительности ПД представляет собой результат действия двух биологических процессов — гетеротрофной деятельности почвенной микро-, мезо- и макрофауны и дыхания корней растений, а также в некоторых случаях поступления CO_2 в результате небиологических процессов, например химического окисления органического вещества, которое может быть частично обусловлено высокими температурами.

Исследования концентрации CO_2 (C_{CO_2}) показывают, что в общем C_{CO_2} в почве значительно выше, чем в атмосфере, и достигает 2—2,5 % [88], при этом большая часть CO_2 (до 85 % общего количества) продуцируется в верхних горизонтах (0—30 см). Так, по данным Макарова [116], интенсивность ПД уменьшается примерно от 7,4 кг CO_2/(га·ч) в горизонте 0—10 см до 2,5 кг CO_2/(га·ч) на глубине 60 см. В верхних горизонтах, по данным многих почвоведов [64, 116, 119, 120, 440], обнаруживаются и наиболее высокие концентрации CO_2. Однако в отдельных случаях максимальные концентрации углекислого газа зафиксированы в глубоких слоях почвы, что обусловлено главным образом уменьшением влажности поверхности почв вследствие интенсивного испарения в середине вегетационного сезона [440].

Накопление углекислого газа в почве представляет собой результат динамического равновесия между образованием CO_2 и

транспортированием его в атмосферу и глубокие слои почвы, т. е. это функция продуктивности и диффузии, коррелирующей с метеорологическими факторами — температурными колебаниями, изменениями атмосферного давления и влажности. Найдены линейные зависимости диффузии CO_2 и порозности почв [430, 432]. Уплотненные и переувлажненные почвы характеризуются минимальным содержанием кислорода и более высоким — углекислого газа по сравнению с сухими и достаточно рыхлыми.

Дыхание корней составляет от 15—20 до 50 % ПД [348, 384, 431, 440], и совершенно очевидно, что доля потока CO_2, обуслов-

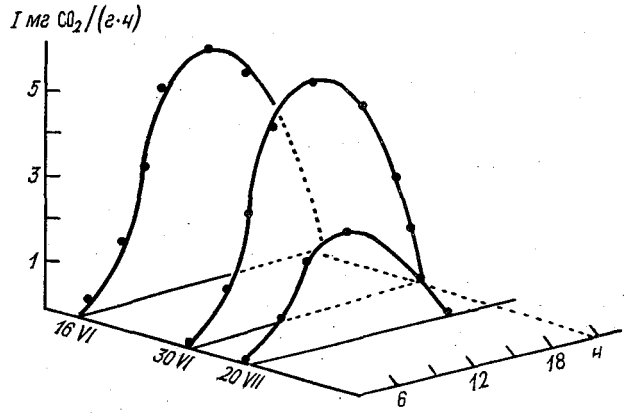


Рис. 1.5. Интенсивность дыхания (*I*) корней ржи в разные периоды вегетационного сезона (Ленинградская область, 1966 г.).

ленного дыханием корней, в ПД варьирует в зависимости от многих внутренних и внешних факторов (общей биомассы корней, стадии развития растений и основных параметров внешней среды, определяющих интенсивность дыхания любых живых клеток). Результаты многочисленных лабораторных и полевых наблюдений (см. [153, 304, 326]) за интенсивностью дыхания корней дают возможность установить зависимость поглощения кислорода от типа тканей (меристематические и дифференцирующиеся ткани дышат в 5—10 раз интенсивнее сформировавшихся), возраста корней, фотосинтетической активности, температуры (как правило, коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} в диапазоне температур 15—35 °С составляет для многих видов не менее 2,5), влажности почв и самих тканей. Нередко избыточное увлажнение влечет за собой аноксию, что нарушает нормальное кислородное дыхание и приводит к накоплению в корнях этилового спирта, молочной кислоты и других не полностью окисленных соединений. Наши исследования интенсивности дыхания корней пшеницы и ржи, не отделенных от растений (рис. 1.5), показали, как меняется дыхательная активность при разных температурах в течение вегетационного периода [85].

Вполне естественно, что при использовании данных, полученных в лаборатории или в полевых условиях на отдельных растениях, для расчета дыхания корней всего растительного сообщества могут возникнуть большие погрешности. Косвенные методы, в частности расчеты дыхания корней при измерениях потоков CO_2 над почвой без растительности и с растительным покровом [366, 367], показывают, что дыхание корней в агроэкосистемах составляют 15—20 % дневного фотосинтеза и примерно такой же процент суммарного дыхания фитомассы. Поскольку на долю корней в агроэкосистемах приходится значительная часть общей фитомассы (табл. 1.4), расход органического вещества на дыхание корней существенно превышает подобные траты в лесных экосистемах, где дыхание корней составляет только 6—10 % суммарного дыхания фитомассы [80, 317, 318, 352, 491]. При этом участие дыхания корней в тропическом лесу Таиланда в общем дыхании практически не отличается от такового в средневозрастных высокопроизводительных буковых насаждениях Дании (6 и 8 % соответственно).

Таблица 1.4

Соотношение фитомассы в отдельных частях тела растений. По данным различных авторов

Растительность	Фотосинтезирующие части, %	Одревесневшие стебли, %	Корни, подземные побеги, %
Деревья			
вечнозеленые, тропических и субтропических лесов	~2	80—90	10—20
лиственные, умеренной зоны	1—2	~80	~20
вечнозеленые, таежных и горных лесов	4—5	~75	~20
молодые хвойные	50—60	40—50	~10
стланники на границе леса	~25	~30	~45
Кустарнички (вересковые)	10—20	~20	60—70
Травы (злаки)	30—50		50—70
Степные растения			
влажные годы	~30		~70
сухие годы	~10		~90
Пустынные растения	10—20		80—90
Растительность арктической тундры			
листостебельные	15—20		80—85
споровые	>95		
Высокогорные растения	10—20		80—90

Наши исследования поступления CO_2 от дыхания корней и суммарного выделения CO_2 с поверхности почв в естественных и искусственных растительных сообществах [53, 82, 85, 91], о которых далее будет сказано более подробно, показывают, что в общем на долю корневого дыхания приходится не более 20 % ПД. Это

означает, что основная масса углерода поступает в атмосферу из почвы в результате деструктивной деятельности почвенной фауны и флоры, при этом чрезвычайно велика роль почвенных микроорганизмов.

На поверхности почвы органическое вещество (опад) обильно заселяется микроорганизмами, в результате деятельности которых мобилизуются сахара, крахмал, органические кислоты, фенолы и т. д. Кроме ферментов почвенных микроорганизмов, в этом принимают участие и ферменты, сохранившиеся в растительном опаде, и все подгоризонты подстилки, а также гумусовый горизонт характеризуются более высокой ферментативной активностью, чем подзолистый и иллювиальный. В результате такой неравномерности распределения ферментов степень разложения органического вещества различна: в верхнем подгоризонте подстилки опад еще слабо затронут процессами деструкции, в подгоризонте ферментации он частично гумифицирован, а еще ниже расположена гумифицированная аморфная масса органического вещества черного цвета.

Скорость деструкции отдельных органических соединений определяется прежде всего их реакционной способностью. Наименее реакционноспособными являются соединения, полностью восстановленные и без ненасыщенных связей, более активны соединения с ненасыщенными связями или частично окисленные и еще более — органические соединения, содержащие карбоксильные группы. В связи с этим сахара, многоатомные спирты, оксикислоты отличаются высокой реакционной способностью и служат источником углерода для очень большой группы грибов, актиномицетов, бактерий. Напротив, наименее реакционноспособные углеводороды могут усваиваться только небольшой группой бактерий.

Свежие растительные остатки первоначально подвергаются переработке грибами и не образующими спор бактериями. Часто можно наблюдать, как бактерии расселяются по гифам грибов.

Опыты показывают, что очень быстро (менее чем за год) почти 100 % моносахаров подвергается деструкции. Достаточно быстро в процессе аммонификации минерализуются мочевина, протеины, амины, несколько медленнее — целлюлоза и гемицеллюлоза. Целлюлоза и гемицеллюлоза разрушаются под действием грибов и бактерий, причем бактериальное разрушение идет интенсивнее, чем грибное, но по численности и многообразию видов бактерии-целлюлозоразрушители значительно уступают грибам. Нитевидные формы, характерные для большинства грибов и актиномицетов, в значительной степени облегчают внедрение редуцента в органическое вещество, а проникновение мицеллия между клеточными оболочками приводит к разрушению структуры полимеров и деструкции крупных растительных остатков. Длина гиф отдельных видов базидиальных грибов достигает нескольких метров, в результате чего по ним происходит перенос веществ на значительные расстояния. Бо́льшая часть бактерий и грибов аэробна, и некоторые из них чрезвычайно чувствительны к уменьшению содержания кислорода в почве.

Аэробное окисление органики отличается от анаэробного тем, что активированный водород здесь не акцептируется какой-нибудь молекулой с насыщенными связями, а окисляется молекулярным кислородом до воды. В анаэробных условиях число ненасыщенных связей может быть недостаточным для связывания всего водорода, выделяющегося в ходе реакции, и тогда он поступает даже в молекулярной форме (маслянокислое брожение, гетероферментативное молочнокислое и т. д.). В присутствии кислорода выделение молекулярного водорода невозможно и процесс его связывания лимитируется только скоростью ферментативных реакций, участвующих в активации молекулярного кислорода. Окисление водорода вызывается водородными бактериями; дегидрирование метана лежит в основе реакций, осуществляемых бактериями *Pseudomonas methanica*:

$$CH_4 + 2O_2 \rightarrow 2H_2O + CO_2 + \Delta G. \qquad (1.10)$$

Эти микроорганизмы хорошо растут на минеральных субстратах, если в атмосфере содержится метан. Близкие к этой бактерии формы аналогичным образом окисляют другие углеводороды — пропан, бутан, гексан и т. д. В природе эти процессы приводят к микробиологическому разрушению нефти, и такое явление наблюдается при контакте нефти с пластовыми водами, когда нарушаются анаэробные условия. С другой стороны, распространение метан- и пропанокисляющих бактерий было положено Г. А. Могилевским в основу биологического метода разведки залежей нефти.

При окислении углеводов (гексоз) в аэробных условиях плесневыми и мукоровыми грибами в субстрате часто накапливаются различные органические кислоты — янтарная, фумаровая, лимонная, щавелевая, которые затем превращаются в углекислый газ и воду.

Деструкция полисахаридов, и прежде всего целлюлозы, в аэробных условиях осуществляется также путем гидролиза и окисления:

$$n(C_6H_{10}O_5) \rightarrow nH_2O + n(C_6H_{12}O_6). \qquad (1.11)$$

Продукты гидролиза (сначала альдегидные, а затем карбоксильные группы) — оксикислоты — могут в присутствии кислорода минерализоваться до углекислого газа и воды. Бактерии, разрушающие целлюлозу, в больших количествах находятся в верхних слоях почвы. Это преимущественно представители рода цитофага (*Cytophaga*) и спороцитофага (*Sporocytophaga*), грамотрицательные бактерии, относящиеся к порядку *Myxobacteriales*, вегетативные клетки которых отличаются способностью к скользящим движениям в синтезируемой ими слизи. В отличие от истинных миксобактерий, они не образуют плодовых тел, только клетки *Sporocytophaga* превращаются в кокковидные микроцисты.

Бактерии рода *Cellvibrio* и *Cellfalcicola* (семейство *Spirillaceae*) активно разрушают целлюлозу в аэробных условиях, а также участвуют в деструкции парафина и циклических соединений.

Кроме вышеперечисленных видов бактерий рода *Achromobacter*, *Pseudomonas*, *Bacillus* и актиномицетов, в разрушении целлюлозы значительную роль играют и грибы, но бактериальное разрушение, как уже было отмечено, идет более энергично чем, грибное. Так, *Cytophaga Hutchinsonii* осуществляет почти полное разрушение целлюлозы за две недели.

Пектиновые вещества в аэробных условиях также окисляются до CO_2 и воды. Предварительно они гидролизуются до галактуроновой кислоты, галактозы, арабинозы, уксусной кислоты и метилового спирта, которые затем используются бактериями (Bact. *subtilis* и др.) и грибами, особенно мукоровыми.

В разложении лигнина, в основном участвуют грибы, но можно назвать несколько видов бактерий (*Agrobacterium*, *Pseudomonas*) и актиномицетов, также способных разрушать это стойкое соединение.

Окисление соединений ароматического ряда в почве происходит довольно быстро. Бактерии (Bact. *bensoli* и *toluolicum*) легко окисляют бензол, толуол, ксилол. Кроме одноядерных ароматических соединений, бактерии могут окислять и многоядерные (фенантрен, антрацен). Распад оксибензольных соединений происходит с разрывом кольца и образованием более простых соединений с прямой цепью, которые затем окисляются до CO_2 и воды.

Численность анаэробных почвенных организмов в общей массе микрофлоры невелика, и как правило, они приурочены к скоплению органического вещества. Поскольку анаэробные условия встречаются достаточно часто — например, в комочках почвы — деятельность анаэробных микроорганизмов играет большую роль в деструкции органики. При этом проявляется специфичность микроорганизмов и осуществляемых ими реакций.

Особенностью диссимиляционного процесса в анаэробных условиях является прежде всего то, что он протекает по типу брожений, конечные продукты которых содержат еще сравнительно много энергии. Наиболее простым типом брожения является расщепление органических кислот — муравьиной, янтарной, яблочной, вызываемое рядом бактерий (Bact. *formicum*, Bact. *gracile* и др.). Расщепление углеводов (например, гексоз) протекает по типу спиртового, молочнокислого, маслянокислого, пропионовокислого, уксуснокислого типа брожений. Уксуснокислое брожение, в отличие от перечисленных ранее, является аэробным процессом.

Возбудителями спиртового брожения являются дрожжевые грибы, в первую очередь рода *Saccharomyces*, некоторые бактерии (*Sarcina ventricula*, *Pseudomonas lindneri*) и мукоровые грибы. Побочными продуктами спиртового брожения являются, кроме этилового, другие спирты (пропиловый, изопропиловый, бутиловый, изобутиловый, амиловый), образование которых связано с деструкцией не углеводов, а аминокислот, используемых дрожжевыми грибами в качестве источника азота. Кроме спиртов, в конечных продуктах могут присутствовать глицерин, уксусная, лимонная и янтарная кислоты, а также ацетон.

Молочнокислое брожение характеризуется тем, что в его процессе пировиноградная кислота не декарбоксилируется, так как возбудители лишены карбоксилазы, а непосредственно восстанавливается под действием фермента лактикодегидразы и НАД·H_2:

$$CH_3COCOOH \rightarrow CH_3CHOH \cdot COOH + \Delta G, \qquad (1.12)$$

в результате чего образуется молочная кислота. Молочная кислота — единственный продукт типичного (гомоферментативного) молочнокислого брожения, возбудителями которого являются бактерии *Streptococcus lactis* и *Lactobacillus delbrückii* оно осуществляется также в мышцах животных. При гетероферментативном молочнокислом брожении (возбудители — группа *Lactobacillus*, *Betabacterium*, группы *Streptococcus leuconostoc*) в продуктах брожения в равных количествах обнаруживается, помимо молочной кислоты, этиловый спирт и CO_2:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow CH_3CHOH \cdot COOH + C_2H_5OH + CO_2. \qquad (1.13)$$

Маслянокислое брожение углеводов протекает в анаэробных условиях с образованием масляной кислоты, CO_2 и водорода:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow CH_3CH_2CH_2COOH + 2CO_2 + 2H_2. \qquad (1.14)$$

При этом возможно дальнейшее восстановление масляной кислоты, в результате чего в продуктах реакции присутствуют бутиловый спирт, ацетон, углекислый газ и водород (так называемый бутанольный тип маслянокислого брожения). Возбудителей этого типа брожения достаточно много, они принадлежат разным родам: *Clostridium*, *Zimosarcina*, *Neisseria* — но имеют ряд сходных морфолого-физиологических черт. Все они облигатные анаэробы, образуют споры цилиндрической или эллиптической формы, способные выдерживать кратковременное воздействие высоких температур (80—110 °С). Кроме того, очень широка область кислотности среды, в которой функционируют эти микроорганизмы (от 4 до 8,5 pH), поэтому они распространены почти повсеместно. Многие из них обладают способностью фиксировать молекулярный азот.

Помимо гексоз, возбудители маслянокислого брожения способны использовать в качестве субстрата спирты и кислоты, а также высокомолекулярные углеводы — крахмал, гликолен, декстрины и даже целлюлозу и пектиновые вещества. Благодаря такой способности возбудителей в природных условиях маслянокислое брожение протекает в гигантских масштабах. Процесс идет в болотах и на дне водоемов (деструкция сапропели), заболоченных почвах, илах, т. е. во всех тех местах, где доступ кислорода ограничен, и в результате микробиологической активности разлагается огромное количество органики.

Спиртовое, гомоферментативное молочнокислое и маслянокислое брожения являются основными типами брожения, все остальные представляют собой некоторые комбинации этих трех типов.

Брожения пектиновых веществ и клетчатки являются частными случаями маслянокислого брожения.

Разрушение полиуронидов — пектиновых веществ (межклетных веществ, цементирующих растительные клетки и ткани) в значительной степени определяет скорость минерализации растительного опада. Гидролиз пектина ($C_{46}H_{68}O_{40}$) может осуществляться ферментами — протопектиназой и пектиназой:

$$C_{46}H_{68}O_{40} + 10H_2O \rightarrow 4CHO(CHOH)_4COOH + C_6H_{12}O_6 + \\ + 2C_5H_{10}O_5 + 2CH_3COOH + 2CH_3OH. \quad (1.15)$$

При этом образуются масляная и уксусная кислоты, углекислый газ и водород, а в определенных условиях бутанол и ацетон. Микроорганизмы, имеющие эти ферменты (*Cl. pectinovorum, Cl. felsineum*), сбраживают пектины, глюкозу и крахмал, но не целлюлозу.

Целлюлоза в анаэробных условиях также подвергается микробиологическому разрушению по типу маслянокислого брожения группой спорообразующих бактерий, отличающихся очень высокой субстратной специфичностью. Добавление к целлюлозе глюкозы или других сахаров не ускоряет реакции, моносахариды либо не усваиваются совсем, либо усваиваются в очень малых количествах, а используется только целлюлоза. Вегетативные клетки, обычно тонкие и длинные, адсорбированы на волокнах целлюлозы, потому что фермент (целлюлоза) не выделяется в среду, а находится на поверхности клеток.

Биохимическая природа разрушения целлюлозы была установлена еще в середине прошлого столетия. Позднее В. Л. Омелянскому удалось выделить две бактерии, названные им. Bact. *cellulosae hydrogenicus* и Bact. *cellulosae methanicus*. Они несколько отличаются размерами и скоростью прорастания спор. Различен и химизм брожений, осуществляемых этими бактериями. Процесс разрушения клетчатки при участии Bact. *cellulosae hydrogenicus* сопровождается выделением водорода (водородное брожение клетчатки, что и определило название возбудителя), но основными продуктами разложения являются масляная и уксусная кислоты и углекислый газ. В результате деятельности Bact. *cellulosae methanicus* также образуются масляная и уксусная кислоты и CO_2, но вместо водорода выделяется метан (метановое брожение клетчатки). Количество газов при метановом типе брожения значительно больше, чем при водородном, газы составляют примерно половину массы субстрата разложения (в первом случае $^1/_3$ или менее).

Процесс разрушения целлюлозы многоступенчатый, один из первых этапов это ее гидролиз с образованием глюкозы и целлобиозы, которые обнаруживаются в качестве промежуточных продуктов:

$$(C_6H_{10}O_5)_n \rightarrow nH_2O + nC_6H_{12}O_6. \quad (1.16)$$

Дальнейшие реакции в общем виде могут быть записаны как

$$(C_6H_{12}O_6)_n \rightarrow CH_3CH_2CH_2COOH + CH_3COOH + \\ + H_2 + CO_2 \text{ (водородный тип)}, \quad (1.17)$$

$$(C_6H_{12}O_6)_n \rightarrow CH_3CH_2CH_2COOH + CH_3COOH + \\ + CH_4 + CO_2 \text{ (метановый тип)}. \quad (1.18)$$

В зависимости от условий протекания реакций соотношения конечных продуктов могут меняться. Так, в щелочных средах обычно увеличивается количество кислот и уменьшается выход газов, в кислых — наоборот. Кроме того, среди конечных продуктов могут обнаруживаться пропионовая кислота и этиловый спирт.

Уксуснокислое брожение, в отличие от всех описанных ранее типов, является аэробным процессом. Оно представляет собой как бы продолжение спиртового брожения в аэробных условиях:

$$CH_3CO \cdot COOH \xrightarrow[\text{НАД}\cdot H_2 \quad \text{НАД}^+]{-CO_2} CH_3CH_2OH \xrightarrow{+O_2} CH_3COOH + H_2O. \quad (1.19)$$

Конечный продукт реакции — уксусная кислота — при некоторых условиях может окисляться и дальше, т. е. происходит смена брожения процессом дыхания.

Возбудители уксуснокислого брожения были выделены Луи Пастером в 1862 г. из пленок, образующихся на поверхности скисшего виноградного вина. В основном это бактерии рода *Acetobacter* (*A. aceti*, *A. pasteurianum*, *A. kutzingianum*), а также некоторые виды *Pseudomonas* и дрожжевые грибы. *Acetobacter* могут выдерживать довольно высокие концентрации спирта в среде — до 11 % — и накапливают около 6 % уксусной кислоты.

Опыт практического земледелия и лабораторные эксперименты показывают, что субстраты с очень высокой концентрацией углерода и малой азота (для характеристики субстрата часто используют соотношение углерод/азот — C/N) плохо минерализуются бактериями и грибами, если нет дополнительных источников азота. Наиболее активно идет разложение органики, где C/N составляет (25... 30)/1. Такими субстратами являются белки (C/N=3), ткани животных (C/N=4... 6), планктонные водоросли (C/N=5... 15), а среди высших растений быстро минерализуется фитомасса бобовых (C/N=25). Значительно труднее подвергаются деструкции подстилка (C/N=30... 50), гумусовые вещества (C/N=30... 40), очень медленно идет биологическое разрушение соломы злаков (C/N=80... 100). Это обусловлено торможением процесса аммонификации на бедных азтом средах. Аммонификация — очень широко распространенный в природе процесс, осуществляемый микроорганизмами, в том числе и грибами, как в аэробных, так и анаэробных условиях, который в общем сводится к минерализации органических соединений, содержащих азот (белков, аминокислот и нуклеиновых кислот, мочевины, мочевой и гиперуроновой кислот,

хитина и др.). Схематически он может быть представлен в следующем виде: белок→пептиды→аминокислоты→аммиак. Грибы и бактерии при помощи своих внеклеточных протеолитических ферментов расщепляют белки; образующиеся при этом аминокислоты, а также мочевина поглощаются клетками этих организмов и либо используются ими для построения собственных белков, либо расщепляются окончательно с выделением аммиака. Минерализация аминокислот до NH_3 более типична для деятельности организмов-аммонификаторов, поскольку все они являются облигатными гетеротрофами и прежде всего нуждаются в углероде минерализуемой органики и высвобождающейся в процессе реакции энергии, количество которой значительно. Например, при полном окислении глицина количество выделенной энергии составляет 737 кДж/моль:

$$2CH_2NH_2COOH + 3O_2 \rightarrow 4CO_2 + 2H_2O + 2NH_3. \qquad (1.20)$$

В общем при гидролизе белков образуются многие аминокислоты, которые при дальнейшем дезаминировании превращаются в различные органические вещества (в основном органические кислоты и спирты). В итоге, помимо аммиака, среди продуктов разложения белков обнаруживаются муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная и другие кислоты, а также высокомолекулярные спирты. В дальнейшем в аэробных условиях может произойти их полное окисление (до CO_2 и H_2O), при отсутствии кислорода полная минерализация жирных кислот невозможна, тогда из них или образуются спирты или эти кислоты (так же как уксусная, масляная и др.) превращаются в CO_2 и углеводороды.

Если в составе аминокислот находится сера, то при аммонификации она выделяется в виде сероводорода.

Аммиак, как правило, подвергается в почве дальнейшей переработке, самая простая из которых — растворение в почвенной воде и образование иона NH_4, доступного для высших растений. Таким образом, процесс аммонификации является источником образования таких форм азота, которые могут быть непосредственно использованы растениями.

Существует множество возбудителей процесса аммонификации, чем и объясняется огромный размах этого процесса в почве, особенно в ее верхних горизонтах. Облигатные и факультативные аэробные и анаэробные бактерии очень разнообразны по форме и физиологии действия. Среди аэробных микроорганизмов это прежде всего спорообразующие бациллы (Bacillus *mycoides*, Bac. *megatherium*, Bac. *subtilis*). Есть представители, содержащие пигменты, как, например, *Pseudomonas fluorescens* (зеленовато-желтый пигмент), а также *Chromobacterium prodigiosum* (или палочка «чудесной крови»), бактерии, быстро образующие кроваво-красные колонии на хлебе и других субстратах, что связано с продуктами окисления триптофана. Наиболее активным аммонификатором является факультативный анаэробный микроорганизм Bact. *Proteus vulgaris* или *Proteus vulgaris*.

К облигатным анаэробам-аммонификаторам относится барабанная палочка (Bacillus *putrificus*) — вытянутая бактерия с небольшим утолщением на конце, специализированная на минерализации белка.

Почвенные грибы также принимают участие в разложении белковых веществ, причем те из них, которые вовсе не образуют кислот или образуют их очень мало (*Penicillium, Mucor mucedo, Botrytis*), прекращают процесс аммонификации, когда концентрация аммиака достигает сравнительно небольших значений. *Aspergillus niger, Trichoderma Königi* и другие, синтезирующие значительное количество кислот, могут превратить в NH_3 до 75 % органического азота.

При анаэробном распаде белков, помимо CO_2 и NH_3, образуются также меркаптан, индол, скотол и сероводород, обладающие неприятным запахом. В некоторых случаях (например, при разложении трупов млекопитающих) могут возникать и очень ядовитые соединения — птомаины.

Гидролиз мочевины вызывается особой группой гетеротрофных уробактерий, которые в основном аэробны и производят дезаминирование при помощи фермента уреазы:

$$O=C\begin{matrix}NH_2\\NH_2\end{matrix} + H_2O \rightarrow (NH_4)_2CO_3 \rightarrow 2NH_3 + CO_2 + H_2O. \quad (1.21)$$

Эти же уробактерии способны превращать амиды (карбамид) — синтетические азотные удобрения — в доступные высшему растению формы.

Разложение хитина, входящего в состав клеточных оболочек многих микроорганизмов и покровные ткани животных, вызывается жизнедеятельностью гетеротрофного микроорганизма Bact. *chitinovorum*, грамположительной небольшой бесспоровой палочки с перитрахеальными жгутиками, использующей хитин как источник углерода, а также азота. В промежуточной стадии реакции, протекающей по следующей схеме:

$$C_{32}H_{54}O_{21}N_4 + 7H_2O \rightarrow 4C_6H_{11}O_5 \cdot NH_2 + 4CH_2COOH, \quad (1.22)$$

$$C_6H_{11}O_5NH_2 + H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + NH_3 \quad (1.23)$$

образуются глюкозамин и уксусная кислота. В дальнейшем же глюкоза и уксусная кислота легко окисляются до CO_2 и H_2O. Таким образом, хитин в оптимальных условиях разрушается довольно быстро и лишь при попадании в глубокие слои почвы может сохраняться чрезвычайно долго (его обнаруживают в бурых углях верхнего миоцена, т. е. в отложениях, возраст которых 25 млн. лет [177]).

Ароматические соединения менее доступны для переработки, и постепенно содержащийся в них азот оказывается в гумусовом веществе почв, где его концентрация составляет от 1 до 9 %.

Состав и активность микробиоценозов определяются главным образом такими характеристиками среды обитания, как температура почв и их влажность, содержание кислорода и органического вещества, кислотность почв и их механический состав. Микробиологические процессы на юге при условии достаточного увлажнения, как правило, протекают более интенсивно, чем в почвах северных районов, чему способствует повышенная активность теплолюбивой микрофлоры. Южные почвы богаче теплолюбивыми грибами рода *Aspergillus*, в то время как на севере преобладают грибы рода *Penicillium* (табл. 1.5). Недостаточная влажность почв

Таблица 1.5

Распределение некоторых родов почвенных грибов (% общего количества) в верхнем горизонте (A_1) целинных почв разных зон. По [122, 123]

Грибы	Зона, почва					
	Тундра, тундрово-глеевая	Тайга, глеево-подзолистая, дерново-подзолистая	Степь, чернозем	Сухая степь, каштановая	Пустынная степь, серозем	Полупустыня, солонец, солончак
Penicillium	72	71	71	63	47	48
Aspergillus	0	0	1	7	38	31
Trichoderma	3	5	8	8	1	4
Fusarium	1	1	2	10	7	8
Mucorales	8	8	7	5	1	4
Mucor romanianus	6	7	0	0	0	0
Dematium	10	8	11	7	6	5
Дрожжевые	+++	++	+	+	+	+

способствует развитию ксерофитных форм, которые часто встречаются среди микобактерий и актиномицетов. Оптимальные условия для развития аэробных микроорганизмов создаются в почве при влажности, не превышающей капиллярную. В результате сочетания условий повышенных температур почвы (20—30 °С) с оптимальными условиями влажности наблюдается очень активная микробиологическая деятельность, она соответствует режиму непромывного типа. Малая влажность почв при высоких температурах, так же как и пониженные температуры при достаточном и, тем более повышенном, увлажнении в значительной степени ингибируют активность микроорганизмов.

Весьма существенное влияние на микрофлору почв оказывает реакция почвенного раствора. Основная масса бактерий прекращает развитие при pH<4,5... 5,0 и лишь немногочисленные виды, в частности тионовые бактерии, могут быть жизнеспособны при pH=1. Чрезвычайно чувствительны к подкислению почвы и актиномицеты. Для большинства грибов кислые среды (pH=1,5... 3,0) не являются ингибирующими. В связи с этим в кислых почвах микрофлора в основном представлена грибами, а в нейтральных и

щелочных — бактериями и актиномицетами, но в любой почве практически всегда можно обнаружить представителей всех основных групп микроорганизмов.

На формирование микроорганизменных ценозов большое влияние оказывает также механический состав почвы. Известно, что 90—99 % почвенных микроорганизмов связано с твердой фазой почвы, а процесс их прикрепления к почвенным частицам по своим закономерностям ближе всего к адгезии. Многочисленными исследованиями было установлено, что адсорбируются самые различные группы микроорганизмов, занимающие разное систематическое положение (бактерии, проактиномицеты и актиномицеты, грибы, водоросли и др.) и отличающиеся физиологическими свойст-

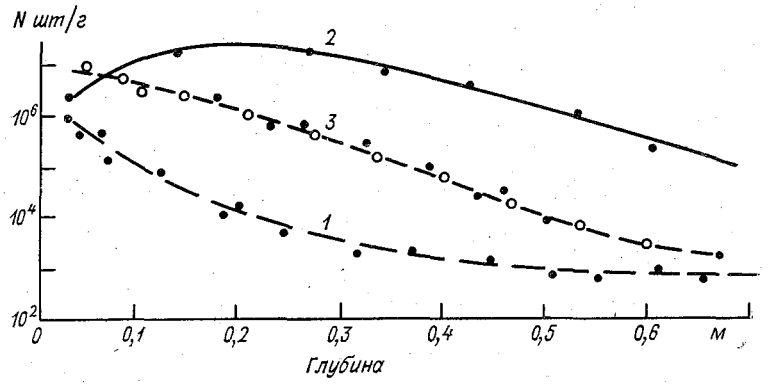


Рис. 1.6. Распределение числа бактерий (N) в почвенном профиле.
1 — дерново-подзолистая почва, *2* — чернозем, *3* — каштановая почва.

вами (спорообразующие и без спор, грамположительные и грамотрицательные и т. д.).

Число адсорбированных клеток на частицах диаметром 400—500 мкм в 500 (на дерново-подзолистых почвах) — 10 000 (перегнойно-глеевые почвы) раз превышает число микроорганизмов, находящихся на поверхности мелких частиц (диаметром 1—2 мкм) [75]. Это обусловлено главным образом тем, что крупные почвенные агрегаты содержат больше органического вещества, чем мелкие. Адсорбция, в основе которой лежат взаимодействия положительно заряженных частиц почвы с отрицательно заряженными клетками микроорганизмов, препятствует вымыванию клеток из почвы и обеспечивает их аккумуляцию в определенных ее горизонтах (рис. 1.6). Бактериальные клетки адсорбируются на почвенных частицах всех размеров, актиномицеты и грибы приурочены к более крупным почвенным агрегатам. Образованные микроорганизмами микроколонии также часто располагаются на поверхности частиц почвы или корня и лишь отдельные развиваются изолированно.

Повсеместная распространенность микроорганизмов очевидна, известно также, что различные условия, которые влияют на состав и развитие микроорганизмов в почвах разных типов, определяют масштабы их распределения по глубине почвенного профиля и в конечном итоге масштабы гумусообразования и мощность гумусового горизонта. Так, в почвах черноземного типа, где количество бактерий на глубине 55—70 см лишь в 3 раза меньше, чем в верхнем горизонте (0—10 см), гумусовый горизонт бывает мощностью более 1 м, тогда как в подзолах и почвах, относящихся к подзолистому типу, он как таковой отсутствует. Характер микрофлоры почвы изменяется с глубиной: при общем уменьшении численности (рис. 1.7) увеличивается относительное содержание бацилл, и нижние горизонты почвенного профиля в значительно меньшей степени отражают микробиологическую специфику почв определенного типа. В общем же в каждой почвенно-климатической зоне формируется особый, характерный для данных почвенных условий ценоз микроорганизмов [121—123]. Количество микроорганизмов и соотношение отдельных групп в верхних горизонтах является характеристикой определенного типа почв, но может существенно меняться в течение года. Как правило, наблюдается весенняя активация микробиологической деятельности, что обусловлено обогащением почв отмершей за осенне-зимний период растительностью.

В почвах лесо-степной и степной зон биологическая активность возрастает, подтверждением чего служит, в частности, интенсификация процесса нитрификации, увеличение спорообразующих форм микроорганизмов, уменьшение роли грибов и др. Почвы тундры и тайги бедны спорообразующими формами бактерий и актиномицетов, на крайнем севере встречаются только Bac. *agglomeratus* и Bac. *cerreus*. В подзолистых почвах средней полосы бациллы представлены значительно большим числом видов и еще больше их в каштановых, сероземных и черноземных почвах. Как правило, более плодородные почвы богаты бациллами, способными использовать не только органический, но и минеральный азот (Bac. *megatherium*, Bac. *mesentericus*, Bac. *subtilis*).

Как уже указывалось, грибы являются более динамичными компонентами комплекса почвенных микроорганизмов, что связано с очень интенсивным ростом и быстрым отмиранием, т. е. скорость возобновления их биомассы велика. Биомасса грибов превышает бактериальную в 5—70 раз [64], причем это особенно заметно в почвах таежной и лесостепной зон. Так, соотношение массы бактерий и грибов в темно-серых почвах составляет 1 : 69; серой — 1 : 41; светло-серой — 1 : 27,5; желтоземах — 1 : 27; типичных черноземах — 1 : 12; темно-каштановых — 1 : 8 каштановой и светло-каштановой — 1 : 15; сероземах — 1 : 5. Дрожжевые грибы особенно распространены в торфяниках (род *Torylopsis*) и подзолистых и дерновоподзолистых почвах (род *Candida*).

В горных почвах в результате вертикальной зональности обнаруживается почти такая же смена бациллярных форм, как и в почвах зонального ряда, но здесь имеются некоторые отклонения, обу-

словленные тем, что почвы вертикального ряда поясности не являются полными аналогами почв горизонтальной зональности. Так, в горных черноземах встречается Bac. *mycoides*, практически отсутствующий в обычных черноземах. Аналогичное явление наблюдается и при распространении почвенных грибов.

Почвы степной зоны богаче не только нитрификаторами, но и целлюлозо-разрушающими микроорганизмами, в значительных количествах появляются миксобактерии (*Polyangium*, *Myxococcus*, *Cytophaga*). Такая же картина наблюдается и при окультуривании почв; в частности, внесение навоза стимулирует развитие *Cytophaga* и *Azotobacter*. Многие виды микроскопических водорослей также приурочены к определенному типу почв. При подзолообразовательном процессе встречаются простые сообщества зеленых водорослей (порядок *Ulotrichales*), при развитии дернового процесса появляются сине-зеленые и диатомовые водоросли, степной процесс характеризуется преобладанием цианей родов *Nostoc* и *Seytonema*.

Почвенные животные (нано-, микро-, мезо- и макрофауна) также играют определенную роль в деструкции органического вещества почв. Мелкие животные микроскопических размеров (0,02—1,28 мм), составляющие основу нано- и микрофауны, представлены главным образом тремя классами одноклеточных простейших (жгутиконосцы, главным образом фитомастигины — эвглена зеленая и др., саркодовые, причем в изобилии встречаются голые и раковинные амебы — корненожки, размеры которых больше, чем у инфузорий), а также низшими червями — коловратками, нематодами и членистоногими (тихоходками, наиболее мелкими ногохвостками), живущими в основном в водной фазе почвы, в пленках и капиллярах и не участвующими в размельчении листового опада. Мезофауна (1,28—10 мм) — членистоногие (клещи, более крупные ногохвостки, мокрицы, многоножки, пауки), а также высшие черви (энхитреиды), личинки мух и некоторые роды наиболее мелких жуков — с помощью почвенной влаги главным образом регулирует деструктивную деятельность популяций микрофауны [7]. Только термиты активно участвуют в разложении древесных остатков.

Макрофауна — высшие черви (энхитреиды и ломбрициды, или дождевые черви), моллюски, среди которых к наземному образу жизни приспособились так называемые легочные улитки, многочисленные членистоногие (мокрицы и многоножки, пауки), а также млекопитающие, главным образом непосредственно связанные с почвой насекомоядные позвоночные (кроты, ежи, землеройки) и грызуны (мыши, хомяки, полевки, сурки, суслики, тушканчики, песчанки, землекопы и др.),— также влияет на процесс разложения, изменяя структуру почвы, так как передвижение животных связано со значительным перемещением почвенных частиц. Исследования скорости разложения листового опада, помещенного в сетки с ячейками разного размера — от 45 мкм до 5 мм [183], дифференцирующими проникновение микро- и мезофауны, показывают, что деструкция в контейнерах с крупными ячейками идет

значительно быстрее, чем в контейнерах с мелкими ячейками. Однако разница в скоростях разложения заметна только в тех почвах (например, муллевых), где перемешивание органических и минеральных горизонтов осуществляется под воздействием микрофауны, главным образом червей. В грубогумусных почвах, где макрофауна крайне малочисленна или отсутствует, ведущая роль в процессе деструкции принадлежит микрофауне и микрофлоре.

Биомасса и дыхание фауны, участвующей в разложении, варьируют в зависимости от типа почв и многих других факторов, и оценить глобальное поступление CO_2, обусловленное деятельностью почвенных животных, достаточно трудно. По некоторым данным [440], дыхание животных, в том числе крупных млекопитающих — травоядных и хищников,— является сравнительно небольшим источником углерода в экосистеме и составляет не более 10—20 % общего его поступления.

Выделение CO_2 в основном связано с минерализацией свежего опада и подстилки, и его интенсивность определяется массой и скоростью минерализации.

Исследования почвоведов [78] показывают, что между поступлением опада и разложением подстилки по мере увеличения возраста и сомкнутости сообщества устанавливается равновесие. Количество поступившего опада и уменьшение массы подстилки в течение года приблизительно одинаковы, в результате чего можно полагать, что весь опад может быть использован как характеристика изменений в подстилке, главным образом в результате ее минерализации. К настоящему времени накоплен обширный эмпирический материал, на основании которого можно получить представление о содержании углерода в опаде и подстилке в экосистемах разных климатических поясов и рассчитать скорость минерализации детрита. Расчеты показывают, что минерализация опада в тропическом поясе идет в среднем в 3,5 раза быстрее, чем в суббореальном поясе, и в 30 раз интенсивнее, чем в бореальном [96].

В тропических экосистемах, особенно влажных и дождевых лесах, обнаруживаются самые высокие интенсивности выделения CO_2 с поверхности почвы, что обусловлено большой массой опада и быстрой его деструкцией. Самые низкие значения почвенного дыхания (менее 100 мг $CO_2/(м^2 \cdot ч)$) характеризуют болотные и пустынные экосистемы. В растительных сообществах средних широт отмечены значительные вариации интенсивности почвенного дыхания — от 100 до 9500 мг $CO_2/(м^2 \cdot ч)$, что в отдельных случаях связано не только с действительными различиями в активности почв разных экосистем, но и обусловлено некоторыми методическими расхождениями при экспериментальном определении этой величины. Более подробно вопрос об абсолютных значениях почвенного дыхания будет обсуждаться далее, здесь же мы ограничимся только констатацией самого факта — постоянного поступления углерода с поверхности почв в любой экосистеме, если этот процесс не ингибирован какими-нибудь экстремальными внешними условиями, например низкими температурами или иссушением почвы. Наличие

источников CO_2 и его поглощения в процессе фотосинтетической деятельности растений приводит к тому, что в растительном сообществе создается своеобразный режим CO_2, существенно отличающийся от свободной атмосферы.

Глава 2

РЕЖИМ CO_2 И БАЛАНС УГЛЕРОДА В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

2.1. Режим CO_2 как специфическая характеристика экосистемы

Первые попытки связать динамику парциального давления CO_2 с жизнедеятельностью растений были сделаны еще в конце прошлого столетия, однако лишь спустя почти 50 лет появились экспериментальные данные, показывающие, что под влиянием ассимиляционной деятельности растений содержание CO_2 в свободной атмосфере понижается днем и повышается ночью [348, 412]. Люндегорд ввел понятие «CO_2-фактор», определяемое как разность между наблюдаемой концентрацией углекислого газа на одном из уровней растительного сообщества и в свободной атмосфере. Существование отрицательного CO_2-фактора рассматривалось как доказательство лимитирования углеродного питания растительного сообщества. В это же время была сформулирована идея повышения урожая за счет искусственной подкормки растений углекислым газом, что и нашло применение в условиях закрытого грунта. Работы Райнау и Люндегорда [348, 412, 413] в общем положили начало исследованию одного из наиболее интересных для биологов метеорологических факторов — содержания угекислого газа в атмосфере. Было установлено, что применительно к растительным сообществам нельзя говорить о постоянстве парциального давления CO_2, так как в течение суток и вегетационного периода наблюдаются значительные его вариации. Абсолютные значения, полученные этими авторами, могут быть подвергнуты сомнению из-за несовершенства применяемой методики, однако целый ряд установленных ими закономерностей остается до сих пор справедливым.

В последующие годы работы по изучению C_{CO_2} в растительных сообществах носили фрагментарный характер и оставались приблизительно на уровне исследований Райнау и Люндегорда, и только в 50-х годах с разработкой инфракрасных (оптико-акустических) газоанализаторов появилась возможность быстрого и точного определения концентрации CO_2 в воздухе. Сразу же сотрудниками Мюнхенского университета [300, 301, 361, 363] был проведен ряд исследований, направленных прежде всего на выяснение возможностей растений полностью истощать запасы углекислого газа в атмосфере, поскольку высокие урожаи сельскохозяйствен-

ных культур свидетельствуют о значительном потреблении ими CO_2. Отбор проб воздуха и их анализ в слое атмосферы от 0,5 м, где в основном располагались ассимилирующие органы опытных растений — пшеницы и картофеля,— до 22 м, а позднее до 50 и 100 м показал, что в дневные часы концентрация CO_2 увеличивается с высотой и в ассимилирующем слое устанавливается максимальный градиент C_{CO_2}. В ночные часы в атмосфере растительного покрова отмечаются максимальные концентрации CO_2 (388—400 млн$^{-1}$) и их уменьшение на высотах 18 и 50 м. Разница в концентрации CO_2 на уровнях 18 и 100 м редко превышала 5 млн$^{-1}$, что позволило Хуберу [301] сделать вывод о том, что суточные изменения содержания CO_2 происходят главным образом в слоях воздуха, непосредственно прилегающих к растительному покрову.

Изучение физического механизма ассимиляции CO_2 в растительном сообществе и создание на его основе количественной теории фотосинтеза [21, 232] существенно изменили направление подобного рода исследований. Проверка сделанных предположений и допущений потребовала экспериментального изучения газообмена, а также его зависимости от ряда гидрометеорологических параметров — уровня фотосинтетически активной радиации (ФАР), водно-температурного режима почвы и воздуха, турбулентности и др. В агроэкосистемах такие исследования были проведены в 1967—1968 гг. в Ленинградской области и Таджикистане в период комплексных экспедиций Главной геофизической обсерватории, Агрофизического научно-исследовательского института и Ленинградского гидрометеорологического института [53, 85, 86, 90]. Объектами изучения были посевы ржи (Ленинградская область) и озимой пшеницы (Гиссарский район Таджикистана). При исследованиях обмена углекислым газом для определения концентрации CO_2 были использованы метод визуальной колориметрии [36, 223] и оптико-акустический газоанализатор ОА-5501, реконструированный в АФИ по дифференциальной схеме [52].

Чувствительность газоанализатора составляет 0,05 млн$^{-1}$, а суммарная погрешность измерений не превышает 1,25 млн$^{-1}$. При колориметрическом определении CO_{CO_2} точность несколько меньше: 1—2,5 млн$^{-1}$. Как показали параллельные наблюдения, расхождения в значениях содержания CO_2 над посевом, полученных разными методиками, не превышают 5 % суммарной погрешности измерений (рис. 2.1).

Результаты определений концентрации CO_2 на разных высотах свидетельствуют о наличии явно выраженной суточной динамики (рис. 2.2), при этом наиболее значительные колебания (от 100 до 150 млн$^{-1}$) отмечены в приземной части посева. Над посевом C_{CO_2} изменяется в основном в период интенсивного роста в пределах 50—60 млн$^{-1}$ (от 300—320 до 360—370 млн$^{-1}$), уменьшаясь днем и увеличиваясь ночью. У поверхности почвы суточные колебания C_{CO_2} больше по величине, но имеют тот же временной ход.

Профиль концентрации CO_2 в основном одинаков для любых посевов: при интенсивном фотосинтезе имеется характерный

минимум C_{CO_2} внутри посева, неоднократно устанавливаемый многими исследователями, и увеличение C_{CO_2} к поверхности почвы и выше зоны минимума (рис. 2.3, 2.4).

С прекращением роста и уменьшением интенсивности фотосинтеза изменения C_{CO_2} по вертикали слабее (см. рис. 2.3*б*). Структурные особенности посева и значение листового индекса вносят

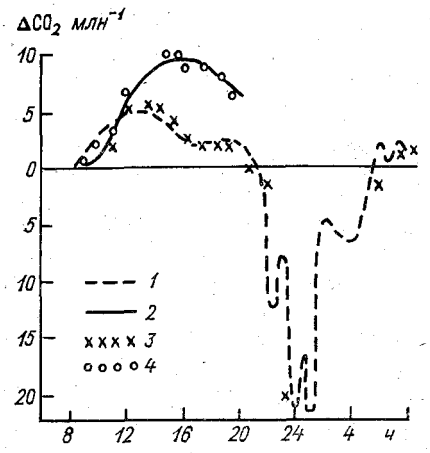


Рис. 2.1. Суточный ход разности концентраций CO_2 (ΔCO_2) над посевом в различные сроки наблюдений.

1 — градиентный газоанализатор, *3* — колориметрия (15 июня), *2* — градиентный газоанализатор, *4* — колориметрия (17 июня).

некоторые коррективы в вертикальное распределение C_{CO_2}, профиль может быть выражен более отчетливо или сглажен. В том случае, если максимум ассимилирующей поверхности расположен в нижней части посева (так называемый II тип, по Н. А. Ефимовой [70],

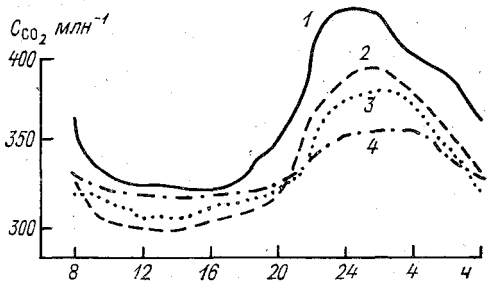
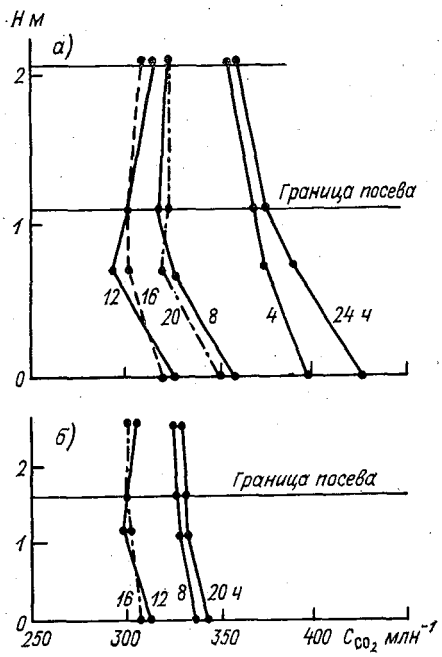


Рис. 2.2. Суточные изменения C_{CO_2} в агроэкосистеме (поле озимой ржи, июнь).

1 — у поверхности; *2* — на высоте 0,9 м; *3* — на высоте 1,1 м; *4* — на высоте 2,0 м.

именно в нем всегда обнаруживаются минимальные значения C_{CO_2} (рис. 2.5). В течение вегетационного периода по мере изменения положения уровня максимальной фитомассы смещается и горизонт минимальных концентраций CO_2. При равномерном расположении фитомассы (III тип, по Ефимовой) горизонт минимальной C_{CO_2} может изменять свое положение в течение дня: в ранние утренние часы он располагается на верхней границе посева, к 10—10 ч смещается вниз примерно до половины высоты посева, к 15 ч — еще ниже и отмечается на высоте 25—30 см от поверхности почвы, после чего начинает постепенно смещаться вверх (рис. 2.4).

Рис. 2.3. Вертикальное распределение C_{CO_2} в агроэкосистеме в период интенсивного роста (*а*) и после его прекращения (*б*).



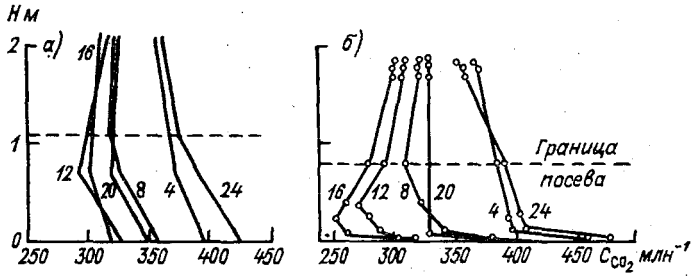


Рис. 2.4. Вертикальное распределение C_{CO_2} в разных посевах в период интенсивного роста.

а — посев с максимумом ассимилирующей поверхности в нижней его части (озимая рожь, Ленинградская область, июнь); *б* — посев с равномерным распределением ассимилирующей поверхности (озимая пшеница, Таджикистан, май).

Максимальные градиенты C_{CO_2} в период интенсивного роста растений наблюдаются в полуденные и послеполуденные часы и могут достигать в отдельные дни 15—25 млн$^{-1}$. Суточный ход градиентов CO_2, как правило, над посевом выражен четко, и переход градиента через нуль по времени практически совпадает с переходом через нуль радиационного баланса. Хотя перепад C_{CO_2} определяется не только интенсивностью процесса фотосинтеза, но и коэффициентом турбулентной диффузии, максимальные градиенты C_{CO_2} приурочены к определенному времени суток (12—15 ч), в то время как коэффициент турбулентности сравнительно мало изменяется с 11 до 15 ч.

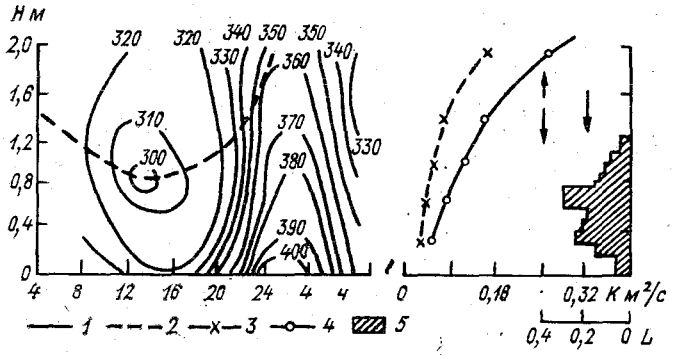


Рис. 2.5. Изоплеты C_{CO_2}, распределение коэффициента турбулентной диффузии (K) и индекса листовой поверхности (L) в посеве озимой ржи.

1 — изоплеты C_{CO_2}, *2* — уровень минимальных значений C_{CO_2}, *3* — распределение K в утренние и вечерние часы, *4* — распределение K в дневные часы, *5* — распределение L.

В ночное время, когда коэффициент обмена резко уменьшается, градиент C_{CO_2} над посевом меняет знак и по абсолютной величине, как правило, превышает градиенты, характерные для дневного времени, их максимум наблюдается в 2—3 ч. Особенности метеорологических условий — более высокие ночные температуры воздуха и почвы, что увеличивает интенсивность дыхания, и незначительный турбулентный обмен — в южных районах могут привести к увеличению абсолютных значений перепадов C_{CO_2} вблизи почвы (0—10 см) — до 90 млн$^{-1}$ и более. Несколько своеобразна и динамика перепадов C_{CO_2} в течение дня в зависимости от типа сообщества — более растянутый и более поздний максимум в посевах с равномерным распределением фитомассы свидетельствует о том, что в агроэкосистеме складывается специфический режим CO_2. Следует отметить, что в некоторых естественных растительных сообществах и прежде всего в лесных экосистемах эти специфические особенности проявляются более четко.

Исследования C_{CO_2} в лесных сообществах, начавшиеся сравнительно давно [239, 284, 322, 356, 361, 364, 468], до сих пор оста-

ются крайне ограниченными. В начале 60-х годов на кафедре анатомии и физиологии растений Ленинградской лесотехнической академии были начаты систематические исследования снабжения углеродом лесных биогеоценозов, направленные на выявление зависимости C_{CO_2} от типа леса, лесообразующей породы, возраста, полноты, состава насаждений, а также на подробное изучение режима углекислого газа, т. е. сезонной и суточной динамики C_{CO_2} в насаждениях. С этой целью в Ленинградской области было выбрано около 40 участков, представленных главным образом чистыми сосновыми, еловыми и березовыми насаждениями разных типов леса (брусничниками, кисличниками, черничниками, долгомошниками, сфагнозниками), разных полнот (от 0,3 до 1,3) и разного возраста (от 30 до 120 лет) [82—84, 89, 91, 321].

Для того чтобы получить полное представление о распределении C_{CO_2} в воздухе насаждения, отбор проб производился из 6—7 горизонтов: у поверхности почвы (на высоте 0,15 м), где расположена основная часть ассимилирующих органов растений напочвенного покрова; на высоте 1,3 м, характеризующей, как правило, воздух «свободной» части древостоя, поскольку большинство насаждений, взятых в качестве объекта исследований, было без подроста и подлеска; у основания крон (т. е. на высоте от 7 до 13 м в зависимости от возраста и типа насаждений); в кронах (примерно на половине их протяженности); на верхней границе крон и на уровне 2—3 м над кронами (т. е. на высоте 16—28 м).

При многочисленных определениях C_{CO_2} в пределах одного воздушного слоя однородных насаждений (одного типа леса, одновозрастных, однополнотных сосняках черничных и сосняках сфагновых) было установлено, что значения C_{CO_2} в приземном слое воздуха подчиняются закону нормального распределения. Абсолютные средние значения ($\overline{C}_{CO_2}$), характеризующие это распределение, на однородных пробных площадях очень близки между собой

Таблица 2.1

Распределение C_{CO_2} (мг/л) в приземном слое сосновых насаждений

Тип леса	$\overline{C}_{CO_2}$	σ	$\sigma_{\bar{x}}$	σ_{σ}
Сосняки черничные	0,800	0,061	0,0156	0,0115
	0,846	0,059	0,0150	0,0112
Сосняки сфагновые	0,720	0,052	0,0110	0,0091
	0,726	0,054	0,0098	0,0089

(табл. 2.1). Следует отметить, что в сосняках черничных, где абсолютные средние значения C_{CO_2} больше, чем в сосняках сфагновых, значения основного отклонения (σ) и основные ошибки среднего значения ($\sigma_{\bar{x}}$) и основного отклонения (σ_{σ}) также несколько больше, чем в сфагновых. Подобный результат был получен при исследовании распределения концентрации CO_2 в слое от 0

до 1,3 м в тех же биогеоценозах, за исключением горизонта расположения ассимилирующих органов травяно-кустарничкового покрова 0,15—0,20 м. В связи с интенсивным фотосинтезом растений этого яруса в дневные часы создается значительная дифференциация C_{CO_2}. В сосняках сфагновых она менее заметна, но и здесь на высоте 0,15 м нередко отмечаются более низкие значения C_{CO_2}, чем на высоте 1,3 м.

При исследовании суточной динамики C_{CO_2} во всей толще воздуха однородных растительных сообществ было установлено, что

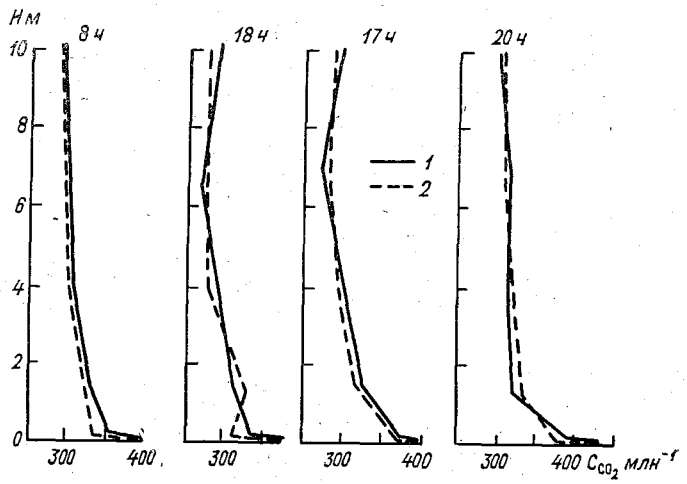


Рис. 2.6. Вертикальное распределение C_{CO_2} в сосняках в течение суток.

1 — сосняк черничный (32 года, II класс бонитета, полнота 0,74); *2* — сосняк чернично-кисличный (27 лет, II класс бонитета, полнота 0,74).

в летние безоблачные безветренные дни различия невелики как в приземном слое, так и в зоне крон. В любое время суток разница практически не выходит за пределы точности измерений (рис. 2.6). При ветреной погоде несколько меняются абсолютные значения, но ход изменений одинаков на обоих участках, и при скорости ветра 6,5 м/с соотношение абсолютных величин остается таким же, как и в безветренную погоду. Если при относительном безветрии устанавливаются значительные вертикальные градиенты C_{CO_2} и отмечается заметная дифференциация в течение суток, то при сильном ветре различия и в вертикальном распределении и суточная динамика заметно сглаживаются. В пасмурную ветреную погоду закономерности вертикального распределения C_{CO_2} в течение суток оказываются такими же нечеткими, как и при солнечной ветреной погоде; при этом максимальные абсолютные значения наблюдаются ранним утром (4—5 ч).

Закономерности, установленные в сосняках черничных, полностью подтвердились при измерениях C_{CO_2} в сосняках сфагновых.

Независимо от погодных условий разница в C_{CO_2} на одинаковых уровнях в атмосфере древостоя однородных, но достаточно удаленных друг от друга (около 10 км) лесных участках не превышала точности измерений. Сезонные изменения C_{CO_2} также характеризуются однородностью в одинаковых биогеоценозах. Однородность структуры и флористического состава таких биогеоценозов создают однородный турбулентный обмен, в результате чего можно говорить об однотипности снабжения углеродом отдельных ярусов одинаковых фитоценозов, поскольку режим CO_2 является количественной характеристикой соотношения между его поступлением и поглоще-

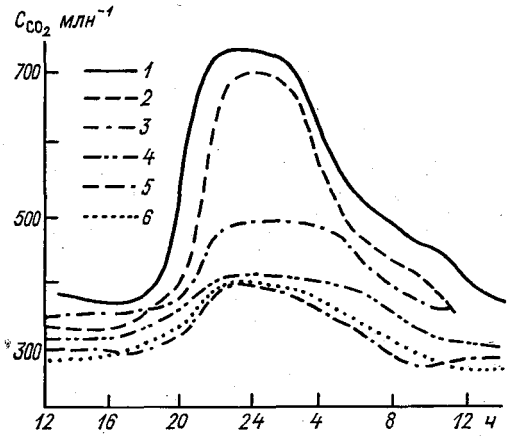


Рис. 2.7. Суточные изменения C_{CO_2} на разных высотах в сосняках кисличных (II класс бонитета, 70—80 лет, полнота 0,7) в июне—июле.

1 — у поверхности почвы; *2* — на высоте 0,15 м; *3* — на высоте 1,3 м; *4* — у основания крон; *5* — в кронах; *6* — на 2—3 м выше крон.

нием. Полученные экспериментальные результаты — конкретное подтверждение взаимодействия фитоценозов с атмосферой и почвой, так как из них становится очевидным, что интенсивность газообмена между отдельными компонентами в одинаковых биогеоценозах также одинакова.

При изучении зависимости режима CO_2 от типа леса на примере чистых сосновых насаждений (одного возраста и одинаковых полнот) было установлено, что в первой половине вегетационного периода в сосняках кисличных (I и Iа классы бонитета) C_{CO_2} достигает максимальных абсолютных значений, более отчетливо выражена ее суточная динамика и больше вертикальные градиенты (рис. 2.7). У поверхности почвы в середине вегетационного периода колебания C_{CO_2} составляют 380—700 млн$^{-1}$, над растительным сообществом — 300—380 млн$^{-1}$. В горизонте 0,15—0,20 м, где расположена основная фитомасса травяного и кустарничкового покрова, иногда наблюдается настолько сильное уменьшение C_{CO_2} (с 358 до 310 млн$^{-1}$), что в солнечные безветренные дни на высоте 1,3 м

нередко отмечаются большие концентрации CO_2, чем на высоте 0,15 м. Пересечения кривых, отражающих суточную динамику C_{CO_2} на этих уровнях (в 8—9 и 16—17 ч), могут свидетельствовать о начале и конце фотосинтеза травяного и кустарничкового покрова. В области крон наблюдается второй минимум C_{CO_2}.

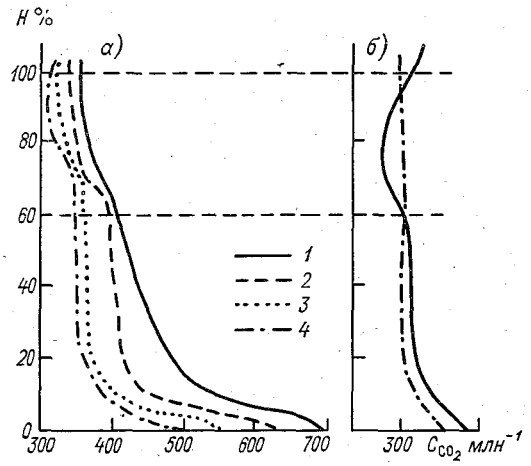


Рис. 2.8 Изменения C_{CO_2} в сосняках (80 лет, полнота 0,7) разных типов леса в 20 ч (*а*) и 12 ч (*б*). Июнь—июль.

1 — сосняк кисличный, *2* — черничный, *3* — долгомошный, *4* — сфагновый.

Минимальные концентрации CO_2 отмечены в сосняках сфагновых и беломошных. Различия в C_{CO_2} в приземном слое воздуха в вечерние часы в середине вегетационного периода в «крайних» типах леса — кисличных и сфагновом — могут достигать 200 %. Следует, однако, отметить, что указанные различия характерны только для приземного слоя воздуха, с высотой они сглаживаются, у основания крон разница составляет не более 30—40 млн$^{-1}$, а в кронах становится еще меньше (10—15 млн$^{-1}$), и в отдельные дни различия C_{CO_2} кисличников и сфагнозников лежат в пределах точности измерений. В дневные часы (рис. 2.8) вертикальное распределение C_{CO_2} в лесах разных типов практически идентично.

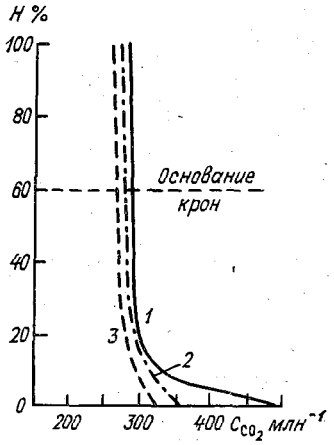


Рис. 2.9. Вертикальное распределение C_{CO_2} в разных типах леса в холодное дождливое лето.

1 — сосняк кисличный, *2* — черничный, *3* — сфагновый.

Режим CO_2 в приземном слое зависит не только от типа леса. Значительные отклонения количества осадков и температуры от нормы могут изменить установленную закономерность. По нашим наблюдениям, в засушливые годы (1963, 1964, 1972), когда за ве-

гетационный период выпадало всего 210—230 мм осадков вместо 320 мм, различий в C_{CO_2} приземного слоя воздуха сосняков кисличных и сфагновых почти не обнаружено. И наоборот, в холодное сырое лето при выпадении более 400 мм осадков наблюдается значительная дифференциация C_{CO_2} даже в дневные часы (рис. 2.9).

Выявление зависимости C_{CO_2} от возраста древостоя показало, что здесь различия наименее ощутимы. В молодняках II класса возраста, как правило, обнаруживаются более высокие концентрации CO_2, но даже в вечерние часы C_{CO_2} в них лишь на 20—30 % превышает C_{CO_2} средневозрастных, спелых и приспевающих насаждений. Но эти различия постоянны и сохраняются в течение суток и вегетационного периода.

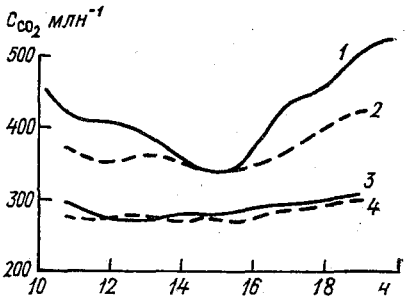


Рис. 2.10. Суточные изменения C_{CO_2} в одновозрастных березняках кисличных с разной полнотой.

1 — у поверхности почв, полнота 1,2; *2* — у поверхности почв, полнота 0,7; *3* — в кронах, полнота 1,2; *4* — в кронах, полнота 0,7.

Та же закономерность была обнаружена и в сосняке брусничнолишайниковом при сравнении молодняков II класса возраста с приспевающими древостоями. Максимальная разность C_{CO_2} у поверхности почв (0,0 м) в утренние и вечерние часы составляла 50—60 млн$^{-1}$, а днем уменьшалась до 15—25 млн$^{-1}$. В конце вегетационного периода уменьшение абсолютных значений C_{CO_2} приводит к постепенному выравниванию содержания углекислого газа в насаждениях разного возраста, и в середине октября различия почти незаметны даже на нулевом уровне. Сравнительные наблюдения в средневозрастных, приспевающих и спелых насаждениях показали, что различия в C_{CO_2} в этом горизонте чаще всего лежат в пределах точности измерений.

Достоверная зависимость режима CO_2 от полноты насаждений изучалась в 30-летних сосновых и березовых биогеоценозах (табл. 2.2, рис. 2.10). В сосновом насаждении с полнотой 0,72 C_{CO_2} в вечерние часы на 40 % ниже, чем в высокополнотном (полнота 1,29) сосняке того же типа леса. В дневные часы различия не превышают 40 млн$^{-1}$. Такая же закономерность обнаружена и в березняках: максимальные абсолютные значения C_{CO_2} в насаждении с полнотой 1,2 в приземном слое в 1,5 раза выше, чем в березняке с полнотой 0,7. В дневные часы здесь так же, как и в сосновых древостоях, сохраняются заметные различия, и только в отдельные дни они не превышают 5—15 млн$^{-1}$. Более высокие концентрации CO_2 в высокополнотных насаждениях наблюдаются в течение всего вегетационного периода и исчезают только в начале ноября.

Таблица 2.2

Зависимость C_{CO_2} (мг/л) в приземном слое воздуха от полноты (на примере сосняков чернично-долгомошных III класса бонитета, 85 лет)

Горизонт, м	Сосняк полнотой 1,29	Сосняк полнотой 0,72	Горизонт, м	Сосняк полнотой 1,29	Сосняк полнотой 0,72
	11 ч			15 ч	
0,0	0,89	0,73	1,3	0,75	0,69
0,15	0,80	0,72	3,5	0,71	0,65
1,3	0,76	0,68	14,0	0,58	0,60
3,5	0,71	0,70			
14,0	0,60	0,60		18 ч	
			0,0	0,83	0,72
	15 ч		0,15	0,74	0,70
0,0	0,84	0,79	3,5	0,74	0,67
0,15	0,75	0,69	14,0	0,70	0,66

Наиболее существенная дифференциация C_{CO_2} связана с составом насаждений. В одновозрастных однополнотных березовых, осиновых, смешанных, сосновых и еловых насаждениях возрастом 25—35 лет II класса бонитета в ранние утренние и вечерние часы C_{CO_2} приземного слоя воздуха по сравнению с открытым местом составляет 150, 142, 132, 130 и 130 % соответственно. В дневные часы различия в содержании CO_2 выражены значительно слабее (максимальные значения в березовом насаждении составляют 121 % C_{CO_2} открытого места, а минимальные в ельнике — 115 %). В зоне крон как в дневные, так и вечерние часы содержание углекислого газа различается не более чем на 2—3 %. В лиственных насаждениях в связи с этим устанавливаются большие вертикальные градиенты, достигающие летом в вечерние часы почти 300 млн$^{-1}$, тогда как в хвойных лесах максимальная разность содержания CO_2 над поверхностью почвы и в кронах составляет 150—200 млн$^{-1}$; при этом понижение C_{CO_2} от почвы к кронам происходит более плавно, чем в лиственных и смешанных насаждениях. Кривая распределения C_{CO_2} более всего приближается к гиперболе в ельнике.

В лиственных насаждениях суточная динамика вертикального распределения C_{CO_2} выражена значительно лучше: разность в дневные и ночные часы в приземном слое превышает 300 млн$^{-1}$, тогда как в хвойных лесах она составляет 110—150 млн$^{-1}$. Характер суточной динамики в хвойных и лиственных насаждениях также не одинаков. В березовом, осиновом и смешанном насаждениях повышенные в ночное время C_{CO_2} значительно раньше и быстрее сменяются дневными минимумами. В летние месяцы изменения концентрации CO_2 с 8 до 10 ч составляют в лиственных насаждениях около 50 млн$^{-1}$, в хвойных же — утренние изменения C_{CO_2} явно не выражены или не превышают 10 млн$^{-1}$. Продолжительность дневных минимумов в лиственных насаждениях несколько меньше, чем в хвойных: к 16 ч в них явно намечается повышение C_{CO_2}.

В хвойных начало дневного минимума приурочено к 11—12 ч (в ельниках это выражено более четко), причем понижение C_{CO_2} сохраняется в летние дни до 17—18 ч. Особенности суточного хода C_{CO_2} в воздухе лиственных насаждений обусловлены прежде всего характерными для них более быстрыми темпами разложения органического вещества подстилки и суточными ритмами микробиологических процессов, зависящих от температурного режима почв, а также от фотосинтетической деятельности растений напочвенного покрова. Максимальные температуры поверхностного слоя почвы в лиственных насаждениях устанавливаются на 2—3 ч раньше, чем в хвойных; в березняках и осинниках около 15 ч, а в ельниках и сосняках — только к 17 ч, причем в ельниках наступление суточных максимумов происходит позднее, чем в сосняках.

Радиационный режим полога изучавшихся лиственных насаждений обусловливает более интенсивное развитие растений нижних ярусов и более раннее начало их фотосинтеза, что вместе с температурным режимом приводит к своеобразной динамике C_{CO_2} в лиственных насаждениях и определенному, отличному от хвойных, вертикальному распределению C_{CO_2}, т. е. характерному для каждого насаждения режиму углекислого газа.

Повышенные концентрации CO_2 в приземном слое березняков и осинников сохраняются до поздней осени. Определения состава воздуха лесных биогеоценозов в начале ноября показали, что в березняках C_{CO_2} составляет около 130 % концентрации CO_2 открытого места, в сосняке — 126 %, смешанном насаждении — 122 %, сосняке и ельнике — около 120 %. Только к концу ноября эти различия исчезают полностью. Полученные материалы позволяют сделать вывод, что режим углекислого газа тесно связан с составом насаждений, причем эта зависимость проявляется в течение всего вегетационного периода. В отдельные годы возможны отклонения в абсолютных значениях C_{CO_2}, но характер установленной закономерности сохраняется.

Наблюдения за содержанием CO_2 в более высоких слоях атмосферы растительного сообщества с разным составом, как уже отмечалось, показывают, что разница C_{CO_2} в них, как правило, не превышает точности измерений. Подобный вывод был сделан Митчерлихом и др. [364] при изучении содержания углекислого газа в смешанном насаждении и чистом ельнике.

Существование своеобразного режима CO_2 в приземном слое атмосферы биогеоценоза в зависимости от состава, типа леса, возраста и полноты связано в значительной мере с микробиологической активностью почв. Результаты исследований в сосновых насаждениях разных типов леса Ленинградской области показывают, что общее количество микроорганизмов в верхних горизонтах почвы сосняка кисличного составляют около 10 млрд. экземпляров в 1 г почвы, сосняке черничном — 7, долгомошном — 3,3, сосняке сфагновом — только 1,9 млрд. Коэффициенты биологической активности, определенные по методу Худякова, располагаются в соответствии с возрастающим увлажнением почв этих биогеоценозов

в следующем порядке: 3,82; 1,18; 1,02; 0,88; 0,88, т. е. коэффициент биологической активности в сосняках кисличных в 4,3 раза больше, чем в сосняках сфагновых. Интенсивность выделения CO_2 с поверхности почв зависит от коэффициента биологической активности почв, и в высокопроизводительных насаждениях в приземный слой атмосферы поступает больше углекислого газа при относительно однородных климатических условиях. То же относится и к лиственным насаждениям, коэффициент биологической активности почв которых в несколько раз выше, чем в хвойных.

В насаждениях с большей полнотой по сравнению с менее сомкнутыми ценозами, кроме усиления микробиологической активности почв, увеличивается роль дыхания корней в общем потоке CO_2 из почв. Малые коэффициенты турбулентной диффузии в при-

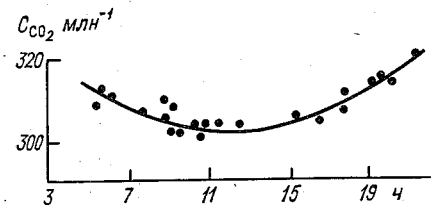


Рис. 2.11. Суточные изменения C_{CO_2} в пустынном сообществе в июне.

земном слое, характерные, как правило, для вечерних, ночных и ранних утренних часов, не обеспечивают нивелирования уровня C_{CO_2} в разных насаждениях, в связи с чем более высокие концентрации устанавливаются в тех биогеоценозах, где интенсивнее идет поступление CO_2 из почвы.

Изучение режима CO_2 в пустынных (брахантемово-реомюриевой с кустарниками остепненной пустыне), пустынно-степных (холодно-полынно-змеевиково-ковыльковой с караганой пустынной степи) и степных сообществах МНР и в юго-восточной части песчаной пустыни Каракумы с 1970 по 1979 г. показали [87, 91], что суточная динамика C_{CO_2} выражена значительно слабее, чем в агроэкосистемах и лесных биогеоценозах (рис. 2.11). В общем наблюдается традиционный суточный ход C_{CO_2} с максимумом в вечерние часы и минимумом в дневные. Градиентные измерения C_{CO_2} в пустынных и пустынно-степных сообществах свидетельствуют о том, что очень часто на всех уровнях C_{CO_2} различается мало (это обусловлено в общем низкой интенсивностью фотосинтеза растений и высокими коэффициентами турбулентной диффузии). Только в вечерние часы можно зафиксировать более высокие концентрации CO_2 на высоте 0,0 и 0,1 м. Наибольшие градиенты в слое 0,1—1,1 м при относительно безветренной погоде составляют 15—40 млн$^{-1}$.

2.2. Потоки CO_2 и продуктивность растительных сообществ

Определение интенсивности фотосинтеза целого растительного сообщества сопряжено со значительными трудностями и ошибками, возникающими не только в процессе получения материала одним

или несколькими из существующих методов, но главным образом при интерпретации материалов, характеризующих интенсивность одного листа (или растения) для всего фитоценоза. В связи с этим большой интерес представляют исследования фотосинтетической деятельности на основании обмена углекислым газом в растительном сообществе.

Баланс потоков углекислого газа в системе почва—растение—атмосфера может быть представлен в виде

$$F_a = R_к + R_л + R_м - P_б, \qquad (2.1)$$

где F_a — поток CO_2 над растительным сообществом, $R_к$ — дыхание корней, $R_л$ — дыхание стеблей и листьев, $R_м$ — выделение CO_2 в результате жизнедеятельности почвенных микроорганизмов, $P_б$ — общая (брутто) первичная продуктивность, обозначаемая для экосистем также как *GPP*. Углекислый газ, поступающий в почву от дыхания корней и почвенной фауны, а также разложения почвенной органики, частично выделяется с поверхности почвы (дыхание почвы):

$$R_к + R_м = F_п, \qquad (2.2)$$

где $F_п$ — поток CO_2 из почвы. Первичная нетто-продуктивность (*NPP*) или нетто-фотосинтез (*P*) могут быть рассчитаны из общей продуктивности с учетом трат органического вещества на дыхание корней и наземных органов:

$$P = P_б - R_л - R_к. \qquad (2.3)$$

Поскольку составляющие почвенного потока довольно сложно определяются по отдельности, а дыхание корней составляет меньшее значение по сравнению с результатом микробиологической активности, уравнение углекислотного баланса нередко представляют в виде

$$F_a = aF_п - P, \qquad (2.4)$$

где a — коэффициент, варьирующий от 0,7 до 0,95 в зависимости от типа почв, растительности и стадии развития растений.

Вертикальный поток углекислого газа в приземном слое воздуха, как и в любой консервативной субстанции, определяется механизмом турбулентной диффузии и может быть записан в виде

$$F_a = -\rho K\, dC/dz, \qquad (2.5)$$

где ρ — плотность углекислого газа, K — коэффициент турбулентной диффузии, dC/dz — вертикальный градиент объемной концентрации CO_2.

Такой подход к измерению турбулентных потоков углекислого газа предложен сравнительно давно [18, 19, 21, 303, 332, 366, 367] и в настоящее время широко используется при изучении естественных [459] растительных сообществ и агрофитоценозов для оценки их продуктивности (303, 367, 467).

Помимо исследования содержания CO_2 в атмосфере растительного сообщества и над ним, были сделаны попытки выявить роль отдельных источников углерода — почвенного потока и потока из свободной атмосферы — в процессе ассимиляции CO_2. Однако подавляющее большинство исследователей ограничивалось только изучением распределения C_{CO_2} в фитоценозе и не учитывало при этом интенсивности турбулентного обмена. Таким образом, решалась только одна сторона вопроса о снабжении углекислым газом растительного сообщества.

Губер [300, 301] представил необходимый для изучения продуктивности поток CO_2 как произведение градиентов C_{CO_2} на значение перемешивания. Эталоном интенсивности перемешивания воздуха служила скорость ветра. На основании измерений абсолютных значений C_{CO_2} на шести уровнях и соответствующих скоростей ветра автор получил значения, приблизительно пропорциональные потоку CO_2 из атмосферы. Почвенный поток в этих исследованиях не учитывался.

Первые непосредственные определения потока CO_2 были сделаны Иноуэ и др. [303] на пшеничном поле и рисовом питомнике. Анализ отобранных с нескольких уровней проб воздуха проводился в лаборатории, а коэффициент обмена рассчитывался по разности скоростей ветра на двух уровнях над посевом. Несколько позднее Леман [332] с помощью инфракрасного газоанализатора для последовательных измерений C_{CO_2} на нескольких уровнях оценил потоки CO_2 над полем кукурузы.

Длительные измерения турбулентных потоков CO_2 были проведены Монтисом в Ротамстеде [367] на поле сахарной свеклы, а также над злаковыми и бобовыми культурами, при этом для измерения перепадов C_{CO_2} был использован специальный градиентный газоанализатор. Отдельные сопоставления прироста исследованных растений с потоками CO_2 показали вполне хорошее соответствие между метеорологической оценкой углекислотного обмена и стандартными оценками прироста биомассы.

В первых работах по исследованию CO_2 газообмена растительных сообществ, как уже отмечалось, почвенный поток CO_2 либо не учитывался вовсе [301, 303, 332], либо оценивался из общих соображений. Позднее Монтис [367] исследовал интенсивность почвенного потока методом поглощения CO_2 раствором щелочи в емкости под установленным на почву колпаком. Отсчеты производились с интервалом в несколько суток, и выделение CO_2 из почвы принималось равным половине среднего суточного потока CO_2 из почвы. Полученные результаты показали, что почвенный поток не превышал 15—20 % общего количества углекислого газа, ассимилированного растениями в течение вегетационного периода.

В наших исследованиях замеры C_{CO_2} на разных уровнях растительных сообществ, о чем подробно было сказано в п. 2.1, и определения коэффициентов обмена в слое воздуха над растительным покровом и внутри него у поверхности почвы методом теплового баланса по стандартной методике [18] дали возможность рассчи-

тать атмосферные и почвенные потоки CO_2. Почвенные потоки определялись также путем протяжки воздуха через установленный на почву колпак и по стандартной методике, используемой в почвоведении для исследования дыхания почвы [116, 120]. Было установлено, что в сомкнутом растительном сообществе значения почвенных потоков, полученные по расчетам перепадов C_{CO_2} и коэффициентов обмена, на 20—30 % ниже, чем при измерениях протяжкой воздуха через колпак и поглощения CO_2 под колпаком. Источником расхождения, по-видимому, является погрешность определения коэффициента обмена внутри растительного покрова.

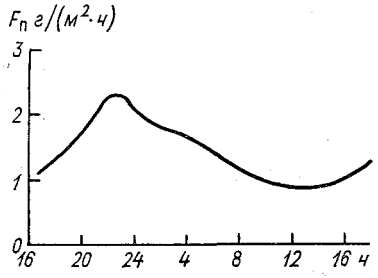


Рис. 2.12. Суточные изменения потока CO_2 из почвы ($F_п$). Поле озимой ржи, июнь—июль.

Изучение суточной динамики почвенного потока позволило установить его характерный минимум в дневные часы и увеличение в вечерние с максимумом в 21—23 ч (рис. 2.12). Такой ход интенсивности выделения CO_2 из почвы совпадает с ходом температуры в почве на глубинах 20—25 см. В период максимальной интенсивности почвенный поток увеличивается в 2—2,5 раза по сравнению с полуденными часами. Дневной поток (от 7 до 19 ч) составляет в период активной вегетации 30—40 % суммарного выделения CO_2 почвой.

Атмосферный поток CO_2 имеет также четко выраженную суточную динамику, противоположную по направленности динамике почвенного потока — максимальные значения приходятся на 12—15 ч. В отдельные дни в послеполуденные часы отмечено уменьшение атмосферного потока, что очевидно, обусловлено полуденной депрессией фотосинтеза (рис. 2.13).

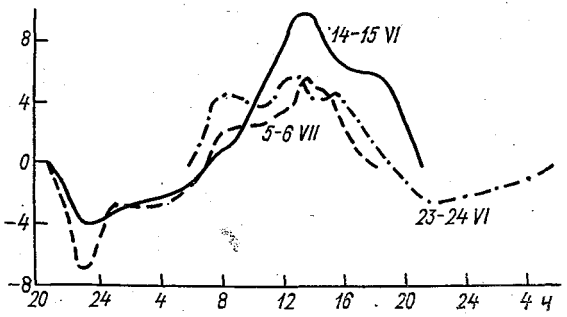


Рис. 2.13. Суточные изменения атмосферного потока CO_2 ($F_а$). Поле озимой ржи, июнь—июль.

Наиболее интенсивные дневные потоки CO_2 имеют место в период активного роста в агрофитоценозах и достигают 13—14 г $CO_2/(м^2 \cdot ч)$ (более 20 г $C/(м^2 \cdot сут)$), уменьшаясь к концу вегетационного сезона до 4—5 г $CO_2/(м^2 \cdot ч)$ или 4,5 г $C/(м^2 \cdot сут)$. Ночные максимальные абсолютные значения атмосферных потоков CO_2 приурочены к 22—23 ч и в отдельных случаях равны наибольшим значениям почвенного потока CO_2 в эти же часы (см. рис. 2.13). В ночные часы разность между атмосферным потоком и почвенным дает представление о поступлении CO_2 от дыхания наземных орга-

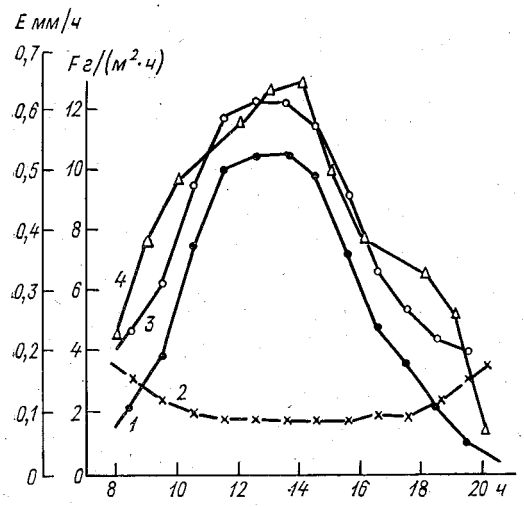


Рис. 2.14. Дневные изменения потоков CO_2 (F) и испарения (E) в агроэкосистеме. Поле озимой ржи, июнь.

1 — атмосферный поток, *2* — почвенный, *3* — суммарный, *4* — испарение.

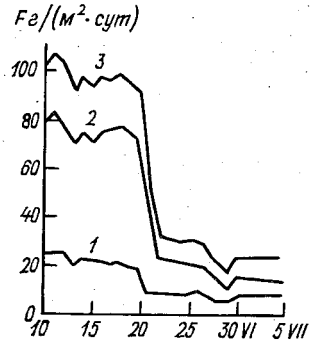


Рис. 2.15. Сезонные изменения дневных потоков CO_2 (F) с 7 до 19 ч в агроэкосистеме.

1 — почвенный поток, *2* — атмосферный, *3* — суммарный.

нов. В результате наших исследований было установлено, что в агрофитоценозах за вегетационный период ночное дыхание составляет от 10 до 50 % количества CO_2, ассимилированного посевом в течение светового дня, в период интенсивного роста — не более 10 %, а после его окончания — около 40—50 %.

Дневной ход суммарного потока CO_2 ($F_а+F_п$) аналогичен суточным изменениям атмосферного потока, однако более сглажен по сравнению с атмосферным в результате усиления почвенного потока в утренние и вечерние часы и испарения E (рис. 2.14). В течение вегетационного периода суммарный и атмосферный потоки максимальны в периоды, соответствующие наиболее интенсивному росту растений (рис. 2.15), при этом атмосферный поток составляет 65—80 % суммарного в течение светового дня. К началу фазы молочной спелости зерна суммарный поток уменьшается в 3—4 раза.

Соотношение почвенного и суммарного потоков также меняется в процессе онтогенетического развития от 10—25 % в период интенсивного роста до 40 %. Динамика эта объясняется, по-видимому, тем, что почвенный поток относительно стабилен, а суммарный (главным образом за счет изменений атмосферного потока) варьирует в зависимости от фаз роста и развития растений и метеорологических условий. Сравнение суточных суммарных потоков CO_2 с приростом биомассы, определенным за отдельные периоды, показывает, что полученные разными методами значения хорошо совпадают, коэффициент корреляции находится в пределах 0,8—0,95 (рис. 2.16). Однако таких исследований проведено еще крайне мало.

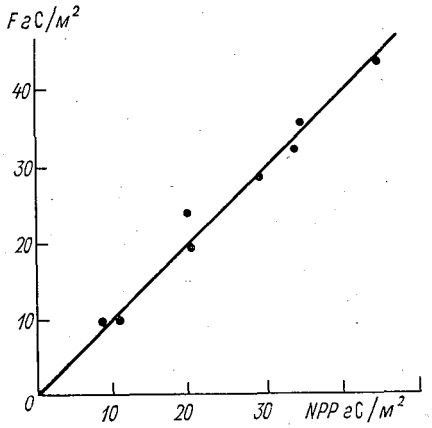


Рис. 2.16. Сопоставление суммарных потоков CO_2 (F) и первичной нетто-продуктивности (NPP) для агроэкосистем.

При исследовании дневных суммарных потоков не учитывается та часть углерода, которая расходуется на дыхание корней и ночное дыхание листьев и стеблей. В связи с этим для определения нетто-продуктивности сообщества необходимы физиологические наблюдения, определения интенсивности дыхания корней и их биомассы, а также интенсивности дыхания наземных органов в ночное время. Изучение интенсивности дыхания корней ржи, не отделенных от растения, абсорбционным методом (при помещении их в конические колбы с раствором щелочи на дне) показало, что в период активного роста она равняется в среднем за сутки около 2 мг CO_2/ч на 1 г сырой массы корней или с учетом их массы — 10 г CO_2/(м^2·ч). Это составляет около 10 % суммарного дневного потока CO_2 или 17—22 % суточного почвенного потока. С прекращением роста в высоту интенсивность дыхания корней обычно уменьшается на 12—15 % [304], однако повышение температуры почвы может компенсировать это уменьшение, обусловленное онтогенетическим развитием, и в наших опытах уровень дыхания корней практически не изменился. Поступление CO_2 от дыхания корней в общем почвенном потоке возрастает до 30 %, а в отдельных случаях — до 33—43 %, что вероятно связано с резким уменьшением

влажности почвы в эти периоды и снижением микробиологической активности.

Интенсивность дыхания листьев и стеблей ржи, определяемая колориметрическим методом, в ночные часы составляла 0,2—0,4 мг CO_2/ч на 1 г сырой массы (0,2—0,3 мг для стеблей и 0,3—0,4 мг для листьев), а с учетом их биомассы, в которой на долю стеблей приходится в 5,5 раза больше углерода по сравнению с листьями,— 1,8 г CO_2 (листья) и 6—9 г CO_2 (стебли) на 1 м^2 площади почвы или 7—11 % суммарного дневного потока CO_2.

По мере созревания колосьев площадь зеленых листьев уменьшается на 50 %, что приводит к снижению расхода органического вещества на их ночное дыхание до 0,8—1,0 г CO_2/м^2, т. е. почти в 2 раза. Постепенное пожелтение листьев приводит к уменьшению интенсивности дыхания, а через 6—8 сут после начала пожелтения к полному прекращению дыхания. С учетом увеличивающейся со временем массы стеблей на ночное дыхание наземных органов в среднем ежесуточно теряется около 10 г CO_2 с 1 м^2 посева, что составляет 15—30 % суммарного дневного потока углекислого газа.

Эти значения хорошо совпадают с результатами, полученными по разности атмосферного и почвенного потоков CO_2 в ночное время, о чем было сказано выше.

Сопоставление суммарных дневных потоков CO_2 при учете суточного дыхания корней и наземной части посева в ночные часы с приростом сухого вещества, определенного экспериментально по стандартной методике (табл. 2.3), показывает, что полученные значения достаточно хорошо согласуются между собой. Различия в основном составляют ±10 % прироста, что свидетельствует о ши-

Таблица 2.3

Сравнения количества CO_2 (г С/м^2), ассимилированного агрофитоценозами, с приростом фитомассы

	Озимая рожь, Ленинградская область						Озимая пшеница, Таджикистан		
	Июнь			Июль			Апрель—май		
	10—20	20—25	25—30	1—5	5—10	20—25	25—7	7—13	13—18
Дневной поток CO_2									
атмосферный	213	39	23	12	8,5	52	67	124	55
почвенный	56	15	11	6	4	9	23	18	9
суммарный	269	54	34	19	12,5	61	90	142	64
Суточное дыхание корней	28	14	12	6,0	5	7	9	14	14
Ночное дыхание листьев и стеблей	24	16,5	13,5	7,0	3,5	7	9	14	9
Нетто-ассимиляция	217	23,5	8,5	6,0	3,9	47	72	124	41
Прирост сухого вещества	226	20,3	8,5	6,0	4,0	43	79	127	40
Разность	—9	+3,2	0	0	—0,1	4	7	3	1
% прироста	—4	+15,7	0	0	—2,5	+9	—8,8	—2,3	+2,5

роких возможностях использования аэродинамического метода для определения ассимиляционной деятельности растительных сообществ. Следует отметить, однако, что в несомкнутых экосистемах, например сухостепных или пустынных, а также агроэкосистемах на начальной стадии их формирования, характеризующейся большой неоднородностью биометрического материала (фазы кущения и выхода в трубку), могут возникнуть значительные погрешности в определении градиентов C_{CO_2} и в результате этого потоков CO_2.

2.3. Баланс углерода в растительных сообществах

Нетто-поток углерода между атмосферой и экосистемами определяется балансом между общим фотосинтезом, или общей первичной продуктивностью экосистемы (GPP), и общим ее дыханием (R). Соотношение между GPP и R может быть выражено уравнением

$$NEP = GPP - R, \tag{2.6}$$

где NEP — чистая (нетто) продуктивность экосистемы.
Поскольку

$$R = R_A + R_H, \tag{2.7}$$

где R_A — дыхание автотрофов, а R_H — дыхание гетеротрофов, включая животных и микроорганизмы, а

$$GPP - R_A = NPP, \tag{2.8}$$

где NPP — первичная нетто-продуктивность, то NEP может быть представлена как разность между чистой первичной продуктивностью и дыханием гетеротрофов в экосистеме:

$$NEP = NPP - R_H. \tag{2.9}$$

NEP является очень важной характеристикой экосистемы, так как именно на основании этой величины можно определить характер функционирования экосистемы (например, доминируют ли в ней процессы синтеза или деструкции) за дискретный или длительный интервал времени. Кроме того, возможно установить также количественные соотношения в углеродном обмене между отдельными экосистемами и атмосферой. Совершенно очевидно, что, если фотосинтетическая ассимиляция (NPP) больше трат на общее дыхание (R_H), то в экосистеме идет накопление углерода и с биологических позиций баланс в ней положителен. Следует отметить, однако, что существует очевидное несоответствие в представлениях о знаке NEP в общепринятом биологическом и геофизическом смысле. Поскольку практически единственным источником углерода при фотосинтезе является CO_2 атмосферы, то функционирование экосистемы, накапливающей углерод, свидетельствует о нетто-поглощении С из атмосферы (или нетто-стоке), т. е. в терминах атмосферы

величина *NEP* должна иметь отрицательный знак. Вероятно, существующее несоответствие можно было бы устранить, придав алгебраический смысл составляющим баланса углерода в экосистеме, т. е. *NPP* (в оптимальных условиях) должна быть отрицательной величиной, а R_H — положительной. Однако в укоренившиеся в общей биологии и лесоводстве понятия «отрицательная продуктивность» или «отрицательный прирост» вкладывается совсем иной смысл, и, вероятно, попытка идентифицировать понятия и внести ясность не всегда может привести к желаемому результату. В данной работе при рассмотрении баланса углерода в эко-

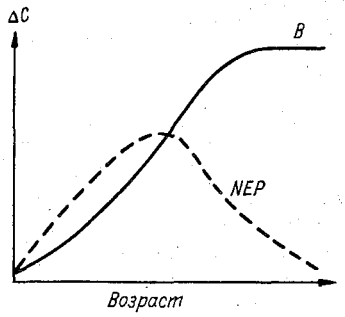


Рис. 2.17. Изменения первичной нетто-продуктивности (*NEP*) и биомассы (*B*) с увеличением возраста экосистемы.

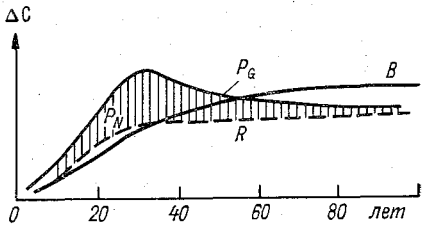


Рис. 2.18. Изменения продуктивности при развитии лесной экосистемы. По [384].

P_G — общая продуктивность, P_N — нетто-продуктивность, R — полное дыхание экосистемы, B — общая биомасса.

системе мы придерживаемся общепринятых биологических позиций; при этом не следует забывать, что при положительном балансе экосистема является нетто-стоком углерода в атмосферу, а при отрицательном — нетто-источником. Термины «нетто-сток» и «нетто-источник», являющиеся дословным переводом с английского языка (net sink and net source) и соответствующие нетто-поглощению углерода из атмосферы и его нетто-поступлению, в настоящее время получили широкое распространение в литературе, поэтому нет достаточно веских причин для того, чтобы от них отказываться.

Сравнительно давно [384] высказывалось предположение, что в долговременном растительном сообществе должна наблюдаться динамика *NEP*, обусловленная возрастом и происходящими при этом в экосистеме изменениями. В начале периода сукцессии *NEP* равна нулю, затем она увеличивается и достигает максимума в так называемой продуктивной фазе, а затем снова уменьшается и возвращается к нулю в стабильном (климаксном) состоянии сообщества (рис. 2.17). В стабильном сообществе вся общая первичная продукция расходуется на автотрофное и гетеротрофное дыхание и *NEP* крайне мала. Однако экспериментальных подтверждений этому практически нет, и схемы развития экосистем носят скорее гипотетический характер (рис. 2.18). Имеющиеся данные, обоб-

Таблица 2.4

Баланс углерода (г С/(м²·год)) в некоторых естественных сообществах

	Общая биомасса	GPP	NPP	R_A	R_H	R	NEP	R_A/GPP	NPP/GPP	R_A/NPP	R_H/R_A	NEP/GPP	NEP/NPP
Смешанный листопадный лес. Теннесси, США [289]	8 760	2162	726	1436	670	2106	56	0,66	0,34	1,98	0,47	0,03	0,07
Основные плантации секвойи, Каролина, США [316]	7 062	4124	2056	2068	694	2762	1362	0,50	0,50	1,00	0,34	0,33	0,66
Смешанный дубово-сосновый лес, Нью-Йорк [486]	5 096	1231	542	690	282	966	265	0,56	0,44	1,27	0,41	0,22	0,49
Субальпийский хвойный лес, Япония [319]	15 905	1910	535	1375	331	1706	204	0,72	0,28	2,57	0,24	0,11	0,38
Старые леса дугласии, Орегон, США [281]	41 899	8044	544	7500	378	7878	166	0,93	0,07	13,79	0,05	0,02	0,30
Дубовые леса, Англия [428]	7 466	2330	1918	1412	564	1976	354	0,61	0,39	1,54	0,40	0,15	0,18
Смешанные листопадные леса, Нью-Хэмпшир, США [478]	8 085	1274	564	700	356	1056	218	0,55	0,44	1,24	0,51	0,17	0,37
Прерии [185]	—	641	423	218	294	512	129	0,34	0,66	0,52	1,34	0,21	0,60
Тундра [411]	—	240	120	120	108	228	12	0,5	0,50	1,0	0,9	0,05	0,10

щенные в табл. 2.4, показывают, что во всех лесных, степных и тундровых сообществах значения *NEP* положительны. Вполне естественно, что на основании этих результатов довольно сложно получить общие представления о функционировании наземных экосистем. Кроме того, некоторые значения *NEP* представляются чрезмерно высокими (см., например, [316]). Ориентируясь на них, можно прийти к выводу о том, что примерно 35 % (и до 70 %) чистой первичной продукции накапливается в экосистемах (см. табл. 2.4), т. е. не менее $20 \cdot 10^{15}$ гС/год в глобальном масштабе, и это свидетельствует о том, что континентальная биота является мощным нетто-стоком углерода из атмосферы. Подобный вывод едва ли соответствует современным представлениям о роли континентальной биоты в глобальном углеродном цикле.

Применение аэродинамического метода к исследованию углеродного баланса в экосистемах дает возможность определить не только общую и нетто-ассимиляцию CO_2, но и изучить и другие составляющие баланса углерода. Полученные аэродинамическим методом значения нетто-ассимиляции, как уже было сказано, были сопоставлены с результатами определений прироста растительной биомассы, и было установлено, что соответствие рассчитанных по потокам CO_2 значений и экспериментальных данных о продуктивности вполне удовлетворительно. К сожалению, это не относится к пустынным сообществам, где малые градиенты C_{CO_2}, обусловленные низкой фотосинтетической активностью и слабой сомкнутостью растительности, приводят к большим погрешностям в определении атмосферного и почвенного потоков и поэтому балансовые наблюдения можно проводить только в отдельные дни (табл. 2.5).

Анализ составляющих баланса углерода показывает, что дневной атмосферный поток углекислого газа в среднем на 10—20 %

Таблица 2.5

Баланс углерода в пустынном сообществе (брахантемово-реомюриевая с караганой остепненная пустыня)

	Поток углерода		
	г С/(м²·сут)	% *NPP*	% *GPP*
Дневной поток CO_2			
атмосферный	0,75	125	
почвенный	0,15	25	
суммарный	0,90	150	
Дыхание корней	0,18	30	
Ночное дыхание наземных органов	0,12	20	
Нетто-ассимиляции CO_2(*NPP*)	0,60	100	48
Дневное дыхание наземных органов	0,35		27
Общая продуктивность (GPP)	1,25		100
Суточный почвенный поток	0,58		
NEP	0,02		
Отношение *GPP*/*NPP*	2,1		
NEP/*NPP*	0,03		

выше нетто-ассимиляции CO_2 растительным сообществом, причем в период наиболее интенсивного роста он несколько ниже или равен нетто-ассимиляции, а с прекращением роста превышение может составлять около 50 % (табл. 2.6—2.8).

Таблица 2.6

Баланс углерода в агроэкосистемах

	Поток углерода							
	Ржаное поле				Пшеница			
	г C/(м²·сут)	% от $F_a + F'_п$	% *NPP*	% *GPP*	г C/(м²·сут)	% от $F_a + F_п$	% *NPP*	% *GPP*
Дневной поток CO_2								
атмосферный	13,7	77	109		9,9	77	109	
почвенный	4,1	23	33		3,0	23	32	
суммарный	17,8	100	142		12,9	100	141	
Суточный почвенный поток	11,8		87		8,9		98	
Дыхание корней	2,7	15	22	11,7	2,0	16	22	12,0
Ночное дыхание наземных органов	2,5	14	20	10,8	1,8	14	19	10,7
Нетто-ассимиляция CO_2 (*NPP*)	12,6	71	100	55	9,1	71	100	54,0
Прирост	12,7				9,0			
Дневное дыхание наземных органов	5,2			22,5	3,9			23,3
Общая продуктивность (*GPP*)	23,1			100	16,8			100
GPP/NPP	1,8				1,8			
NEP	0,6				0,2			
NEP/NPP	0,05				0,02			

Удельная масса дневного почвенного потока CO_2 в среднем равна 20—30 % суммарного дневного потока и 33 % нетто-ассимиляции в агроэкосистемах и около 50 % в лесных сообществах. В общем же дневной поток углекислого газа из почвы составляет только 30 % суточного почвенного потока. Эти данные подтверждают результаты сделанных ранее расчетов [20], показывающих, что почвенный поток играет значительно меньшую роль в снабжении углеродом растительного сообщества по сравнению с атмосферным потоком.

Траты органического вещества на дыхание корней не превышают в среднем 15 % суммарного дневного потока CO_2 (15 % в агрофитоценозе и 22—24 % в лесу), причем в период интенсивного роста они составляют 9—11 %, а к концу вегетации — 30—40 %. Это не превышает 25 % суммарного суточного потока CO_2 из почвы, что соответствует данным почвоведов, согласно которым доля дыхания корней находится в пределах 15—20 % (максимально 30 %)

Таблица 2.7

Баланс углерода в спелых сосновых насаждениях

	Pinetum oxalidosum			*P. sphagnosum*		
	т С/(га·год)	% *NPP*	% *GPP*	т С/(га·год)	% *NPP*	% *GPP*
Дневной поток CO_2						
атмосферный	5,8	116		2,1	123	
почвенный	2,4	48		0,9	53	
суммарный	8,2	164		3,0	176	
Суточный почвенный поток	6,0	110		2,7	158	
Дыхание корней	1,2	24	12	0,6	35	
Дыхание наземных органов	3,8	76	38	1,1	65	
Нетто-продуктивность (*NPP*)	5,0	100	50	1,7	100	50
Общая продуктивность (*GPP*)	10,0		100	3,4		100
GPP/NPP	2,0			1,8		
NEP/NPP	0,004			—0,024		
NEP/GPP	0,002			—0,012		

Таблица 2.8

Баланс углерода в сосняках черничных разного возраста

	Pinetum myrtillosum (95 лет)			*P. myrtillosum* (30 лет)		
	т С/(га·год)	% *NPP*	% *GPP*	т С/(га·год)	% *NPP*	% *GPP*
Дневной поток CO_2						
атмосферный	3,0	120		4,3	108	
почвенный	1,3	52		1,6	40	
суммарный	4,3	172		5,9	147	
Суточный почвенный поток	3,5	150		4,2	105	
Дыхание корней	0,9	36		1,0	25	
Ночное дыхание наземных органов	0,9	36		0,9	22	
Дневное дыхание	0,9	36		1,3	32	
Нетто-продуктивность (*NPP*)	2,5	100	48	4,0	100	55
Общая продуктивность (*GPP*)	5,2		100	7,2		100
GPP/NPP	2,1			1,8		
NEP	0,1			0,8		
NEP/NPP	0,04			0,2		
NEP/GPP	0,02			0,11		

общего количества CO_2, продуцируемого почвой [119, 120, 440]. Возрастание роли дыхания корней с прекращением роста наземной массы в агроэкосистемах (при наблюдающемся снижении интенсивности дыхания листьев и стеблей) обусловлено в некоторых случаях уменьшением микробиологической активности почв в результате повышенной сухости. Следует отметить при этом, что измерения интенсивности дыхания корней (в том числе и корней, не отделенных от растения) современными эколого-физиологическими методами характеризуются большими погрешностями, которые увеличиваются при пересчете экспериментальных данных об интенсивности дыхания отдельных корней на их общую биомассу. Необходимо, очевидно, искать другие подходы к определению этого параметра.

Расход органического вещества на ночное дыхание наземных органов, определенный по разности атмосферного и почвенного потоков в ночное время, как показывают измерения, составляет 20 % нетто-ассимиляции, причем значение этой компоненты изменяется от 7—11 % в период активного роста до 15—40 % к концу вегетации.

Общие потери на дыхание корней и ночное дыхание наземных органов в разных сообществах изменяются от 40 до 70 % нетто-ассимиляции CO_2. Значения этих потерь варьируют также на разных стадиях развития растений, что особенно хорошо видно на примере агрофитоценозов: в период активного роста растений траты на дыхание составляют 25 %, а в конце вегетационного периода в 3 раза превышают нетто-ассимиляцию CO_2.

Как показывает анализ баланса углерода, от типа растительных сообществ зависят распределение и соотношение других его составляющих. Так, наиболее продуктивные лесные сообщества характеризуются большим участием почвенных потоков CO_2 в ассимиляции углекислоты, а в малопродуктивных его доля не превышает 25 %.

Учитывая, что дневной почвенный поток составляет только 30 % суммарного почвенного потока, общее поступление CO_2 из почвы по величине приблизительно равно значению нетто-ассимиляции CO_2 растительного сообщества. Однако совершенно очевидно, что ночной поток CO_2 не может быть использован для фотосинтеза и служит лишь для пополнения запасов углекислого газа атмосферы.

В дневные часы первостепенное значение для ассимиляции имеют атмосферные потоки CO_2, которые составляют в период интенсивного роста около 80 % суммарного потока CO_2 (110—120 % нетто-ассимиляции). Наименьшую роль почвенные потоки играют в ассимиляции пустынных сообществ, наибольшую — в лесных биогеоценозах (более 50 %), что объясняется, по-видимому, сложностью их структуры и флористического состава.

Расходы органического вещества на ночное дыхание наземных органов составляют от 7 до 40 % на разных этапах развития сообщества, но в лесных биогеоценозах они постоянно выше. Траты на дыхание корней также наиболее велики в лесных и весьма

значительны в пустынных сообществах (30 % нетто-ассимиляции), где подземная биомасса намного превышает наземную.

Изучение составляющих углеродного баланса в экосистемах дает возможность определить величину *NEP* и установить характер взаимодействия экосистем с атмосферой. В агроэкосистемах (см. табл. 2.6) *NEP* имеет малые положительные значения (2—5 % *NPP*), и по мере роста посева удается проследить ее динамику. В настоящее время детальных исследований составляющих углеродного баланса, даже агроэкосистем, явно недостаточно. Л. Рыжковский [426] при изучении двух агроэкосистем установил отрицательные значения *NEP* для ржаного поля (—111 г С/(м^2·год)). При этом им было несколько модифицировано уравнение (2.9):

$$NEP = NPP - R_H + PI - PO, \qquad (2.10)$$

где *PI* — частичное поступление углерода, *PO* — частичное его уменьшение. Добавление членов уравнения было сделано для того, чтобы учесть углерод (*PI*), внесенный с удобрениями (и остающийся в почве с частью урожая), и его вынос из экосистемы (*PO*) при уборке урожая. На картофельном поле положительные значения *NEP* обусловлены исключительно дополнительным поступлением углерода, без которого величина *NEP* имела бы отрицательное значение (—160 г С/(м^2·год)).

Есть основания полагать, что отрицательные значения *NEP* характерны для многих агроэкосистем. В сообществах не происходит накопления углерода из года в год, и поэтому трансформация естественных сообществ в искусственные и культивация почв являются причиной изменений и содержания органического углерода почв. Исследования углеродного баланса показывают, что для уменьшения потерь агробиологические мероприятия должны быть направлены на то, чтобы при высокой *NPP* значение *NEP* было положительным. Проблема эта чрезвычайно сложна, поскольку аккумуляция части *NPP*, желательная для повышения продуктивности на продолжительный период времени, может иметь отрицательные последствия для урожая зерна в дискретный период. В частности, обогащение углеродом бедных другими элементами питания субстратов приводит к мобилизации минеральных элементов за счет усиления микробиологической активности на ранних стадиях разложения растительных остатков. Подобное явление может изменить количество доступных элементов питания, необходимых для роста растений.

Пустынные экосистемы характеризуются малыми положительными значениями *NEP* (примерно 3 % *NPP*). В этих экосистемах в отдельные годы с изменением количества осадков значения прироста могут также колебаться в широком диапазоне. Однако, как показывают многолетние исследования, в общем аккумуляция углерода в них мала и они не служат основным нетто-стоком углерода из атмосферы.

Изучение баланса углерода в лесных экосистемах показало (см. табл. 2.7, 2.8), что все спелые насаждения (сосняки возрастом

100—120 лет) независимо от типа леса характеризуются очень низкими положительными или отрицательными значениями *NEP* (от —2 до 0,4 % *NPP*). В этих насаждениях гетеротрофное дыхание по величине практически равно первичной нетто-продуктивности и они не являются нетто-источником или нетто-стоком углерода из атмосферы.

В молодых сосновых насаждениях *NEP* составляет 20 % *NPP*, что в 5 раз превышает ее значение, полученное в насаждениях такого типа леса, но более зрелого (см. табл. 2.8). Это свидетельствует о том, что аккумуляция углерода в молодых биогеоценозах происходит главным образом в наземной фитомассе. Такие экосистемы следует рассматривать как нетто-сток углерода из атмосферы.

Исследование нетто-продуктивности разных экосистем, как следует из вышеизложенного, представляет значительный интерес как с экологической точки зрения, так и при изучении изменений концентрации CO_2 в атмосфере. Поскольку *NEP* является показателем накопления углерода в экосистеме, то по динамике этой величины можно судить и о накоплении биомассы, и о стабильности экосистемы (в естественных ценозах — о степени приближения к климаксному состоянию). Корреляция между *NEP* и первичной нетто-продуктивностью вовсе не обязательна. При высоких значениях *NPP* достаточно часто *NEP* может характеризоваться значениями, близкими к нулю, как это наблюдается в агроэкосистемах или тропических лесах, где автотрофное и гетеротрофное дыхание очень интенсивно.

Рассматривая *NEP* с геофизических позиций, можно установить характер обмена углекислым газом между экосистемами и атмосферой. Очевидно, именно абсолютные значения *NEP* и их сезонная динамика должны определять и сезонные изменения C_{CO_2} в атмосфере.

2.4. Сезонная динамика *NEP* и амплитуда сезонных изменений C_{CO_2} в атмосфере

Сезонная динамика *NEP* была изучена в сосновом насаждении (сосняке черничном II класса бонитета с полнотой 0,74, возраст 80 лет) Ленинградской области. Нетто-продуктивность определялась двумя методами — аэродинамическим и на основании данных об интенсивности фотосинтеза хвои разных лет, полученных в течение вегетационного периода. Результаты исследований показывают четкий сезонный ход как для процессов нетто-ассимиляции углерода, так и дыхания (рис. 2.19). Следует отметить, однако, что продолжительность ассимиляционного периода значительно меньше, в то время как дыхание продолжается с разной интенсивностью весь год.

Суммарная кривая (*NEP*) также имеет явно выраженную сезонную динамику. Максимальные значения *NEP* совпадают по

времени с наиболее интенсивной фотосинтетической деятельностью и дыханием (рис. 2.19). Пересечение кривой, описывающей сезонную динамику *NEP*, с осью абсцисс по времени не совпадает с началом и концом фотосинтетической деятельности. Это означает, что период накопления углерода в экосистеме (положительные значения *NEP*) значительно короче (на 2—2,5 мес), чем период фотосинтетической активности. Сезонные измерения C_{CO_2} над этим растительным сообществом (рис. 2.19) обнаруживают синхронность в динамике C_{CO_2} и *NEP*. Совершенно очевидно, что причиной изменений C_{CO_2} в атмосфере над древостоем является сезонная динамика *NEP*. Можно ожидать, что при ее отсутствии колебания C_{CO_2} в атмосфере также не будут выражены.

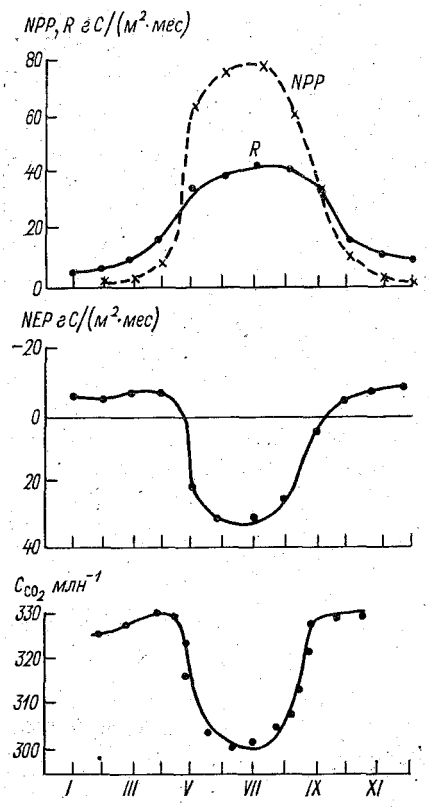


Рис. 2.19. Сезонные изменения первичной нетто-продуктивности (*NPP*), дыхания (*R*), первичной нетто-продуктивности экосистем (*NEP*) и C_{CO_2} над кронами в сосняке черничном (80 лет, III класс бонитета, полнота 0,7).

Сезонность *NEP* определяется главным образом климатическими условиями. В северных и умеренных широтах с температурными изменениями связано существование так называемого метаболизма с паузой, когда весенне-летний период активного роста сменяется относительным покоем. В тропическом дождевом лесу в целом периодичность не выражена. Отдельные виды проявляют заметную ритмику в росте и развитии, но длительность ритмов не совпадает в разных случаях (от 3—4 до 9—12 мес) и можно говорить только о видовой периодичности.

Изменения C_{CO_2} в течение года, индуцированные деятельностью биоты, охватывают обширные слои атмосферы, что находит свое отражение в результатах измерений C_{CO_2}, осуществляемых на станциях глобального мониторинга. Изучение скоростей обмена кислородом и углекислым газом в системе океан—атмосфера показало, что интенсивность обмена между атмосферой и биотой значительно выше, чем между атмосферой и океаном. В связи с этим сезонные колебания интенсивности обмена углекислым газом

между атмосферой и океаном мало сказываются на годовом ходе C_{CO_2} [27].

Постоянные наблюдения за C_{CO_2} были начаты в конце 50-х годов по программе Международного геофизического года на четырех фоновых станциях: м. Барроу (Аляска), Мауна-Лоа, Южный полюс и Самоа. В 1968 г. для изучения пространственно-временной изменчивости C_{CO_2} число станций увеличилось до 6, а к 1982 г. достигло 23. При этом используется метод отбора проб воздуха в стеклянные кюветы для последующего их анализа в лаборатории геофизического мониторинга в Боулдере (Колорадо). Тщательная коррекция методики, сравнение полученных на ее основе данных измерений с результатами непрерывных наблюдений за C_{CO_2}

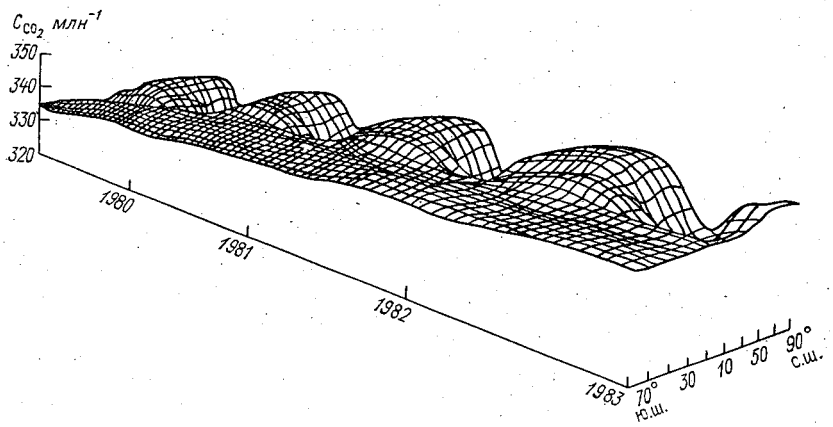


Рис. 2.20. Пространственно-временное распределение C_{CO_2} по данным станций глобального мониторинга Национального управления по исследованию океана и атмосферы США. По [266, 324].

на м. Барроу, Мауна-Лоа и Самоа дает возможность в настоящее время иметь надежные данные о широтном распределении C_{CO_2} и ее сезонной динамике. Среднегодовые максимальные значения C_{CO_2} установлены севернее 70° с. ш., второй максимум обнаружен на 5—10° с. ш., что, возможно, обусловлено экваториальным источником Тихого океана. Минимальные значения C_{CO_2} обнаруживаются примерно на 55° с. ш. Различия в C_{CO_2} между Северным и Южным полюсами обычно не превышают 2,9 млн$^{-1}$ и только в 1976 и 1982 гг. достигали 3,5 млн$^{-1}$. В общем южное полушарие характеризуется стабильным распределением CO_2 из-за отсутствия сезонности биосферных источников и сильного атмосферного перемешивания.

Максимальные значения C_{CO_2} в течение года в северном полушарии обычно наблюдаются в апреле — начале мая, минимальные — в конце августа—сентябре. На фоне незначительных сезонных изменений C_{CO_2} в южном полушарии в сентябре—октябре обнаруживаются максимальные значения C_{CO_2}, а в феврале—марте — минимальные (рис. 2.20). Амплитуды сезонных колебаний C_{CO_2}

(ΔP_a) отчетливо выражены только в северном полушарии. Максимальные значения обнаружены на станции Голд-Бей, Аляска (16,5 млн$^{-1}$), в зоне расположения обширных бореальных лесов Северной Америки и Евразии. На станции Мауна-Лоа амплитуда составляет 6,56 млн$^{-1}$, а в южном полушарии значения ΔP_a крайне малы, например на станции Самоа они не превышают 1,4 млн$^{-1}$, при этом годовой цикл C_{CO_2} практически не выражен. Наблюдаемый минимум ΔP_a на 40° ю. ш. (со вторичным небольшим максимумом вблизи станции Палмер, расположенной на 64°92′ ю. ш., 64° з. д.), возможно, обусловлен сезонными изменениями C_{CO_2} в северном полушарии, а также сезонными изменениями температуры и скорости ветра. Дополнительную роль может играть также апвеллинг богатых углекислым газом вод у берегов Антарктиды с сезонным увеличением и уменьшением антарктического ледникового шельфа. Поскольку ни один из источников или стоков не доминирует, интерпретация полученных результатов в настоящее время затруднена [266, 324].

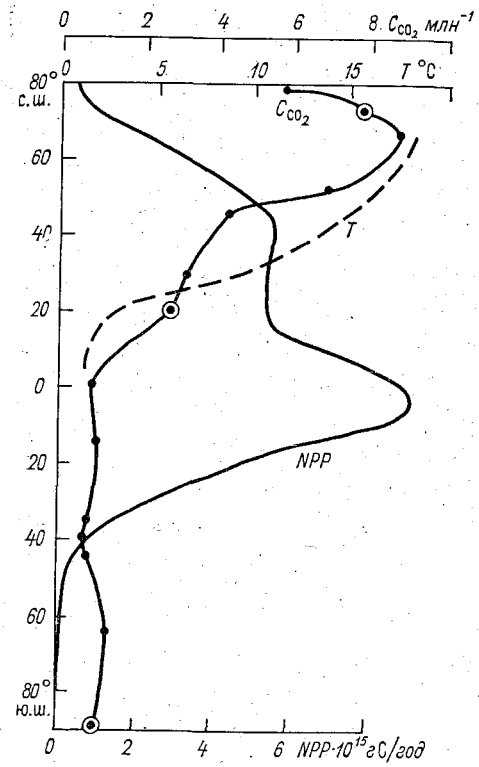


Рис. 2.21. Широтное распределение сезонных амплитуд C_{CO_2}, *NPP* и приземной температуры воздуха над континентами (*T*).

Как показывает анализ, широтное распределение абсолютных значений ΔP_a в северном полушарии коррелирует с числом дней с температурой воздуха выше 5 °С и амплитудой среднегодовой температуры над континентами (рис. 2.21). В общем заметные изменения в годовом цикле C_{CO_2} проявляются только в областях расположения основных фотосинтезирующих массивов. Однако амплитуда C_{CO_2} не коррелирует с первичной нетто-продуктивностью. В экваториальных широтах, где находятся тропические леса с их высокой *NPP*, амплитуды C_{CO_2} малы (см. рис. 2.21). Приведенные ранее результаты анализа сезонной динамики *NEP* помогают объяснить это явление. Есть все основания утверждать, что значение ΔP_a хорошо отражает сезонный ход *NEP*.

Данные о широтном распределении ΔP_a на 6 станциях и двумерная модель глобальной атмосферной циркуляции дают возможность получить зональные и среднегодовые потоки CO_2 с поверхности [398]. Сделанные по этой модели расчеты (рис. 2.22) показывают пространственную и временную динамику *NEP*. Совершенно очевидно, что подобные данные следует рассматривать только как ориентировочные, поскольку модель не учитывает мно-

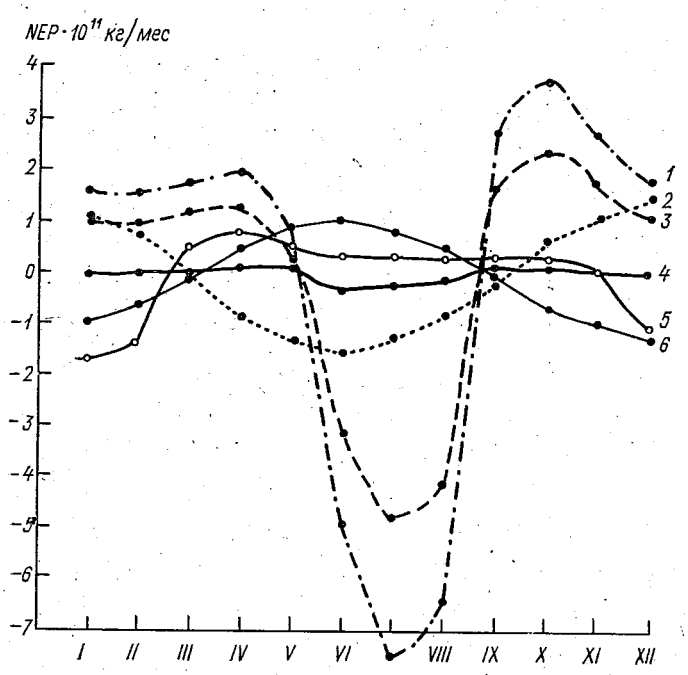


Рис. 2.22. Пространственно-временная динамика *NEP*, рассчитанная по модели [397].

1) 30—50° с. ш., *2*) 10—30° с. ш., *3*) 50—70° с. ш., *4*) 70—90° с. ш., *5*) 30—50° ю. ш., *6*) 10—30° ю. ш.

гих важных факторов, и некоторые данные, в частности установление значительных сезонных изменений *NEP* в тропических широтах, нуждаются в серьезной проверке.

Появление косвенных методов оценки продуктивности, безусловно, вызывает интерес, поскольку с их помощью возникает возможность определить продуктивность как в региональном, так и в зональном и глобальном масштабе. Как было показано в этой главе, использование данных о физике пограничного слоя воздуха и учет сведений о турбулентном обмене явились основой для разработки метода количественной оценки потоков углекислого газа в экосистемах. Применение этого метода сделало возможным

получение данных о продуктивности и балансе углерода в экосистемах, что позволяет лучше представить основные черты энерго- и массообмена растений с окружающей средой.

Глава 3
ГЛОБАЛЬНЫЕ ОЦЕНКИ ПРОДУКТИВНОСТИ И БИОМАССЫ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ

3.1. Глобальные оценки первичной нетто-продуктивности и ее распределение

Одним из наиболее важных показателей природных сообществ является их продуктивность. Термины «продуктивность» и «продукция» (при этом всегда подразумевается продукция органического вещества за определенный интервал времени) несут одинаковую смысловую нагрузку и в равной степени используются в современной экологической литературе, хотя некоторые специалисты склонны отдавать предпочтение последнему (Работнов, 1980). Первичная продуктивность, под которой понимают скорость синтеза органического вещества фотоавтотрофами при аккумуляции ими солнечной энергии, является, очевидно, основной поскольку от продуктивности фотоавтотрофов (продуцентов) зависит функционирование всей экосистемы. Первичная нетто-продуктивность или первичная чистая продуктивность (*NPP*), по сути дела, дает представление об увеличении фитомассы (приросте, урожае), и этот показатель значительно чаще используется для сравнения продуктивности отдельных видов растений, экосистем и биомов, чем общая (брутто) первичная продуктивность (*GPP*), которая учитывает расход органического вещества на дыхание автотрофных организмов. Определение глобальных и локальных значений *NPP* необходимо также при изучении составляющих углеродного цикла, так как *NPP* является показателем скорости обмена углекислым газом биоты с атмосферой.

Представления о значении *NPP* могут быть получены при экспериментальном определении интенсивности фотосинтеза методами, основанными на учете газообмена (количества поглощенного CO_2 или выделенного кислорода).

Истинной характеристикой количественных изменений массы углерода в экосистеме (в том числе и изменения фитомассы), как уже отмечалось в главе 2, является нетто-продуктивность экосистемы (*NEP*), которая представляет собой разность между *NPP* и деструкцией органического вещества при гетеротрофном дыхании всех компонент экосистемы. Исследования продуктивности были начаты очень давно. В 1972 г. Лит [338], пытаясь осветить историю изучения продуктивности, выделил три этапа, первый из ко-

торых охватывает период времени от Аристотеля до Либиха (от 350 г. до н. э. до 1850-х годов), второй — от Либиха до скоординированных исследований продуктивности по Международной биологической программе, т. е. с 1850 по 1960 г. и, наконец, третий — с 1960 г. по настоящее время.

Первые глобальные оценки *NPP* были основаны на очень малом экспериментальном материале, полученном в основном в лесных экосистемах. Так, данные Эбермайера [239] относятся к высокопроизводительным буковым, сосновым и еловым насаждениям центральной Европы, прирост которых оценивался в 3—5 тС/(га××год). Эти данные были экстраполированы для лесов всего земного шара и получена глобальная оценка *NPP* — $24{,}5 \cdot 10^{12}$ кг С/год (табл. 3.1). Такой же подход в общем использовал и Шредер, ко-

Таблица 3.1

Глобальные оценки первичной нетто-продуктивности наземных экосистем

Источник	*NPP*		
	10^{12} кг сухого вещества в год	% С	10^{12} кг С/год
[239]			24,5
[381]			15,1
[257]			20,7
[375]			10,3
[69]			20,3
[9, 10]	172	45	77,4
[338, 339]	100	45	45
[477]	115	45	51,8
[475]	115	45	51,8
[67]	180	45	81,0
[71]	141	40	56,4
[340]	130	45	58,5
[180]		50	59,9
[389]	100—120	50	50—60
[11]	131	50	65
[246]		50	60,2
[391]			56,7—62,1

торый взял за основу производительность баварских лесов и оценил *NPP* лесов всей планеты в $11 \cdot 10^{12}$ кг С/год. Площадь лесов была определена в 43,6 млн. км^2, культурных растений — 27 млн. км^2, степей — 31 млн. км^2, пустынь — 47,3 млн. км^2. На основании указанного распределения площадей и дифференциации *NPP* в различных биомах, основанной скорее на общих соображениях, рассчитанное глобальное значение *NPP* составило $16{,}3 \cdot 10^{12}$ кг С/год. Несколько позднее Ноддак [381] использовал в своих расчетах те же площади, занимаемые биомами суши, и получил примерно такую же глобальную оценку *NPP* — $15{,}1 \cdot 10^{12}$ кг С/год, уменьшив, однако, значение *NPP* для лесов до $8{,}8 \cdot 10^{12}$ кг С/год и увеличив *NPP* для сельскохозяйственных растений и степей примерно на 20 % по сравнению с результатами Шредера ($6{,}2 \cdot 10^{12}$ кг С/год).

Еще через 20 лет Фогг [257] при получении глобальной оценки сделал попытку дифференцировать продуктивность лесов тропической и внетропической зон. Данные Овингтона, относящиеся к еловым и буковым лесам Англии с приростом 2,5—4,7 г С/га год, были экстраполированы на тропические лесные экосистемы, площадь которых оценивалась в 14,7 млн. км^2, а расчетный прирост — в 7 т С/(га·год). По Фоггу, *NPP* лесов оказалась на 40 % выше, чем по Шредеру, а глобальное значение *NPP* возросло до $20{,}7 \cdot 10^{12}$ кг С/год.

В сводке ФАО/ЮНЕСКО, опубликованной в 1955 г., было дано иное распределение площадей основных биомов суши. Прежде всего было показано, что площадь, занятая сельскохозяйственными культурами, вдвое меньше, чем предполагалось ранее (13,7 млн. км^2, а не 27 млн. км^2). Лесная площадь также оказалась меньше (39 млн. км^2) и значительно ниже первичная нетто-продуктивность лесов — $4 \cdot 10^{12}$ кг С/год, т. е. в 2,8—3,8 раза ниже, чем *NPP* по оценкам Шредера и Фогга соответственно.

Мюллер [375] также пришел к выводу, что данные Шредера, Ноддака, Фогга слишком высоки для характеристики ежегодной ассимиляции углекислого газа лесами. Используя для своих расчетов *NPP* лесных экосистем данные ФАО ($4 \cdot 10^{12}$ кг С/год), а для остальных биомов данные Ноддака, он получил глобальное значение *NPP*, равное $10{,}3 \cdot 10^{12}$ кг С/год, а *GPP* — $17{,}2 \cdot 10^{12}$ кг С/год, исходя из того, что *NPP* составляет около 60 % общей первичной продуктивности.

Дювиньо и Танг в своих оценках также основывались на распределении площадей биомов, приведенном в сводке ФАО, но сделали новые расчеты *NPP* лесов. При этом они высказали предположение, что имеющиеся данные несколько преувеличены, поскольку завышены площади, занятые высокопроизводительными лесами. Особенно к большим ошибкам, по мнению авторов, приводит экстраполяция данных, характеризующих *NPP* сомкнутых влажных тропических лесов, на всю лесную территорию тропиков, поскольку большие площади, в частности в тропической Африке, заняты редкостойными лесами с очень небольшим приростом (например, леса из брахистегии и изоберлинии). Тем не менее, оценив среднюю фиксацию углерода в 3 т С(га·год) для лесов разного типа, авторы рассчитали, что для всей лесной территории (40,6 млн. км^2) *NPP* составляет $12{,}2 \cdot 10^{12}$ кг С/год, что значительно выше значения, полученного Мюллером. Глобальное значение *NPP* ($20{,}3 \cdot 10^{12}$ кг С/год) практически не отличается от оценки Фогга. Анализ определений глобальных значений *NPP* до середины 70-х годов, в основу которых лег в общем весьма ограниченный эмпирический материал, показывает, что, во-первых, все оценки находятся в диапазоне $(16 \ldots 20) \cdot 10^{12}$ кг С/год (за исключением крайне низких оценок Мюллера) и, во-вторых, наиболее дискуссионным является значение *NPP* лесных экосистем, хотя все специалисты считают, что на долю лесов приходится большая часть глобальной *NPP* — от 54 % [69] до 74 % [257].

Возросшее число данных, полученных по Международной биологической программе, значительно расширило представления о продуктивности различных экосистем и позволило специалистам построить первые карты продуктивности [9, 146, 336]. Первые карты были сильно схематизированы и содержали существенные недостатки, однако способствовали появлению совершенно иных подходов к определению продуктивности, суть которых в общем сводится к установлению зависимости продуктивности от климати-

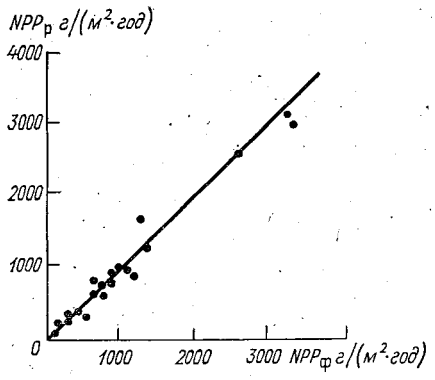


Рис. 3.1. Сопоставление расчетных ($NPP_р$) и фактических ($NPP_ф$) значений продуктивности. По [22].

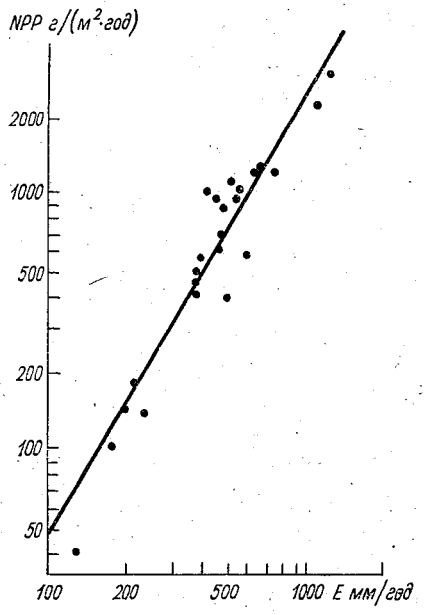


Рис. 3.2. Зависимость NPP от реальной эвапотранспирации (E). По [421].

ческих факторов. Теоретические основы такого подхода были заложены работами А. А. Григорьева и М. И. Будыко [18, 60], в которых было показано, что географическая зональность растительного и почвенного покрова определяется количеством радиации и осадков и соотношением между тепловыми и влажностными ресурсами. В дальнейшем сопоставление эмпирических данных о продуктивности отдельных экосистем со значениями радиационного баланса (R) и необходимым для испарения годовой суммы осадков количеством тепла (Lr) позволило установить зависимость продуктивности от основных климатических параметров (рис. 3.1). Рассчитанные на основании установленной зависимости значения продуктивности хорошо согласуются с эмпирическими данными (рис. 3.2). В связи с этим оказалось возможным построить детальные карты продуктивности СССР [22] и всех континентов [71].

Была установлена также зависимость продуктивности от радиационного баланса и индекса сухости (E_0/r), учитывающего эвапотранспирацию (E_0) и количество осадков [76]. Следует отметить, что работы советских специалистов по выявлению коррелятивных связей продуктивности с факторами внешней среды значительно опередили большинство зарубежных исследований, однако глобальные модели продуктивности в СССР появились позже. В некоторых работах были сделаны попытки связать *NPP* с несколькими климатическими параметрами. Так, Розенцвейг [421] установил, что надежным показателем годовой первичной нетто-продуктивности

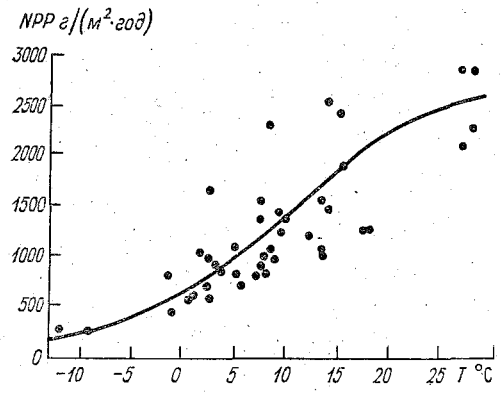


Рис. 3.3. Зависимость *NPP* от средней годовой температуры воздуха (T). По [339, 340].

(надземной части) в любых зрелых или климаксных сообществах является эвапотранспирация (рис. 3.3). Он составил уравнение регрессии (с учетом 5 %-ного доверительного интервала):

$$\lg NPP_{н} = (1{,}66 \pm 0{,}27) \lg E - (1{,}66 \pm 0{,}07), \qquad (3.1)$$

где $NPP_{н}$ — первичная нетто-продуктивность надземных частей (г/м²), E — эвапотранспирация (мм/год). Для развивающихся экосистем установленная закономерность не подтвердилась.

Несколько иная зависимость *NPP* от эвапотранспирации была выявлена Литом и Боксом [342]:

$$NPP = 3000\left(1 - e^{-0{,}0009695\,(E-20)}\right). \qquad (3.2)$$

Она была использована для составления карты *NPP* на основе рассчитанных карт эвапотранспирации. При построении моделей продуктивности была учтена зависимость *NPP* от среднегодовой температуры (рис. 3.4) и количества осадков [337, 339, 340]. Дальнейшие разработки и улучшение модели показали, что необходим учет так называемого почвенного фактора [341]. Используя среднегодовую температуру (T) и сумму осадков за год (r), можно рассчитать *NPP* для определенного места на основании двух уравнений:

$$NPP = 3000\left(1 - e^{-0{,}00064-r}\right), \qquad (3.3)$$

$$NPP = 3000\left(1 + e^{1{,}315-0{,}119T}\right). \qquad (3.4)$$

Полученное на основании расчетов по этим уравнениям значение *NPP* следует умножить на «почвенный фактор», для определения которого используется почвенная карта мира ФАО. Новая карта *NPP*, построенная на основании этих расчетов [246], несколько отличается от предыдущей, хотя глобальные оценки *NPP* остаются прежними. Основные изменения внесены в значения *NPP* тропических регионов, где установлена более низкая продуктивность, чем было показано ранее [343]. Продуктивность экосистем умеренных широт оказалась несколько выше.

Разработка математических моделей углеродного цикла в биосфере с учетом экспериментальных данных о продуктивности, био-

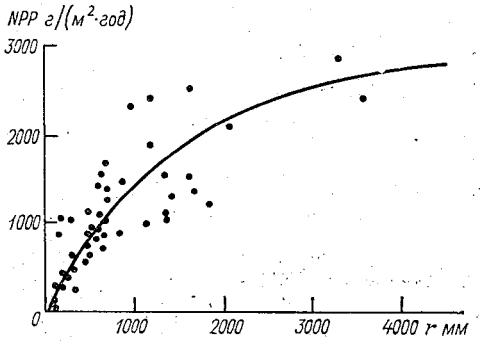


Рис. 3.4. Зависимость *NPP* от количества осадков *r*. По [339—341].

массе наземных экосистем и параметрах внешней среды (температуре и осадках) дает возможность построить карты распределения содержания углерода в фитомассе и почвах, а также оценить глобальные запасы и продуктивность [11, 126, 454].

В зависимости от географической широты значения *NPP* (сухое вещество) колеблются в широких пределах и составляют от 10 г/(м²·год) в тундре и пустынях до 2000 г/(м²·год) и более в лесах средних и тропических широт. Во многих экосистемах основным фактором, определяющим *NPP*, является наличие доступной влаги. В аридных условиях продуктивность почти линейно зависит от годового количества осадков и их сезонного распределения. Как правило, в гумидных районах *NPP* практически не лимитируется влажностью.

Вариации продуктивности в пределах однородных экосистем могут быть достаточно велики, поэтому получение средних значений *NPP* и использование их для сравнения продуктивности отдельных экосистем и биомов всегда сопряжено с большими трудностями. При изучении продукционного процесса получить средние региональные значения *NPP* в естественных условиях достаточно сложно, так как не всегда удается удачно выбрать характерное для средней продуктивности место наблюдений, определить стадию сукцессии, необходимое число лет наблюдений для получения репрезентативных данных и т. д. В связи с этим эмпирических данных о продуктивности отдельных экосистем сравнительно мало, что

затрудняет выявление роли основных факторов, влияющих на продуктивность.

Сравнение первичной нетто-продуктивности различных естественных и агроэкосистем северной части умеренной зоны Америки, Азии и Европы (обобщение эмпирического материала примерно по 170 экосистемам) показало, что различия в средних значениях *NPP* этих экосистем невелики. Для лесных биогеоценозов средние значения продуктивности составляют 1460 г сухого органического вещества с 1 м^2 в год [233], при этом продуктивность хвойных лесов несколько выше — 1580 г/(м^2·год), чем лиственных

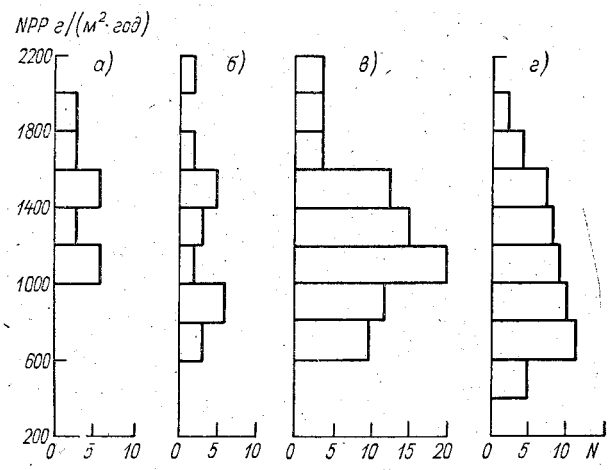


Рис. 3.5. Распределение *NPP* в различных экосистемах умеренной зоны.

а — лесные экосистемы, *б* — степи и луга, *в* — агроэкосистемы, *г* — отдельные растения; *N* — число изученных экосистем.

(1438 г/(м^2·год). Полученные оценки находятся в диапазоне 1000—2000 г/(м^2·год) (рис. 3.5 *а*), что не противоречит полученным ранее данным [475—479].

Среднегодовая нетто-продуктивность естественных травянистых сообществ составляет 1420 г/(м^2·год) [229], т. е. практически равна продуктивности лесов. В большинстве экосистем продуктивность варьирует от 600 до 1600 г/(м^2·год) (рис. 3.5 *б*). Некоторым исключением являются очень высокие значения продуктивности, полученные в степных злаковниках Сибири, например вейниково-мятликовом сообществе (доминирование *Calamagrostis epigeios* и *Poa angustifolia*), в котором *NPP* составляла до 3100 г/(м^2·год), а также экосистемах, где доминировали овсяница ложноовечья (*Festuca pseudovina*) и полынь (*Artemisia pontica*) и продуктивность достигала 3470 г/(м^2·год). При исключении этих аномально

высоких значений средняя продуктивность травянистых сообществ умеренной зоны составляет 1216 г/(м^2·год), и при сравнении этого значения с *NPP* лесных экосистем можно установить достоверные различия.

В культивируемых сообществах осредненная по результатам исследований 75 экосистем первичная продуктивность оценивается в 1174 г/(м^2·год) [426], варьируя от 600 до 2000 г/(м^2·год) (рис. 3.5 *в*). Брэй [211], анализируя продуктивность 50 различных агроэкосистем, получил близкое значение — 1087 г/(м^2·год). При этом было установлено, что средняя продуктивность отдельных видов на орошаемых участках была выше (около 1230 г/(м^2·год), чем продуктивность экосистем без орошения (около 920 г/(м^2·год). Значения продуктивности в исследованных агроэкосистемах колебались в широком диапазоне — от 400 до 2000 г/(м^2·год) (рис. 3.5 *г*).

Установление одинаковой суммарной продуктивности в естественных сообществах и агроэкосистемах не является доказательством того, что удобрения оказывают сравнительно небольшое влияние на *NPP*. Хорошо известно, что внесение удобрений способствует урожайности. В эволюционном превращении рудеральных травянистых растений в культурные отмечается прежде всего их быстрый рост на удобренных землях и быстрая реакция на минеральные удобрения [225]. Основной принцип селекции состоит в отборе тех видов, реакция которых на улучшение минерального питания проявляется в повышении урожайности (зерна, волокна и т. д.), а не в увеличении общей фитомассы. Известно, что многие высокоурожайные сорта пшеницы имеют менее развитую корневую систему по сравнению с малопродуктивными, т. е. высокая продуктивность зерна компенсирует небольшую биомассу корней. Использование удобрений изменяет скорее не продуктивность всего растения, а соотношение продуктивности отдельных его частей. В таком случае близкие значения *NPP* в агроэкосистемах и естественных лесных и травянистых сообществах при примерно одинаковом радиационном режиме и водоснабжении вполне объяснимы, если учесть разную длительность вегетационного периода. Явные различия в продуктивности могут быть обнаружены даже при кратковременных исследованиях (изучении продуктивности различных экосистем за 1 сут или неделю), что обусловлено разной фотосинтетической активностью отдельных видов, о чем было сказано в главе 1.

Многолетние исследования в различных агроэкосистемах показали, что межгодовая изменчивость суммарной *NPP* значительно меньше, чем изменения продуктивности отдельных частей растений, особенно зерна и стеблей [426].

Накопленный фактический материал и результаты моделирования *NPP* в разных экосистемах позволили уточнить глобальные оценки продуктивности. Как следует из табл. 3.1, значения, полученные с конца 60-х годов, оказались значительно выше (примерно в 3 раза) полученных ранее.

В настоящее время есть достаточные основания полагать, что глобальное значение первичной нетто-продуктивности континентов составляет примерно $60 \cdot 10^{12}$ кг С/год.

Первичная нетто-продуктивность в общем определяет интенсивность ежегодного поглощения углекислого газа из атмосферы в процессе фотосинтеза, т. е. интенсивность обмена атмосферы с континентальной биотой. В действительности скорость обмена биоты с атмосферой несколько ниже (примерно на 20—30 %), поскольку, как уже было сказано в главе 2, часть ассимилированного при фотосинтезе углекислого газа поступает из почв. Это подтверждается изотопными исследованиями [353], хотя некоторые спе-

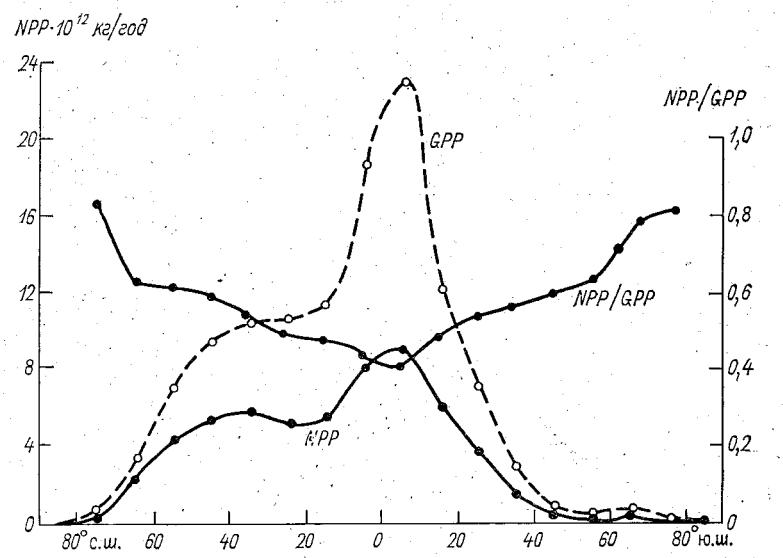


Рис. 3.6. Зональное распределение *NPP*, *GPP* и *NPP/GPP*.

циалисты [261] считают, что дифференциация изотопного состава растений по вертикали в экосистеме скорее обусловлена различиями светового режима (главным образом разной экспозицией листьев к свету), а не источниками углекислого газа.

Непосредственные измерения C_{CO_2}, осуществляемые на станциях глобального мониторинга CO_2, к сожалению, не дают возможности уточнить глобальные значения *NPP*, поскольку, как уже отмечалось, сезонная динамика и амплитуда C_{CO_2} отражают годовые изменения нетто-продуктивности экосистем *NEP*, а не *NPP*. При отсутствии потока CO_2, возникающего при деструкции органики и направленного из биоты, амплитуда сезонных изменений C_{CO_2} должна была бы составлять примерно 30 млн$^{-1}$, что не подтверждается результатами измерений. Глобальные оценки потоков углекислого газа с поверхности почв могут быть использованы для определения *NPP*. Однако такие оценки базируются также на эксперимен-

тальных данных, полученных в разных экосистемах, и точность их едва ли превышает точность определения *NPP*.

Широтное распределение *NPP*, построенное по картам первичной продуктивности Лита [340], свидетельствует о том, что максимальная нетто-продуктивность характерна для экваториальных экосистем, расположенных на 10° с. ш.— 10° ю. ш. (рис. 3.6), т. е. во влажных тропических лесах Южной Америки, Африки, Юго-

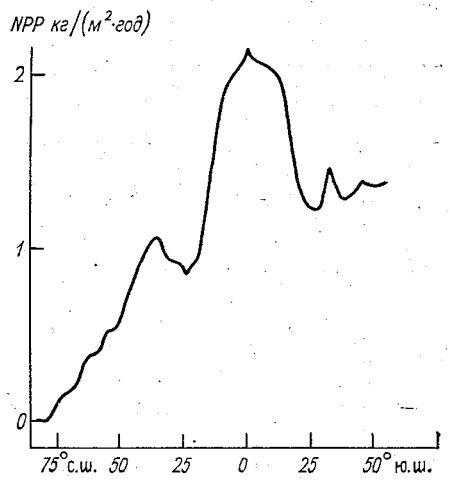


Рис. 3.7. Зональное распределение *NPP* (сухое органическое вещество). По [8, 126, 454].

Восточной Азии, а минимальная — для высоких широт северного и южного полушарий.

Примерно такая же картина распределения продуктивности была получена на основании моделирования биосферных процессов [8, 126, 454 и др.].

Представленное на рис. 3.6 и 3.7 распределение *NPP* в общем, по-видимому, соответствует истинным зональным изменениям продуктивности, однако для некоторых регионов необходимы существенные уточнения.

3.2. Общая (брутто) первичная продуктивность

Общая первичная продуктивность (*GPP*) определяет скорость, с которой фотосинтезирующие растения трансформируют CO_2 в органическое вещество и, как правило, соответствует скорости карбоксилирования первичного акцептора углекислого газа. Экспериментальные определения *GPP* достаточно сложны, поскольку процессы фотосинтеза и дыхания идут параллельно и определение интенсивности фотосинтеза должно сопровождаться изучением темнового дыхания всех частей тела растения. Изучение *NPP* и *GPP* в отдельных экосистемах позволило найти корреляционные отношения между этими величинами [340]:

$$GPP = -4140 \ln (1 - NPP/3000). \qquad (3.5)$$

В результате оказалось возможным получить глобальные оценки *GPP* и представить ее широтное распределение (табл. 3.2). Максимальные значения *GPP* характерны для экосистем тропического пояса (максимум в зоне 10° с. ш.— 10° ю. ш.), а минимальные — для высоких широт северного и южного полушарий.

Таблица 3.2

Широтное распределение первичной продуктивности (10^{12} кг/год) и отношение *NPP/GPP*

Широта	*NPP*	*GPP*	*NPP/GPP*	*GPP/NPP*
90—80° с	0,00	0,01	0,59	1,70
80—70	0,23	0,27	0,84	1,20
70—60	2,43	3,63	0,62	1,50
60—50	4,33	6,93	0,62	1,62
50—40	5,60	9,47	0,59	1,69
40—30	5,72	10,47	0,54	1,83
30—20	5,08	10,46	0,48	2,05
20—10	5,45	11,54	0,47	2,12
10—0	8,11	18,88	0,43	2,32
0—10° ю	9,28	23,56	0,40	2,54
20—10	6,00	12,33	0,48	2,06
30—20	3,78	7,08	0,53	1,88
40—30	1,64	2,92	0,55	1,77
50—40	0,35	0,60	0,59	1,86
60—50	0,07	0,12	0,60	1,68
70—60	0,11	0,15	0,78	1,33
80—70	0,05	0,06	0,81	1,24
90—80	0,0	0	0	0
Всего	58,23	118,235		
Среднее			49,3	2,04

Расчеты соотношения нетто- и общей продуктивности дают возможность установить долю потерь органического вещества на дыхание фотоавтотрофов. В среднем по земному шару она составляет примерно 50 % (см. табл. 3.2), однако ее широтные вариации довольно значительны (от 20 до 60 %). Малые значения соотношения *NPP/GPP* в экваториальных широтах показывают, что в этих условиях 50—60 % и более ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода выделяются в виде CO_2 при дыхании наземных и подземных органов. С уменьшением широты (см. рис. 3.7) относительные значения нетто-продуктивности уменьшаются, а абсолютные значения нетто- и общей продуктивности увеличиваются.

Рассчитанное для определенной широтной зоны отношение *NPP/GPP* в общем можно рассматривать как ориентировочное значение. В действительности *NPP/GPP* разных экосистем в пределах одной широтной зоны может значительно колебаться. Минимальные значения *NPP/GPP* в тропиках, по-видимому, характерны для лесных биогеоценозов. Так, в тропических дождевых лесах *NPP* составляет примерно 22 % *GPP* (при этом на годовой прирост при-

ходится не более 2 % *GPP*, а 20 % составляет опад), бо́льшая же часть ассимилированного углерода (примерно 78 %) расходуется в процессе дыхания [317, 491]. В тропических злаковниках отношение *NPP/GPP* близко к 40 %.

Связь показателей, определяющих общую продуктивность, с типом растительности выражается в уменьшении относительного значения нетто-продуктивности у хвойных по сравнению с лиственными и в изменении распределения расходной части *GPP* среди составляющих лесного биогеоценоза. Если в лиственных древостоях севера траты на дыхание распределяются поровну между древесными частями и листвой, то в хвойных бо́льшая часть приходится на дыхание хвои. В тропических лесах на дыхание листьев

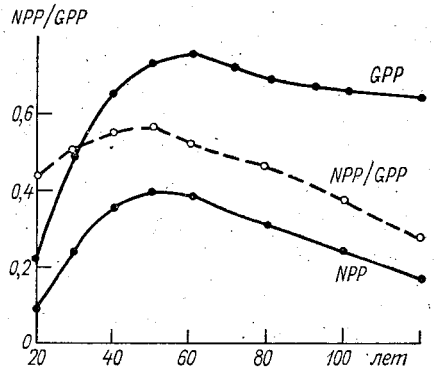


Рис. 3.8. Изменения *NPP*, *GPP* и *NPP/GPP* с возрастом в сосняках черничных.

также расходуется значительное количество органического вещества (около 60 % общего дыхания растений). В чистых одновозрастных и однополнотных лесных биогеоценозах отношение *NPP/GPP* изменяется в зависимости от конкретных условий местообитания. Как было показано в главе 2, в сосняке черничном *NPP* составляет 52 % *GPP*, а в сосняке сфагновом — 46 %, что обусловлено главным образом увеличением затрат на дневное дыхание хвои в сосняке сфагновом.

Сопряженные исследования интенсивности фотосинтеза и прироста фитомассы в одновозрастных чистых древостоях, произрастающих в одинаковых почвенно-грунтовых условиях, показали, что отношение *NPP/GPP* возрастает с увеличением полноты [83]. При одинаковой интенсивности фотосинтеза хвои высокополнотные насаждения характеризуются большим приростом на единицу массы хвои и более низкими тратами органического вещества на дыхание.

Изучение зависимости *NPP/GPP* в разновозрастных лесных биогеоценозах дает возможность установить, что максимальное значение этого отношения наблюдается в период максимального прироста, после чего начинается его постепенное уменьшение [рис. 3.8].

Аналогичная закономерность четко прослеживается в агрофитоценозах, где значение *NPP/GPP* в зависимости от фазы роста и

развития растений меняется от 70 до 14 %. На этапе интенсивного роста расход органических веществ на дыхание наземных и подземных органов составляет около 30 % *GPP*, увеличиваясь к моменту прекращения роста посева до 86 %. Следует отметить, что для сельскохозяйственных культур широтная зависимость *NPP*/*GPP* выражена сравнительно слабо.

3.3. Фитомасса наземных растений

Возрастная динамика нетто-продуктивности экосистем является свидетельством изменений содержания углерода. Интенсивность увеличения массы фотосинтеза, как правило, зависит от потерь органического вещества. Динамика увеличения фитомассы и возрастная динамика *NEP* не совпадают, что особенно заметно на поздних стадиях развития экосистем (см. рис. 2.17). Увеличение дыхания автотрофных компонент экосистемы, обусловленное увеличением их биомассы, а также рост гетеротрофного дыхания приводят к постепенному уменьшению нетто-продуктивности экосистем, в то время как общая фитомасса в климаксном сообществе остается некоторое время постоянной.

Первые попытки определить размеры углеродного резервуара наземной биоты были сделаны в 20-х годах XX в., в частности В. И. Вернадским, но надежные оценки были получены только в 60-х годах [9, 10, 69, 146, 208]. В обширной сводке Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич наземная биомасса оценивается в $2400 \cdot 10^{12}$ кг сухого органического вещества. Это скорее потенциальное значение, поскольку авторы пытались учесть изменения растительного покрова, связанные с вмешательством человека, предполагая, что в результате этого пострадало 10 % лесных площадей. Оценки О. П. Добродеева и И. А. Суетовой [67] ($2600 \cdot 10^{12}$ кг сухого органического вещества) также относятся к случаю так называемого ненарушенного или восстановленного растительного покрова.

Примерно в то же время Уиттекер и Лайкенс [475—477, 479] получили значение $827 \cdot 10^{12}$ кг С ($1841 \cdot 10^{12}$ кг сухого органического вещества), которое без достаточных оснований довольно часто используется как характеристика запаса углерода наземной биоты на 1950 г.

Позднее, в конце 70-х — начале 80-х годов специалистами Европы и США были сделаны новые оценки [180, 216—218, 389, 391, 473]. Эти результаты достаточно хорошо согласуются между собой (результат Браун и Люго соответствует нижней границе интервала оценок Олсона и Уоттс), и в общем они значительно ниже тех, которые были получены ранее (табл. 3.3).

Этот факт в некоторых работах интерпретируется как уменьшение резервуара наземной биоты, обусловленное антропогенным воздействием — главным образом вырубкой лесов. Но едва ли можно себе представить, что наземная биота за 10—20 лет (сравнение данных Уиттекера с данными Дювиньо и др. и Олсона) [180, 389,

Таблица 3.3

Оценки резервуара наземной фитомассы

Источник	Фитомасса	
	10^{12} кг С	10^{12} кг сухого вещества
[208]	510	
[80]	1350	3000
[10]	1080	2400
[476, 479]	827	1837
[67]	—	2600
[390]	557	
[180]	560	
[389, 391]	560	
[217]*	570	
[218]*	445	

* К данным о содержании С в тропиках добавлено количество углерода во внетропических зонах (примерно $340 \cdot 10^{12}$ кг).

476, 479] уменьшилась на $260 \cdot 10^{12}$ кг С. В таком случае следует допустить, что поток углерода из биоты составлял за эти годы примерно $1{,}3 \cdot 10^{13}$ кг/год, что не подтверждается данными глобального мониторинга CO_2. Скорее это связано с неточностью данных, полученных в 70-е годы и ранее. Данные последних лет [180, 389, 391] были получены с помощью более совершенных методов. Здесь была использована спутниковая информация, аэрофотосъемка, радарное зондирование и наземная таксация, что позволило существенно уточнить имеющиеся данные, прежде всего по тропическим регионам. Многие леса, даже не эксплуатируемые, ранее считавшиеся сомкнутыми, на аэрофотоснимках оказались лишь частично сомкнутыми или разреженными, что заставило уменьшить оценки Уиттекера и Лайкенса [479] примерно вдвое (до $(190 \ldots 240) \cdot 10^{12}$ кг С). В результате уменьшилась и глобальная оценка углеродного резервуара фитомассы, так как расхождения в данных о содержании углерода во внетропических экосистемах менее существенны — они находятся в диапазоне $(319 \ldots 368) \cdot 10^{12}$ кг С.

Спутниковые измерения и аэрофотосъемка дали возможность уточнить площади тропических лесов, однако по спутниковым данным (в том числе и спутников очень распространенной системы «ЛЭНДСАТ»), не всегда удается идентифицировать тип лесной экосистемы, а также отличить леса от болот, открытые парковые ансамбли от саванн, степей и т. д. Еще труднее определить стадию сукцессии и отличить первичные леса от вторичных. Не преуменьшая значимости спутниковых данных, следует отметить, что они не могут заменить систематические наземные исследования. Наиболее существенные погрешности в определении фитомассы попрежнему связаны с недостатком информации о содержании углерода в тропических экосистемах. Результатов полевых исследований

до сих пор слишком мало (их около 40), они обычно охватывают небольшие по площади территории (менее 30 га) и небольшое число экосистем. Более полная информация о содержании углерода в обширных тропических областях может быть получена на основании данных инвентаризации тропических лесов. Такой тип информации является основой альтернативных оценок содержания углерода в тропических лесах [218].

В последних сводках ФАО и ЮНЕП [254] дана детальная информация о площади лесов и объеме древесины (для живых деревьев с диаметром 10 см) для трех тропических регионов мира. Браун и Люго [218] определили коэффициент для перевода объема древесины в общую биомассу, а также коэффициент ($K_э$), учитывающий биомассу не только коммерческой, но и малоценной древесины (1,6 для сомкнутых лесов и 3,0 для редколесий). Рассчитанная с учетом этих коэффициентов фитомасса всех тропических лесов составляет $205 \cdot 10^{12}$ кг сухого органического вещества или $102 \cdot 10^{12}$ кг С. Содержание углерода в наземной фитомассе ($53 \cdot 10^6$ г/га) оказалось значительно ниже, чем по полученным ранее оценкам ($(124... 188) \cdot 10^6$ г/га). Основные расхождения в оценках, основанных на определении объемов и фитомассы, относятся к широколиственным сомкнутым лесам ($88 \cdot 10^6$ г С/га при изучении объемов и $(155... 164) \cdot 10^6$ г С/га при изучении фитомассы). Расхождения в оценках, полученных на основе разных подходов, для редколесий менее существенны ($31 \cdot 10^6$ и $40 \cdot 10^6$ г С/га) [217, 218].

При всей привлекательности метода определения фитомассы на основе данных инвентаризаций лесного фонда не следует забывать о значительных его погрешностях. Погрешности, связанные с оценкой плотности древесины и переводом объема древесины в биомассу, достаточно малы (менее 5 %). Большие ошибки возникают при использовании разных коэффициентов $K_э$. Полученные в процессе экологических исследований значения $K_э$ в общем малочисленны и довольно сильно отличаются даже в однородных экосистемах.

Недавно Джонсон и Шарп [306] определили $K_э$ для лесов западных и восточных районов США равным 2,3, включив в оценку не только все деревья (маломерные и крупномерные), но и так называемые некоммерческие части деревьев (сучья, листья). Полученное этими авторами значение $K_э$ оказалось значительно выше используемого ранее (1,7). В сомкнутых тропических лесах при $K_э = 2{,}3$ содержание углерода составляет $126 \cdot 10^6$ г С/га, что значительно приближается к оценкам, полученным при экологических исследованиях ($(155... 164) \cdot 10^6$ г С/га). Последние эксперименты, проведенные в тропических дождевых лесах Колумбии и Венесуэлы [432], показали, что во многих ненарушенных экосистемах концентрация углерода достаточно высока и скорее соответствует максимуму существующих оценок.

Весьма вероятно, что полученные в последнее время глобальные оценки содержания углерода в фитомассе наземных растений

нельзя считать окончательными. Последние данные ФАО и ЮНЕП, представляющие собой результаты анализа исследований в рамках глобальной системы мониторинга окружающей среды по 76 странам тропической Африки, Америки и Азии, далеко не равноценны. Они надежны лишь для 35 стран, что составляет 40 % площади сомкнутых тропических лесов, для 23 стран малонадежны, а для 16 — ненадежны. Дальнейшие исследования, возможно, внесут некоторые коррективы в имеющиеся оценки, на сегодняшний же день можно вполне использовать данные Айти и Олсона [180, 389, 391], которые дают одинаковую глобальную оценку — $560 \cdot 10^{12}$ кг С, хотя и оценивают по-разному содержание углерода в некоторых биомах.

Обобщение этих данных (табл. 3.4) позволяет представить распределение углерода в основных биомах суши. Основная масса углерода (примерно 74 % общего его количества) сосредоточена в лесных экосистемах, а с учетом редколесий и кустарников аккумуляция углерода в древесной растительности составляет более 80 % общего углеродного резервуара континентальной фитомассы. Отсюда следует, что любые уточнения данных о размерах

Таблица 3.4

Содержание углерода, продуктивность и мобильность углерода в фитомассе основных биомов суши. По [180, 389, 391, 473]

Биом	Площадь		Содержание С		*NPP*		Фитомасса/*NPP*	*NPP*/фитомасса
	10^{12} м²	%	10^{12} кг	%	10^{12} кг С/год	%		
Тропические дождевые леса	11,2	7,5	178,6	32,0	9,9	16,5	18,0	0,06
Тропические муссонные леса	5,1	3,4	44,6	8,0	3,2	5,3	14,0	0,07
Леса умеренной зоны	7,8	5,2	76,6	13,7	4,7	7,8	16,3	0,06
Бореальные леса	10,6	7,1	111,6	19,9	3,4	5,7	24,2	0,03
Редколесья, кустарники	8,6	5,8	40,5	7,2	4,6	7,7	11,9	0,11
Саванны	23,5	15,9	57,6	10,3	14,2	23,6	4,0	0,25
Степи	10,9	7,3	10,0	1,8	3,5	5,8	2,8	0,35
Тундра, альпийские луга	11,6	7,7	9,5	1,7	1,3	2,2	7,3	0,14
Пустыни, полупустыни	39,4	26,4	6,5	1,2	1,4	2,3	4,6	0,22
Культивируемые площади	14,6	9,8	12,5	2,2	9,4	15,7	1,3	0,75
Болота (марши, торфяники)	3,2	2,2	11,5	2,0	4,0	6,7	2,9	0,35
Озера, потоки	2,6	1,7	0,5	0	0,4	0,7	1,2	0,80
Всего	149,2	100,0	560,0	100,0	60,0	100,0	9,3	0,11

площадей лесов и запасов углерода в лесных экосистемах могут внести существенные изменения в глобальные оценки.

Исследования последних лет внесли заметные коррективы в оценки содержания углерода не только в лесных, но и в травянистых естественных экосистемах (в настоящее время получены более высокие значения содержания углерода в саваннах и сообществах умеренных широт) и агрофитоценозах.

Сведения о площади лесов очень противоречивы (от $2{,}8 \cdot 10^9$ до $4{,}8 \cdot 10^9$ га), что обусловлено прежде всего неточностью данных или их полным отсутствием о лесном фонде некоторых стран. Кроме того, в большинстве случаев учитываются главным образом леса, имеющие эксплуатационное значение. Требования, предъявляемые к инвентаризации лесного фонда, не одинаковы. В одних странах (например, в СССР, Финляндии, Польше, Индонезии) в оценку общей лесной площади включаются находящиеся внутри водоемы, пастбища и сенокосы, в других же (например, во Франции и в Испании) эти экосистемы учитываются отдельно.

По-разному оценивается и запас древесины, поскольку в некоторых странах тропической зоны принимаются во внимание только деревья с диаметром ствола не менее 40—50 см (на высоте 1,3 м), в лесах же умеренной зоны в перечет попадают стволы толщиной на этой же высоте 8—12 см. Кроме того, при использовании таксационных данных о запасе древесины для расчета биомассы необходимо иметь в виду, что при таксации учитывается только стволовая древесина, имеющая промышленную (коммерческую) ценность.

В официальной статистике для характеристики площади лесного фонда нередко используются данные мировой инвентаризации за 1963 г. с последующими уточнениями на 1971 г. ($4{,}1 \cdot 10^9$ га) [219]. Вполне естественно, что различия в оценке лесных площадей обусловливают большой разброс данных о продуктивности лесов — от $15 \cdot 10^{12}$ до $33 \cdot 10^{12}$ кг С/год [180, 219, 343, 475, 477, 479]. Наиболее существенны при этом погрешности в определении характеристик тропических лесов и особенно тропических дождевых лесов, поскольку именно они являются наиболее продуктивными. Их площадь составляет, по разным оценкам $(0{,}95 \ldots 5{,}5) \cdot 10^9$ га (табл. 3.5), в них сосредоточено около 40 % всего органического вещества планеты, а продуктивность превышает 50 % продуктивности лесов.

В настоящее время сделана попытка пересмотреть принятые экологами представления о биоклиматических зонах и существующие оценки продуктивности тропических лесов. В основе этих представлений лежит классификационная система Холдриджа [294], согласно которой все земные экосистемы делятся более чем на 120 жизненных зон. Заметим, что оценки Лита основаны на исследовании 20 растительных формаций, Уиттекера и Лайкенса — на 15, Родина и Базилевич — на 106. В системе Холдриджа учитываются высотное и широтное расположение зон, влажность, температура, потенциальная эвапотранспирация, т. е. все принципиальные климатические различия и особенности естественных растительных со-

Таблица 3.5

Оценка запаса органического углерода в растениях и почве тропических лесных экосистем

Источник	Годы инвентаризации	Площадь лесов, 10^{13} м^2	Лес, 10^6 г/га	Растения, 10^{12} кг	Почва, 10^{12} кг
[218]	1980-е	1,93	53	102	
[217]		1,84	124	228	
[216]	1970-е	1,78	57—182	212	106
[180]	1970-е	1,48	113—189	244	123
[390]	1970	2,22	70—180	254	307
[10]		5,53	54—220	674	—
[477]	1950	2,45	160—200	460	—
[43]	1950	2,45	—	—	288
[494]		1,46			
[402]		1,93			
[442]		1,72			
[469]		1,92			
[393]		0,95			

обществ. Понятие «тропики» включает 38 жизненных зон тропического региона и еще 30 жизненных зон в шести высотных поясах и семи зонах влажности (тропический влажный и дождевой лес, тропический заболоченный лес, тропический сухой лес, субтропический влажный, заболоченный и сухой лес). Для характеристики жизненной зоны использовано отношение потенциальной эвапотранспирации (EP) к количеству осадков (r). Во влажных зонах это отношение составляет 0,16—0,39, в сухих — более 1. Органическая масса находится в обратной зависимости к этому отношению, т. е. растительность влажных зон обладает большим запасом органического вещества, чем растительность сухих зон. Содержание почвенного углерода также максимально во влажных зонах и быстро понижается с уменьшением влажности. Запас углерода в лесной подстилке мало зависит от влажности (рис. 3.9).

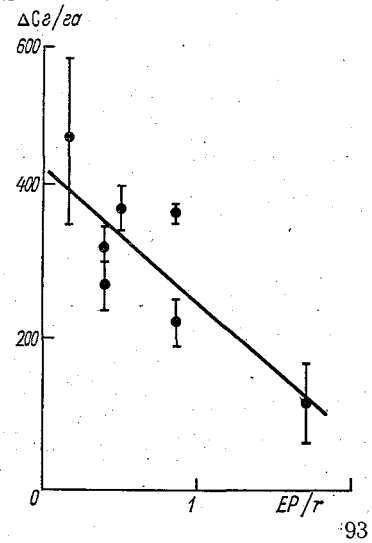


Рис. 3.9. Зависимость изменения содержания углерода (ΔC) от климатических факторов в растениях тропического пояса. По [294].

EP — потенциальная эвапотранспирация, r — количество осадков.

Основная масса органического углерода тропических лесов сосредоточена в надземной и подземной частях растений (55—70 %), причем корни содержат 10—17 % общего запаса углерода, а лесная подстилка — лишь 1—4 %.

Сухие (тропические и субтропические) леса, которые занимают 42 % лесной площади тропиков, запасают 24 % органического углерода, влажные дождевые леса — 23 %, а леса с избыточным увлажнением — 53 %.

Эти оценки площадей (и продуктивности) тропических лесов (табл. 3.6) значительно ниже используемых ранее данных, при этом Браун и Люго склонны считать свои данные скорее завышенными из-за неточности информации о размерах некоторых площадей, особенно в горных частях тропических зон, и ежегодной вырубки лесов.

Таблица 3.6

Площадь (10^9 га) естественных растительных сообществ в тропических регионах, по оценкам на 1980 г. [334]

Регион	Сообщество		
	древесное	кустарники	культуры
Америка	0,90	0,15	0,17
Африка	0,70	0,45	0,16
Азия	0,30	0,03	0,07
Всего	1,90	0,63	0,40

Таким образом, площадь тропических лесов в конце 70-х — начале 80-х годов составляет $(1{,}8\ldots 1{,}9)\cdot 10^9$ га, запас углерода в них около $300\cdot 10^{12}$ кг. Бо́льшая его часть ($200\cdot 10^{12}$ кг) содержится в растениях, причем в надземной части сосредоточено 85 % углерода, а в подземной — 15 %. На долю углерода почвы (без учета корней) приходится примерно $^1/_3$ общего углеродного запаса тропических лесных экосистем ($100\cdot 10^{12}$ кг), и почти весь он сосредоточен в гумусе. Лесная подстилка разлагается очень быстро и содержит мало углерода.

По данным Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич [146], надземные части включают 76—88 % биомассы (70—82 % многолетние надземные части, 4—9 % зеленые части), корни — 16—23 %.

Таксационные оценки запаса древесины показывают, что во всех тропических регионах ее объем составляет $181\cdot 10^9$ м^3 (табл. 3.7), это соответствует $(84\ldots 90)\cdot 10^{12}$ кг сухого органического вещества или $(42\ldots 45)\cdot 10^{12}$ кг С. Следовательно, надземная часть учитываемых при инвентаризации деревьев (как правило, имеющих только промышленную ценность) составляет $^1/_2$ надземной биомассы сообщества.

Первичная нетто-продуктивность тропических лесов оценивается в $17\cdot 10^{12}$ кг С или $(35\ldots 37)\cdot 10^{12}$ кг сухого органического вещества в год.

Таблица 3.7

Общий запас древесины на корню (10^9 м^3) сомкнутых древесных сообществ (в тропических регионах), по оценкам на 1980 г. [169, 334]

Регион	Продуктивные сообщества		Непродуктивные сообщества	
	лиственные	хвойные	лиственные	хвойные
Северная Америка	77,44	1,20	12,22	0,63
Африка	38,72	0,07	6,15	0,07
Азия	30,67	0,83	13,09	0,25
Всего	146,83	2,10	31,46	0,95

Бореальные леса, ареал которых довольно велик, характеризуются более низкой по сравнению с тропиками продуктивностью ($2{,}31 \cdot 10^{12}$ кг С/год), небольшой надземной биомассой, а также огромными запасами торфа. Именно это гигантское скопление мертвой органики, которая за последние 10 тыс. лет аккумулировала 27 % общего запаса углерода наземных экосистем, а также большая чувствительность бореальных лесов к изменениям климата определяют их особую роль в глобальном балансе углерода. Высказываются предположения, что повышение температуры должно способствовать расширению ареала лесов в северных областях и увеличению аккумуляции углерода в арктической зоне [180, 222, 431].

Современные оценки запаса органического вещества в северных экосистемах сильно варьируют главным образом из-за неточности определения занимаемой ими площади. Особенно это относится к арктической зоне, для которой максимальные ошибки обусловлены иногда включением в оценку поверхностей, постоянно покрытых льдом. Общий запас углерода составляет $232 \cdot 10^{12}$ кг, причем бо́льшая его часть ($158 \cdot 10^{12}$ кг) содержится в тайге [222].

Кроме того, в торфяниках сосредоточено $167 \cdot 10^{12}$ кг С [199, 200]. Живая наземная биомасса содержит меньшее количество углерода, чем мертвое органическое вещество.

И общий запас углерода, и первичная нетто-продуктивность бореальных экосистем существенно зависят от влажности и типа растительности. Значения продуктивности могут различаться на несколько порядков, но в целом продуктивность низка и в среднем составляет $0{,}5 \cdot 10^{12}$ кг С/год. Наиболее производительны таежные экосистемы (первичная нетто-продуктивность оценивается в среднем в $2{,}3 \cdot 10^{12}$ кг С/год), особенно подзона средней тайги (343 г С/(м^2·год)), которая занимает примерно половину всей таежной территории.

Бо́льшая часть лесов умеренной зоны расположена между 30 и 60° с. ш. Площадь их, по современным оценкам, составляет $1{,}8 \times 10^9$ га, первичная нетто-продуктивность — $(10 \ldots 11) \cdot 10^{12}$ кг С/год, а общий запас углерода — $280 \cdot 10^{12}$ кг. По данным Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич [146], прирост хвойных и лиственных лесов равен

в среднем около 9 т сухого органического вещества на 1 га в год (8,17 т/га для хвойных и 10 т/га для лиственных) или $8 \cdot 10^{12}$ кг С/год, а биомасса (без учета почвенной органики и органики напочвенного покрова) в некоторых экосистемах — 21 т/га или 180×10^{12} кг С. Более 75 % биомассы сосредоточено в надземных частях растений (70—74 % в многолетних надземных частях и 2—7 % в частях, содержащих хлоренхиму), на долю корней приходится 23—24 % биомассы.

Приходится к сожалению признать, что оценки биомассы и продуктивности лесов умеренной зоны так же, как и тропических, содержат большие погрешности. Это обусловлено отсутствием, неточностью или неполнотой данных по некоторым странам (например, Кореи, Китаю, Индии и др.). По официальной статистике, леса занимают 23 % территории Индии. Однако, как показывают проведенные в настоящее время анализы [441], в лесные площади включены фермы, площади, ранее занятые лесами, крайне малолесные территории, а также леса, подвергшиеся сильному антропогенному воздействию. Из 73 млн. га так называемой лесной площади лишь 57 млн. га в той или иной степени облесены, причем из них только 25—30 млн. га являются по-настоящему продуктивными. В связи с этим в действительности леса занимают 7—8 % территории страны, что в 3 раза меньше, чем по данным официальной статистики.

В Китае, по данным на 1980 г., леса занимают 12,7 % общей площади (121,7 млн. га), а в середине 1970-х г. лесная площадь, по официальной статистике, составляла 76,5 млн. га (8 %). Из сопоставления этих данных видна неточность оценок. В действительности Китай характеризуется сейчас меньшей площадью высокопродуктивных лесов, чем в середине 70-х годов. Из 28 млн. га вновь посаженных лесов за последние 30 лет уцелело не более $^1/_3$ (1,4 млн. га/год), в то время как ежегодная вырубка составляла около 2,5 млн. га/год. По данным министерства лесного хозяйства, в 1963 г. примерно 50 млн. га было занято вторичными малопродуктивными лесами, частично или полностью эксплуатируемыми, климаксные же леса, также сильно разрушенные вырубкой, сохранились только на площади 10 млн. га. К концу 70-х годов в КНР сохранилось не более 37 млн. га высокопродуктивных лесов, т. е. около 31 % общего лесного фонда [441].

В некоторых странах, например в Индонезии, данных инвентаризации не существует, в Южной Корее последний учет был проведен в 1960—1964 гг., в Бангладеш — в 1958—1964 гг. (причем только на части территории), Таиланде — в 1961—1966 гг. [253, 254].

Во всем мире площади лесов, на которых проведены лесоустроительные работы, в начале 70-х годов составляли только 35 % общей лесной площади, при этом в Центральной и Южной Америке инвентаризировано примерно 10 %, Африке — 15 %, Азии и Океании — 30—35 % лесной площади. Только в США, СССР и Европе наблюдается более благополучная ситуация — инвентаризировано 60—75 % общей площади лесов [402].

В настоящее время детально описано [250—254, 402, 441] не более половины лесов, а лесоустроительные работы проводились во многих из них только один раз.

Неточность информации в значительной степени затрудняет глобальные оценки и биомассы, и продуктивности лесов земного шара, так как леса умеренной зоны являются вторым по величине (после тропиков) резервуаром биогенного углерода. Можно лишь предполагать, что общий запас углерода в лесах Земли равен (750... 760) $\cdot 10^{12}$ кг, а первичная нетто-продуктивность составляет около $30 \cdot 10^{12}$ кг С/год. В общем эти цифры отличаются от оценок Лита и др., несколько иначе представлено распределение углерода в разных лесных зонах в связи с другим подходом к определению площадей и биомассы тропиков и учету углерода в подземных частях бореальных экосистем. Вполне возможно, что эти данные завышены, так как до сих пор нет достоверных сведений о площадях и биомассе горных тропических лесов и размерах ежегодного уменьшения их площадей в связи с вырубкой.

Представление о распределении площади лесов по континентам может быть получено на основании обобщенных данных Персона [402] и сводок ФАО [250—254] (табл. 3.8), которые в общем до-

Таблица 3.8

Распределение площади лесов (10^6 км^2) по регионам

Регион	Сомкнутые леса [402]	Общая лесная площадь [402]	Продуктивные леса [253]	Общая лесная площадь [253]	Леса [252]	Общая лесная площадь [252]
Латинская Америка	6,80	9,60	3,49	7,94	9,01	9,66
СССР	6,80	9,20	7,00	7,38	7,38	9,10
Северная Америка	4,70	6,46	4,10	7,10	7,13	7,10
Азия	4,10	5,10	3,30	4,95	5,50	5,00
Африка	1,90	8,30	2,95	7,11	7,00	7,10
Европа	1,38	1,75	1,26	1,48	1,38	1,44
Океания	0,89	1,94	0,48	0,92	0,52	1,46
Всего	26,57	42,35	22,81	37,12	37,92	41,26

статочно хорошо согласуются. Как видно из таблицы, самые большие площади лесов (в том числе и сомкнутых) отмечаются в Латинской Америке и СССР. В начале 80-х годов на душу населения земного шара приходилось примерно 0,6 га сомкнутых лесов и 0,95 га всей лесной площади. При этом в развитых капиталистических и социалистических странах в среднем на душу населения приходится 1,2 га, в СССР — 2,6 га, в Северной Америке — примерно 2,0 га, в Европе — 0,25 га. В странах континентальной Азии на душу населения приходится 0,17 га сомкнутых лесов, при этом в Китае — только 0,04 га, в Африке — 0,4 га, в Южной Америке — 2 га, а в Океании — 4 га [441].

3.4. Соотношение надземных и подземных частей фитомассы

Информация о распределении биомассы в пределах экосистемы представляет значительный интерес для исследования цикла углерода. Следует отметить, что данные о массе корней в природных условиях менее точны, чем данные о массе надземных частей, в результате чего отмечается их несогласованность даже для одинаковых экосистем.

В лесах умеренной зоны, по Родину и Базилевич [9, 10, 146], корни составляют примерно 25 % надземной фитомассы, т. е. отношение надземной части ($M_н$) к подземной фитомассе ($M_к$) равно 4 : 1. Данные Браун и Люго [216] о фитомассе тропических лесов разных жизненных зон Холдриджа [294] дают возможность рассчитать соотношение $M_н : M_к$ (табл. 3.9), которое в среднем составляет примерно 5,8 : 1. Анализ этого соотношения в тропических лесах с различными условиями увлажнения не выявил четкой закономерности, хотя можно было предположить, что с уменьшением влажности воздуха и почвы доля подземной фитомассы возрастает. Такие данные получены в пустынно-степных сообществах, где соотношение $M_н : M_к$ в среднем составляет 1 : 90, увеличиваясь в наиболее засушливые годы до 1 : 177 (5,9 г/м^2 : 704 г/м^2) и уменьшаясь во влажные до 1 : 50 (17,9 : 89,6) [66].

Таблица 3.9

Соотношение надземной ($M_н$) и подземной ($M_к$) частей биомассы в различных экосистемах

Тип леса или экосистема	Источник	$M_н : M_к$
Тропический дождевой и влажный	[216]	7,2 : 1
	[375]	5,0 : 1
	[385]	2,5 : 1
Тропический заболоченный	[216]	4,7 : 1
Субтропический дождевой и влажный	[216]	2,3 : 1
Субтропический сухой	[216]	6,0 : 1
Дубово-грабово-буковый	[69]	3,4 : 1
Буково-грабовый		
46 лет	[375]	5,2 : 1
85 лет	[375]	5,0 : 1
Сосновый		
Pinus taeda, 16 лет	[441]	4,3 : 1
Pinus banksiana, 10 лет	[441]	4,6 : 1
Дубовый	[441]	1,2 : 1
Вересковая пустошь	[329]	0,4 : 1
Арктическая тундра	[200]	0,08 : 1
Реомюриево-брахантемовая пустынная степь	[66]	0,01 : 1

Для северной растительности также характерна более развитая, чем надземная фитомасса, корневая система [200].

В процессе сукцессии соотношение $M_н : M_к$ уменьшается. На ранних ее стадиях у однолетних растений оно составляет 5—10, у многолетних трав и быстрорастущих деревьев — 2—5 [368], а у медленно растущих деревьев — 1—2.

Значение этого соотношения зависит от температуры, что хорошо подтверждается лабораторными экспериментами с сельскохозяйственными растениями [471]. При повышении температуры воздуха от 10 до 25 °С у всех культур значение этого соотношения увеличивается, причем у пшеницы более равномерно, чем у гороха и льна (рис. 3.10).

Определение скорости оборота $C_{орг}$ в фитомассе наземных растений необходимо для уточнения представлений о круговороте

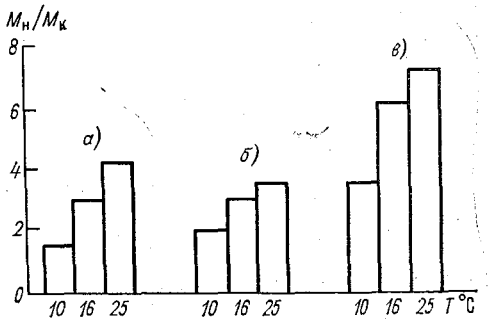


Рис. 3.10. Зависимость отношения $M_н : M_к$ от температуры у пшеницы (*а*), гороха (*б*), льна (*в*).

углерода на планете и моделирования глобального углеродного цикла.

В фитомассе продуцентов заключен практически весь углерод надземной части континентальной биоты (около $560 \cdot 10^{12}$ кг или 99,82 %). По сравнению с ней масса консументов мала и составляет $1 \cdot 10^{12}$ кг С или 0,18 % континентальной биомассы живых организмов. В связи с этим в первую очередь должны быть рассмотрены скорости превращения органического углерода в растениях.

Уточненные оценки содержания органического углерода в фитомассе основных биомов суши и первичной нетто-продуктивности дают возможность рассчитать время пребывания углерода в фитомассе или время релаксации углерода $\tau_ф$, что представляет собой соотношение фитомассы и *NPP*, а также скорость оборота углерода $-1/\tau_ф$, по которой можно судить о доле *NPP*, аккумулируемой в фитомассе. Расчеты показывают, что в среднем для земного шара $\tau_ф$ составляет 9,3 года, т. е. время релаксации углерода в фитомассе близко к среднему времени его пребывания в атмосфере. В фитомассе различных биомов $\tau_ф$ варьирует от 1,3 года (в агрофитоценозах) до 24,2 года (в лесных бореального пояса экосистемах).

Получение глобальных оценок продуктивности, биомассы и $\tau_ф$ имеет большое значение для изучения биосферы. Данные о продуктивности и биомассе необходимы для исследования зональных

особенностей растительного покрова и его взаимодействий с окружающей средой. Такие данные используются не только при оценке основных компонент глобального круговорота углерода, но и выявлении изменений этого круговорота под воздействием антропогенных факторов. Как было отмечено, усилиями значительного числа специалистов сравнительно недавно получены более или менее надежные оценки биомассы и продуктивности растительного покрова суши. Оценки несколько различаются, но наиболее вероятные из них составляют примерно $560 \cdot 10^{12}$ кг С (биомасса) и 60×10^{12} кг С/год (*NPP*). Время пребывания $C_{орг}$ в фитомассе наземных растений в среднем равно 9,3 года.

Глава 4

ОРГАНИЧЕСКИЙ УГЛЕРОД В ПОЧВЕ

4.1. Механизмы образования почвенной органики

Органическое вещество, создаваемое живыми организмами и в первую очередь растениями в процессе их жизнедеятельности, в конечном итоге поступает в почву и образует почвенную органику. Эти органические остатки — растительные, остатки микроорганизмов и почвенной фауны и флоры — подвергаются в почве разнообразным превращениям, в результате которых бóльшая часть органического материала разрушается до простых минеральных соединений (углекислого газа, аммиака, солей азотистой и азотной кислот и др.), остальная же переходит в более устойчивые формы почвенной органики, такие, как гумус, торф, сапропель и т. п.

Морфо- и диагенетические преобразования органического вещества в почве, осуществляемые главным образом микроорганизмами, характеризуются прежде всего деструкцией биополимеров до фрагментов или мономеров, часть которых полностью минерализуется. Далее возможна последующая реполимеризация мономеров, приводящая к образованию новых полимеров, устойчивых к разложению в условиях определенной геологической среды.

При скоплении органического вещества любого типа в почве наблюдаются, как правило, все указанные выше виды трансформации мертвых органических остатков, но количественное соотношение между ними различно в зависимости от условий образования и захоронения.

Наиболее существенными составляющими почвенной органики являются торф и гумус. Образование торфа происходит в условиях избыточного увлажнения и ограниченного доступа кислорода. Торф представляет собой сложное природное образование, в состав которого входят органические и минеральные соединения и вода,

причем их количественное соотношение сильно варьирует. В естественных условиях торф обычно содержит от 85 до 95 % воды, а в сухой массе сконцентрированы значительные запасы минеральных элементов. Отмершие растения — мхи, травы, деревья,— попадая в сильно увлажненную бедную кислородом почву, разлагаются не полностью, как обычно в минеральных почвах, а лишь частично, в результате чего происходит накопление их остатков. Торф состоит в основном из высокомолекулярных продуктов распада и растительных остатков биополимеров целлюлозной природы, находящихся в контакте с растворами, содержащими низко- и высокомолекулярные соединения. Мало разложившиеся остатки растений образуют определенные структурные переплетения, а продукты распада, содержащие вещества органической и минеральной природы, создают надмолекулярные комплексы, заполняющие ячейки структур переплетения. В состав торфа входят пять основных элементов — C, H, S, N, O. Элементарный состав отражает характер изменений органического вещества при торфообразовании. Как правило, с увеличением степени разложения торфа содержание углерода, азота, серы в нем увеличивается, а кислорода — уменьшается. Концентрация перечисленных элементов в органической массе торфа колеблется в следующих пределах: углерода — от 48 до 65 %, кислорода — от 25 до 45 %, водорода — от 4,7 до 7,3 %, азота — от 0,6 до 3,8 %, серы — 0,3 %.

Гумус формируется из наземного опада, образующего подстилку, из отмерших частей деревьев, опавшей листвы, кустарников, травяного покрова, почвенной фауны и микроорганизмов. Это продукт вторичного происхождения, резко отличающийся по своим физическим, химическим и биологическим свойствам от первоначальных производных. При этом необходимо подчеркнуть, что гумус — не только химическое или биохимическое понятие, но и экологическое [139]. Являясь результатом динамического развития биоценоза, он представляет собой ту субстанцию, с помощью которой растения получают необходимые минеральные элементы из верхнего слоя земной коры.

Гумус составляет до 90 % общего запаса органических веществ в почвах и состоит в основном из различных групп высокомолекулярных соединений разной химической природы, главным образом высокополимерных органических кислот (черных и бурых гуминовых и фульвокислот) и полисахаридов. На долю специфических гумусовых веществ приходится примерно 90 % всей массы, при этом 50—80 % составляют гумусовые кислоты. Азот в гумусе входит в остатки белков и гетероциклы, которые не разрушаются при кислотном гидролизе. Характеризовать химическую структуру гумуса достаточно трудно, так как образующие его вещества крайне разнообразны. Гуминовые кислоты в общем представляют собой гетерополиконденсаты с большим числом фенольных и индольных единиц. Наличие ароматических колец, циклического азота, азотсодержащих боковых цепей и углеводных остатков (рис. 4.1) придает гуминовым веществам относительно высокую стабильность.

Гуминовые и фульвокислоты значительно различаются по своим физическим и химическим свойствам. Фульвокислоты (от лат. fulvus — желтый), основные агенты подзолообразования, хорошо растворяются в воде и способны образовывать очень концентрированные водные растворы со значительной кислотностью, а также водорастворимые соли с катионами (Na, K, NH_4, Ca, Mg). Только в сильно щелочной среде (pH = 10) часть фульвокислот может осаждаться двухвалентными катионами кальция или бария, но в природных условиях подобная реакция практически не имеет места. Полуторные окислы (окислы Fe, Al) либо растворяются фульвокислотами и мигрируют в почвенном профиле, либо выпадают

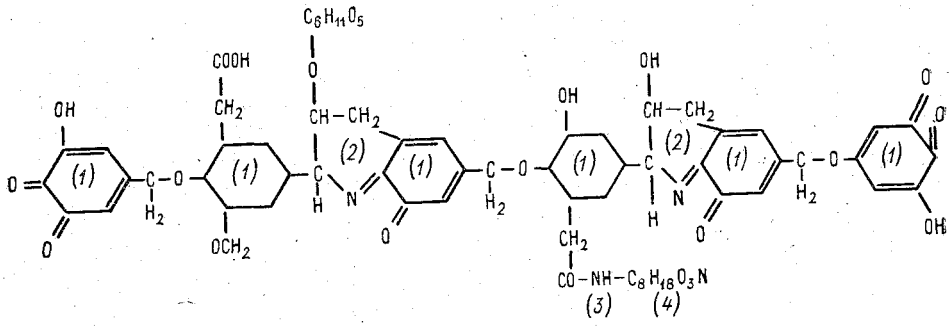


Рис. 4.1. Возможная структура гуминовой кислоты. По [385].

1 — ароматические кольца, *2* — циклический азот, *3* — азотсодержащая боковая цепь, *4* — углеводные остатки.

в осадок, формируя алюминиево-железистые аллювиальные горизонты. Направленность реакции раствор $\rightleftarrows$ осадок во многом зависит от концентраций окислов и фульвокислот. Разбавленные растворы, в которых на единицу окислов железа и алюминия приходится большое количество фульвокислот, как правило, обладают высокой миграционной способностью. В концентрированных же растворах, характеризующихся преобладанием окислов над содержанием фульвокислот, наблюдается осаждение этих окислов, что играет большую роль при образовании подзолов и подзолистых почв [139].

Гуминовые кислоты отличаются от фульвокислот прежде всего нерастворимостью в кислотах, легкой растворимостью в щелочах и осаждаемостью из щелочного раствора при его подкислении. Две фракции гуминовых кислот — собственно гуминовые кислоты черного или серого цвета (черные гуминовые кислоты) и ульминовые кислоты бурого цвета (бурые гуминовые кислоты) — отличаются как по составу и физико-химическим свойствам, так и экологически.

Нерастворимые в воде обезвоженные черные гуминовые кислоты в гелеобразном состоянии практически полностью переходят в раствор. Присутствие кальция приводит к их осаждению в виде гу-

матов, имеющих нейтральную реакцию и высокую устойчивость к растворению. Однако в недонасыщенном состоянии гуматы кальция растворимы и могут мигрировать в почвенном профиле. Черные гуминовые кислоты отличаются наиболее высоким содержанием углерода (58 % сухого обеззоленного вещества) и соотношением C : N, равным 17 : 1, хотя при этом характеризуются высокой устойчивостью к микробиологическому разложению.

Бурые гуминовые кислоты, придающие почвам, если они не оподзолены, бурую окраску, содержат несколько меньше углерода (55 %) и больше азота, в связи с чем соотношение C : N составляет 11 : 1. Зольность их больше, чем черных гуминовых кислот, что объясняется их малой растворимостью в воде(даже в виде свежеосажденных гелей) и способностью образовывать комплексные соединения с полуторными окислами, особенно с железом. Следует отметить, что такие комплексы устойчивы к микробиологическим атакам. Бурые кислоты слабо взаимодействуют с кальцием, легко отдают его в водный раствор и практически не мигрируют в почвенном профиле.

Вообще все гуминовые кислоты не дают истинных водных растворов. Растворяющее действие воды на связанный в почве гумус незначительно, чем и объясняется возможность его накопления. Однако образующиеся, как уже было сказано, геле- и золеобразные формы гуминовых кислот в зависимости от их растворимости могут мигрировать или аккумулироваться в почвенном профиле, что и определяет формирование различных типов почв.

Достаточно хорошо изучена способность гумусовых кислот разрушать минералы. Некоторые силикаты (кварц, каолинит, микроклин, плагиоклаз) достаточно устойчивы, другие же, например содержащие алюминий, быстро поглощают фульвокислоты и образуют выпадающие в осадок комплексы. Высокая подвижность кремния и относительная устойчивость алюминия в продуктах разложения минералов характеризует фульватный тип химического выветривания. Гуминовые кислоты в экспериментальных условиях также обладают способностью разлагать алюмосиликаты. Однако в природных условиях функциональные группы гуминовых кислот блокируются кальцием, содержащимся в растительных остатках, и связанные с почвой алюмосиликаты не подвергаются разрушению. Характер и скорость трансформации органических остатков в процессе гумусообразования обусловлены прежде всего химическим составом отмерших частей растений, составом почвы, степенью ее увлажнения и условиями аэробиоза. Как видно из схемы процесса гумусообразования (рис. 4.2), одним из звеньев этого процесса является гумификация — образование гумусовых кислот (гуминовых и фульвокислот), которые накапливаются — или частично транслоцируются — при трансформации мертвых растительных остатков. а также остатков микроорганизмов и животных. Роль последних, по-видимому, незначительна, так как минерализация их тканей происходит достаточно быстро, и даже при больших скоплениях трупов животных гумусовые вещества, как правило, не обнаруживаются.

Процесс гумификации можно рассматривать как консервацию органического вещества в форме новых устойчивых к разложению продуктов, являющихся аккумуляторами элементов питания и энергии.

Гумификация очень сложный процесс, в котором выделяют три стадии: 1) биохимическое окисление высокомолекулярных продуктов разложения органических остатков, в результате чего образуются гумусовые вещества; 2) трансформация гуминовых и фульво-

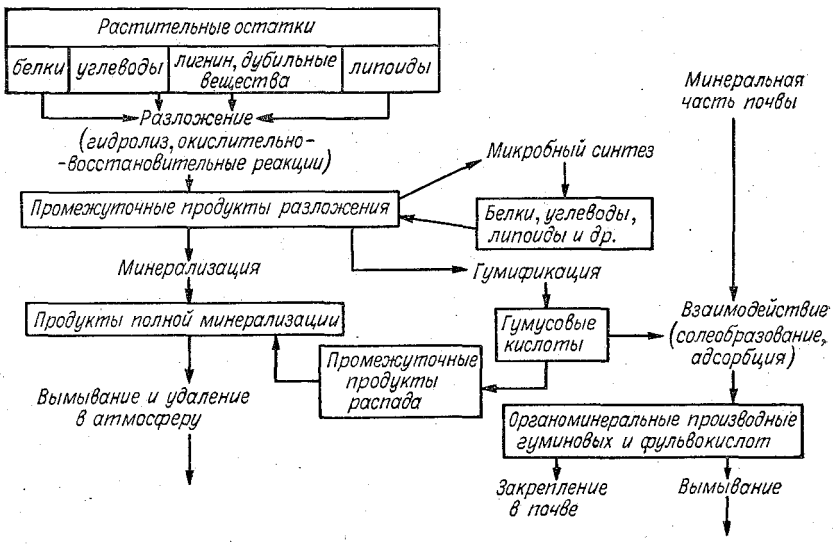


Рис. 4.2. Схема процесса гумусообразования. По [1].

кислот; 3) постепенная минерализация гумусовых веществ до конечных продуктов разложения. Последняя стадия наиболее продолжительна по сравнению с первыми двумя, а также с процессом минерализации свежих растительных остатков.

В разработку концепций гумусообразования большой вклад внесли советские почвоведы [1, 80, 102, 103, 134, 139, 165], которые показали роль микроорганизмов в процессе переработки первоисточников структурных единиц гумусовых веществ — находящихся в опаде углеводов (главным образом целлюлозы), лигнина, флавоноидов, таннинов (полифенолов). Микробиологическая деполимеризация азотсодержащих остатков растений сопровождается синтезом новых продуктов (ресинтез). Конденсация продуктов ресинтеза микроорганизмов с промежуточными продуктами разложения растительного опада, катализируемая ферментами (в частности, полифенолоксидазами, выделяемыми грибами), приводит к формированию структурных единиц гумусовых веществ (см. рис. 4.2). Происходит главным образом конденсация ароматических соединений (фенолов) с продуктами гидролиза белков и по-

лисахаридов. В результате имеет место гетерополиконденсация и стабилизация за счет изомеризации и перегруппировок.

В гумификации участвуют не только продукты ресинтеза, но и сама масса микроорганизмов. Грибы могут образовывать циклические соединения с открытой цепью, а также разлагать лигнин до фенольных мономеров и дальше окислять их ферментативно полифенолоксидазами. К фенольному ядру присоединяются азотсодержащие молекулы и образуют темноокрашенные вещества — хромопротеиды меланоидного типа, которые по химическому составу и некоторым свойствам очень близки к гуминовым кислотам. Они не растворяются органическими растворителями, но извлекаются щелочами и осаждаются кислотами. В присутствии сильных окислителей (перекиси водорода, марганцевокислого калия) происходит их обесцвечивание. Меланины с такими свойствами обнаружены у многих почвенных гифомицетов родов *Aspergillus Cladosporium*, *Stachybotrys*, *Alternaria*, *Stemphylium*, *Aureobasidium* и др. [6]. Пигменты синтезируются внутриклеточно, а во внешнюю среду попадают лишь после отмирания микроорганизма и лизиса мицелия, поскольку обладают более высокой резистентностью по сравнению с другими клеточными соединениями. Некоторые прокариоты (актиномицеты и бактерии, например *Azotobacter chroococcum*) также синтезируют темноокрашенные пигменты меланинового характера. Эксперименты с радиоуглеродом показали, что, помимо образованных микроорганизмами меланинов, в гумус включаются и другие компоненты их биомассы. Однако такие эксперименты носят качественный характер, и в настоящее время в большинстве экосистем трудно определить количественное соотношение частей гумуса почвы, образованных из метаморфизированного растительного опада и из биомассы и продуктов метаболизма микроорганизмов. Решение этой проблемы осложняется отсутствием информации о продуктивности почвенных микроорганизмов, энергетическом обеспечении продукционного процесса и скорости оборота биомассы микроорганизмов.

Изучение запасов опада, подстилки и содержания гумуса в лесных биогеоценозах показывает, что в пределах одной экосистемы между величинами запасов существует высокая корреляция [78]. Так, в горизонте *A*1 коэффициент корреляции составляет $0{,}90 \pm 0{,}05$. Максимальный коэффициент корреляции отмечается для опада и содержания в почве фульвокислот ($0{,}95 \pm 0{,}03$), и в то же время практически отсутствует корреляция между опадом, подстилкой, фракциями и содержанием гуминовых кислот в лесных почвах. Фульвокислоты — наиболее подвижная группа гумусовых веществ, и они поступают в основном из подстилки, задерживаясь и частично фракционируясь в почве; их источником является прежде всего наземная фитомасса. Гуминовые кислоты образуются главным образом из корней и корневищ растений, т. е. это гумификация органического материала на месте, причем в ней активно участвуют фито- и сапрофаги, в том числе дождевые черви. Таким образом, образование гумусового горизонта идет двумя путями —

образование «на месте» и вымывание гумусовых веществ в почву, «пропитка» ее гумусом, главным образом подвижными органическими соединениями в основном фульватного типа. Отсюда следует, что запасы подстилки коррелируют в первую очередь с гумусовым горизонтом, сформированным пропиткой минерального субстрата органическими растворами и именно поэтому отмечается высокая корреляция запаса подстилки с содержанием фульвокислот и отсутствие корреляции с гуминовыми кислотами. Образование в почве гуминовых кислот коррелирует в первую очередь с периодом биологической активности — числом дней со среднесуточной температурой выше 10 °С, при этом запас продуктивной влаги должен быть выше влажности завядания. По мнению Т. В. Аристовской, запасы почвенного гумуса представляют собой интегральный итог длительного продукционного процесса микроорганизмов, сопровождавшегося разложением их остатков и консервацией наиболее устойчивых клеточных компонентов и продуктов метаболизма микроорганизмов.

Достаточно широко распространено мнение об устойчивости гумуса к воздействию микроорганизмов, однако хорошо известно также, что наряду с новообразованием гумусовых веществ в почвах постоянно протекают процессы его минерализации. Расщепление соединений, содержащих бензольное кольцо фенола с боковыми цепями, требует особых ферментов типа дезоксигеназ, которые часто отсутствуют у наиболее распространенных в почве микроорганизмов. В связи с этим уже в течение ряда лет ведется полемика о существовании специфических групп микроорганизмов, разлагающих гумус, и способности неспециализированных видов к деструкции гумуса. С. Н. Виноградский еще в 1925 г. выдвинул гипотезу, согласно которой микрофлора, участвующая в разложении свежего растительного опада («зимогенная») и в основном вносимая с растительной массой, занимает особое экологическое положение, в отличие от «автохтонных» микроорганизмов, участвующих в расщеплении гумусовых веществ. В настоящий момент не существует единой точки зрения при решении этой проблемы. В деструкции гумуса не ясна также роль химических реакций, протекающих в почвах. Весьма вероятно, что процессы разрушения устойчивых соединений гумусовых веществ обусловлены комплексным действием микроорганизмов и абиотических факторов среды. Известно, что разные фракции гумуса демонстрируют неодинаковую резистентность к деструкции. Существование в почвах гумуса очень древнего возраста свидетельствует о частичном его выпадении из биологического круговорота и наличии «стабильной» части резервуара почвенной органики.

Наиболее активно гумус разрушается в присутствии доступных микроорганизмам водорастворимых органических соединений. Можно допустить, что гумус вовлекается в процессы совместного метаболизма и легче разлагается в условиях соокисления [7]. Такие процессы могут осуществляться и неспецифическими микроорганизмами (грибами, бактериями и актиномицетами). Эксперимен-

тально подтверждено участие грибов из родов *Aspergillus*, *Penicillium* и др. в деструкции гумусовых веществ (главным образом фульвокислот). При этом одни виды использовали фульватную часть как источник углерода и азота, другие ассимилировали только азот (или только углерод). Было исследовано также разрушение железогумусовых комплексов под влиянием выращенных в культуре бактерий *Pedomicrobium, Seliberia* и других микроорганизмов, о чем свидетельствовало отложение железа. Гуминовая часть использовалась этими гетеротрофами как источник органических веществ и энергии. Вполне вероятно, что подобные эксперименты в недалеком будущем помогут разобраться в механизмах минерализации гумуса.

Качественные и количественные характеристики гумуса значительно варьируют в почвах разных типов вследствие того, что он образуется из растительных остатков разного химического состава, в различных условиях, а в его формировании участвует комплекс организмов, специфичный для каждой природной зоны.

Накопление органического вещества в почвах определяется прежде всего соотношением между ежегодным поступлением органического материала и его убылью в результате процессов минерализации. Поскольку при разных гидротермических условиях это соотношение различно, то различно и содержание углерода в разных типах почв. Так, почвы, формирующиеся в условиях периодически промывного режима осадков (например, черноземы), для которых характерна степная и лугово-степная растительность, содержат максимальное количество почвенного углерода. С промывным типом водного режима связана лесная растительность и формирование подзолистых, серых лесных и бурых лесных почв. Они характеризуются в 5—10 раз меньшим содержанием гумусовых веществ в гумусовом горизонте. Количество же опада едва ли в два раза больше в степных и луговых сообществах по сравнению с лесными. Согласно Родину и Базилевич [146], биомасса опада в хвойных и хвойно-лиственных лесах (подзолистые почвы) составляет 4—7 т/га, в лиственных и широколиственных (серые лесные) — 5—7 т/га, в луговых степях и остепненных лугах (черноземы) — 10—13 т/га. Исследования почвоведов [64, 139] показали, что в степных почвах преобладают черные гуминовые кислоты, практически полностью растворимые в воде в виде гелей, что приводит в периоды увлажнения к их миграции в более глубокие слои почв и образованию мощных гумусовых горизонтов. В лесных же почвах преобладают бурые гуминовые кислоты, слабо растворимые в воде, в результате чего миграция их ограничена и гумусовые горизонты маломощны. Для торфяно-болотных почв также характерны бурые гуминовые кислоты. В лесных почвах описано по меньшей мере три типа гумуса — мулль, модер и мор,— которые образуются как результат взаимодействия органических и минеральных соединений, с одной стороны, и почвенных организмов и растительности — с другой. Нейтральный (мягкий, муллевый) гумус образуется под широколиственным лесом в бурых лесных почвах, где подстилка

обычно не накапливается из-за ее активной переработки беспозвоночными животными, дождевыми червями и микроорганизмами. Мягкий гумус состоит из органо-минеральных соединений, характеризуется слабокислой реакцией и соотношение C : N в нем обычно ниже 20 : 1. Такой же тип гумуса формируется под травянистыми формациями.

Грубый гумус типа мор образуется в хвойных лесах, где процессы разложения опада протекают медленно, поскольку почвенная фауна бедна, в ее составе отсутствуют настоящие сапрофаги и деструкция осуществляется в основном грибами. Гумус имеет кислую реакцию, соотношение углерода и азота в нем всегда выше 20.

Гумус типа модер занимает промежуточное положение между мягким и грубым гумусом. Он формируется под смешанными лесами в условиях достаточно быстрой минерализации растительных остатков, в переработке которых участвуют почвенные беспозвоночные, при этом дождевые черви, как правило, отсутствуют. Органо-минеральные комплексы модер-гумуса менее насыщены основаниями, чем муллевые. В анаэробных условиях дальнейший диагенез и метаморфизация гумусовых веществ приводит к образованию керогена, основного органического вещества осадочных горных пород, и битумоида, составляющего очень небольшую часть недоокисленного органического вещества литосферы (от десятых долей до нескольких процентов). Кероген — сложный нерегулярный полимер, не растворимый в воде, органических растворителях, кислотах и щелочах; битумоид экстрагируется органическими растворителями.

Исследования коэффициентов изотопной дискриминации керогена показывают, что $\delta^{13}C$ морских осадочных фаций составляет —23... —26 ‰ и существенно отличается от $\delta^{13}C$ живой фитомассы биогеоценозов (—18... —22 ‰). В результате были выдвинуты две гипотезы, объясняющие механизмы образования керогена и изменения его изотопного состава. Согласно первой, меньшая устойчивость к микробиологической атаке белков и углеводов (более тяжелых изотопически) приводит к их минерализации и элиминации, в то время как липиды, более резистентные к воздействию микроорганизмов, сохраняются. Поскольку липиды содержат меньше изотопа углерода ^{13}C, кероген тоже обеднен этим изотопом по сравнению с исходным материалом. Согласно второй гипотезе, образование керогена связано не с элиминацией белков и углеводов, а с их полимеризацией, сопровождаемой удалением только функциональных групп, в которых углерод связан с гетероатомами и обогащен изотопом ^{13}C [43]. Подтверждением этой гипотезы могут служить результаты спектральных исследований, показывающие, что по мере перехода от фульвокислот к гуминовым и увеличении относительной молекулярной массы количество функциональных групп уменьшается.

Изучение физико-химических свойств фульвокислот, гуминовых кислот и керогена позволило установить, что они образуют после-

довательный генетический ряд: фульвокислоты → гуминовые кислоты → керген.

Фульвокислоты, как уже отмечалось, имеют меньшую относительную молекулярную массу, чем гуминовые, и большее количество гетероатомов в своем составе. Гуминовые кислоты близки по составу к керогену, и в осадочном органическом веществе обычно обнаруживается взаимосвязь количественного содержания гуминовых кислот и керогена. По мере увеличения диагенетических изменений количество фульвокислот уменьшается за счет роста содержания гуминовых кислот, далее отмечается уменьшение концентрации гуминовых кислот и увеличение содержания керогена.

Наблюдаемое обеднение фульвокислот легким изотопом ^{12}C и обогащение им гуминовых кислот (рис. 4.3), по-видимому, является доказательством того, что фульвокислоты — промежуточные соединения между исходными компонентами, содержащими белки, углеводы, липиды, и гуминовыми кислотами. Отщепление более тяжелых изотопически функциональных групп (карбоксильной, формильной, кетогрупп и др.) приводит к обогащению полимерных соединений легким изотопом ^{12}C. Другой возможной причиной фракционирования изотопов могут быть реакции полимеризации. Исследования показывают, что полимер может обогащаться на несколько промилле по сравнению с углеродом мономеров даже при нормальных условиях [41, 43].

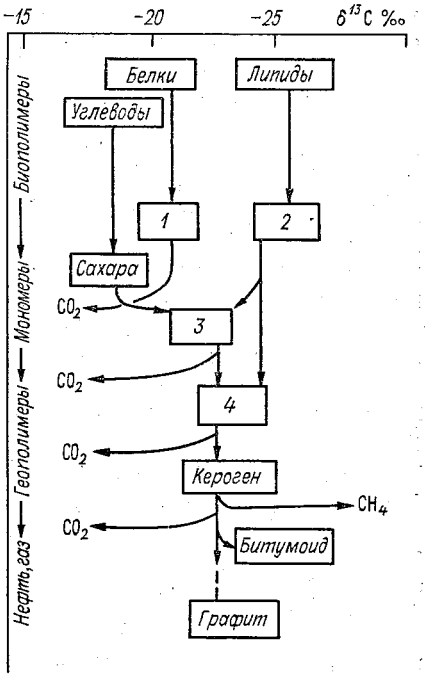


Рис. 4.3. Схема изменения изотопного состава углерода в процессе превращения биополимеров в ископаемые формы органического вещества. По [43].

1 — аминокислоты, *2* — липидные компоненты, *3* — фульвокислоты, *4* — гуминовые кислоты.

Растворенное в воде органическое вещество по составу близко к фульвокислотам. При его осаждении в результате продолжающейся полимеризации содержание фульвокислот уменьшается за счет возрастающей концентрации гуминовых кислот. Затем увеличивается количество керогена (на фоне уменьшения количества гуминовых кислот) и в конечном итоге все органическое вещество переходит в стабильную форму керогена. Незначительная часть

гуминовых кислот образует основу битумоидной фракции органического вещества, которая представляет собой сложные комплексы этих кислот с такими соединениями, как алканы, жирные кислоты, пигменты и другие липидные компоненты.

Полное исчезновение гуминовых кислот и образование керогена свидетельствуют об окончании диагенеза органического вещества. В дальнейшем на новой (катагенетической) фазе превращения керогена происходят уже под влиянием литогенетических факторов — повышения температуры и давления, процессов раскристаллизации минеральной части осадков и др. В одних условиях дальнейшая циклизация и конденсация структуры керогена приводит в конечном итоге к образованию графита, а в других — происходит отщепление некоторых подвижных соединений (газов, жидких углеводородов и т. д.). Содержание битумоида, как правило, увеличивается по мере катагенетических преобразований керогена и в его составе возрастает фракция углеводородов. На определенной стадии преобразований органического вещества и в определенных условиях этот процесс достигает максимального развития, что получило название главной фазы нефтеобразования. После прохождения этой фазы органическое вещество утрачивает признаки своего биологического происхождения. По-видимому, именно эта закономерность привела к непрекращающимся дискуссиям по проблеме о природе нефти — имеет ли она органическое или минеральное происхождение. Исследования изотопного фракционирования углерода свидетельствуют скорее о биологическом происхождении нефти. Для некоторых соединений нефти можно установить биологических предшественников. Так, жирные кислоты являются исходной компонентой образования нормальных алканов, восстановленные продукты входящего в состав хлорофилла многоатомного спирта фитола дают начало изопреноидным углеводородам, а порфириновое ядро хлорофилла — порфиринам [43].

Спорной является и проблема происхождения природного газа. Известно, что метан образуется на многих стадиях превращения органического вещества (при микробиологическом восстановлении углекислого газа водородными бактериями, ферментативном расщеплении уксусной кислоты, микробиологической деструкции целлюлозы при «метановом брожении клетчатки», описанном в главе 1). При захоронении органического вещества в осадках и затухании активности микроорганизмов образование метана связано с изменением структуры керогена.

4.2. Запасы органического углерода в почвах

В почвах сосредоточены огромные запасы органического углерода нашей планеты. Естественные или антропогенные изменения размеров этого резервуара могут оказать большое влияние на углеродный цикл, в связи с чем необходимо как можно точнее определить количество содержащегося в почвах углерода. Такие

попытки предпринимались неоднократно и при этом использовались различные подходы. В основу одних оценок положены типы почв [201, 220] или типы растительности [180, 405, 430, 432, 493], а в основу других — результаты модельных расчетов продуктивности растений и интенсивности разложения растительного опада [354]. Обзор имеющихся результатов (табл. 4.1) показывает, что

Таблица 4.1

Глобальные оценки органического углерода ($C_{орг}$) в почвах земного шара

Источник	Сухое органическое вещество, 10^{12} кг	$C_{орг}$	
		10^{12} кг С	% С в веществе
[349]		700	
[388]		1085	
[81]	2400	1200	50
[10]		1392	
[8]	2042	1021	50
[102, 103]	2500	1500	58
[201]		3000	
[430]		1456	
[180]		1636*	
		2070*	
[288]	2846	1423	50
[57]		1181	
[405]*		1395*	
[405]**		1484**	
[203]		2200	
[493]		1309***	
[493]		1728	
[220]		1500	

Примечание. Звездочкой отмечены оценки, основанные на анализе содержания углерода в экосистемах, двумя звездочками — в географических зонах, тремя — в жизненных зонах Холдриджа.

различия в глобальных оценках существенны — от $700 \cdot 10^{12}$ кг С [349] до $3000 \cdot 10^{12}$ кг С [201]. В связи с этим возникла необходимость в анализе причин различий и на основе последних исследований содержания $C_{орг}$ в разных типах почв получения реалистичной характеристики углеродного почвенного резервуара. Анализ имеющихся результатов показал, что несоответствие в глобальных оценках обусловлено двумя причинами: использованием специалистами разных данных о содержании $C_{орг}$ в отдельных типах почв, а также несовпадением размеров площадей.

Наиболее сильная дифференциация в оценках содержания $C_{орг}$ отмечается для тех типов почв, сведения о которых минимальны. Это в первую очередь относится к почвам арктической и бореальной зон. Так, для арктических березняков концентрация $C_{орг}$, по данным Р. Эверета [248], составляет 2,7 кг/м^2, по данным В. А. Ковды [80, 81], в тундровых почвах содержится 23,2 кг С/м^2, а по данным М. М. Кононовой [103], — 42,3 кг С/м^2. Для почв

Аляски приводятся более высокие значения — до 200 кг С/м^2 [371]. Вполне естественно, что содержание $C_{орг}$ в почвах арктической тундры, занимающей обширные территории, может варьировать довольно значительно и для получения реальных осредненных характеристик необходимы дальнейшие исследования. Существенно отличаются также оценки содержания $C_{орг}$ в мерзлотно-таежных почвах — от 20 до 60 кг С/м^2 [103, 288].

При получении значений концентрации $C_{орг}$ болотных почв часто учитывается не весь углерод, а только углерод гумуса, в связи с чем совершенно естественно возникают значительные расхождения в оценках — от 47 до 200 кг С/м^2. В дальнейшем, очевидно, должен быть выработан единый подход к исследованию содержания $C_{орг}$ болотных почв. Следует ожидать существенной дифференциации в содержании углерода болотных почв разных географических зон. В болотах тропической зоны, где идет достаточно быстрая диссимиляция органики, накопление $C_{орг}$ значительно меньше, чем в болотах бореальной или суббореальной зон, характеризующихся огромными запасами торфа, поскольку процессы деструкции замедлены.

Существуют некоторые расхождения в оценках концентрации углерода в черноземных, подзолистых, дерново-подзолистых, бурых и серых лесных почвах. Для тропических и субтропических областей — как гумидных, так и аридных — различия в содержании $C_{орг}$ несущественны. Однако сведений о концентрации углерода в этих почвах сравнительно мало, и вполне возможно, что дальнейшие исследования могут внести значительные коррективы.

Другой причиной, объясняющей несовпадение глобальных оценок количества органического углерода в почвах мира, являются различия в размерах площадей, которые занимают отдельные типы почв. Это связано с использованием при оценках разных мировых почвенных карт, в основу построения которых положены несколько иные принципы (например, карты СССР и карты ФАО/ЮНЕСКО). При создании почвенных карт в СССР доминирующее значение получили биоклиматические и биоэкологические концепции. В карте ФАО/ЮНЕСКО главным образом используется профильный морфогенетический принцип, что не всегда позволяет выявить генетические подтипы почв, хотя легенда карты и отражает ряд важных почвенных подразделений. Часто процессы, приводящие к дифференцированию почвенного профиля, являются основой для объединения многих почвенных групп независимо от законов зональности. Так, например, под термином «лювисоли» скорее подразумевается процесс выщелачивания и иллювиирования глинистых частиц без их разрушения на фоне высокого содержания обменных оснований, протекающий во всех зонах. По мнению специалистов, карты ФАО пригодны для сравнительно небольших стран, где нет значительных биоклиматических различий и гидротермические параметры хорошо известны. Однако эти карты создают неверное представление об экологических — в том числе и агроэкологических — особенностях больших территорий, поскольку

они не отражают температурного и водного режимов почвообразования.

Обсуждение достоинств и недостатков разных почвенных карт мира не является задачей данной работы. Однако следовало обратить внимание на различия в принципах построения этих карт, так как в результате не всегда возможна полная идентификация типов почв, чтобы понять причину несоответствия занимаемых этими почвами площадей. Особенно заметны расхождения в оценках Бона [201] и Н. Н. Розова и М. Н. Строгановой [148]. В первой работе площади подзолистых почв больше на $600 \cdot 10^4$ км^2, черноземов — на $250 \cdot 10^4$ км^2, болот — на $130 \cdot 10^4$ км^2, в то время как площади песчаных почв, сероземов и солонцов, по данным этого же автора, значительно меньше — на $500 \cdot 10^4$ и $200 \cdot 10^4$ км^2 соответственно. Любопытно заметить, что и общая площадь оказалась меньше — $12\,205 \cdot 10^4$ км^2, а не $13\,339 \cdot 10^4$ км^2 [148] или $13\,180 \times 10^4$ км^2 [288].

В итоге расхождения в оценках концентраций $C_{орг}$ в разных почвах, а также занимаемых ими площадей объясняют заметные различия в полученных разными специалистами значениях глобального содержания углерода почв.

Для наших оценок была использована легенда крупномасштабной почвенной карты мира, вышедшей под редакцией В. А. Ковды и Е. В. Лобовой [148]. При этом во внимание приняты только почвы, занимающие довольно большие площади (не менее 100×10^4 км^2), т. е. 24 типа почв общей площадью $1287{,}6 \cdot 10^4$ км^2. Остальные $463{,}5 \cdot 10^4$ км^2 содержат не более 2 % органического углерода, и их детальной оценки не произведено.

При определении $C_{орг}$ исследуется, как правило, однометровый слой почвы. Для многих минеральных почв такая глубина при оценке $C_{орг}$ является излишней, потому что содержание углерода во многих из них быстро убывает в почвенном профиле. В органических же почвах — главным образом торфяниках — органические вещества содержатся в большем объеме, чем в минеральных почвах, однако углерод, находящийся на глубине более 1 м, считается не связанным с другими углеродными резервуарами земной поверхности и часто игнорируется в ходе глобальных оценок. В данной работе мы попытались учесть весь углерод органических почв.

Значения содержания $C_{орг}$ в отдельных типах почв получены в основном как средние из имеющихся эмпирических данных, если различия в них невелики (например, для красно-желтых и красных почв, красноземов и желтоземов, черных тропических слитых, пустынных и т. п.).

В некоторых случаях использованы результаты отдельных специалистов (табл. 4.2). Так, для тундровых почв принята оценка Бона [201] — 20 кг С/м^2, которая кажется более обоснованной, для арктических — 5 кг С/м^2 [77], мерзлотно-таежных — 10—20 кг С/м^2 [274]. При характеристике черноземных почв предпочтение отдано результатам советских почвоведов [80, 81, 103, 165].

Таблица 4.2

Количество $C_{орг}$ в почвах разных типов

Почвы	Площадь		Концентрация $C_{орг}$ в 1-м слое, кг/м²										Содержание $C_{орг}$	
	10^6 км²	%	[102, 103]	[167]	[164]	[80, 81]	[15]	[139]	[201]	[288]	[77]	[94]	10^{12} кг	%
Красно-желтые ферралитные	11,0	8,3	17,4	8,8					12,0	9,8—29,0		12,7	140,7	6,7
Красные альферритные	10,6	7,8	16,3	10,9					12,0			13,1	138,1	6,6
Ферралитно-глеевые	2,2	1,7							10,0			10,0	22,4	1,1
Черные тропические слитые	2,7	2,0	17,4						14,0			15,5	42,5	2,0
Желтоземы, красноземы	4,6	3,5	16,4		9—17				8,0			12,0	55,7	2,6
Черноземы	3,1	2,3										33,3	101,8	4,8
мощные			41,1		46,4									
обыкновенные			24,7		26,1									
выщелоченные			29,7		31,9	31,9								
Каштановые	3,7	2,7	9,3—10				9—13	12,2	16,0			11,0	40,3	1,9
Коричневые	3,8	2,9	14,7					17,7	16,0			16,0	61,3	2,9
Серо-коричневые	3,2	2,4							16,0			16,0	51,7	2,4

Коричнево-красные	5,1	3,8					13,0					13,0	66,6	3,2
Красновато-бурые	4,3	3,2							7,5			7,5	32,2	1,5
Красно-бурые	7,5	5,7							4,0	4,2		4,0	29,9	1,4
Бурые полупустынные и пустынные	15,5	11,6	3,6		5,8				5,0	5,8		4,5	69,8	3,3
Серо-бурые пустынные	1,4	1,0				4,6						4,6	6,4	0,3
Сероземы, солонцы	3,5	2,6	4—5		2,9				5,5			4,2	14,8	0,7
Пески	5,8	4,3							4,0			4,0	23,2	1,1
Подзолистые и дерново-подзолистые	10,7	8,0	5,7		5,8		11,5	12,8	21,0			12,0	128,7	6,1
Серые лесные	1,2	0,9	12,5			12,5			20,0	13,4		16,0	19,0	0,9
Серые и светлосерые								10						
Темносерые								20—23						
Бурые лесные	6,6	5,0	15,3		12,8			16,7	18,0			16,0	105,3	5,0
Мерзлотно-таежные	6,7	5,0							60	20,6	5—10	10	67,2	3,2
Тундровые	6,9	5,3	4,2						20,0	20,4	5—10	20	137,8	6,5
Арктические	1,0	0,7	4,2						20,0		5,0	5,0	4,8	0,2
Болотные	3,2	2,4							200	47,1		200	630,0	29,9
Пойменные	4,5	3,3	25,7			17,4			20,0			19,0	84,8	4,0
Остальные	4,6	3,4											29,5	1,7
Всего	133,4	100											2104,5	100

По-видимому, оценка Бона для черноземов (40 кг С/м^2) завышена. Такое количество углерода встречается только в мощных черноземах, обыкновенные же и выщелоченные содержат не более 25—30 кг/м^2, поэтому более реальное значение — как среднее для всех черноземов — 33,3 кг/м^2.

Для подзолистых, дерново-подзолистых, бурых и серых лесных почв также использованы данные советских почвоведов. В настоящее время о содержании углерода в этих почвах накоплено значительно больше данных, чем о многих других почвах, и здесь можно говорить о достаточно надежных оценках. Суммарное содержание $C_{орг}$ в почвах Земли, по нашим данным [94], составляет 2100×10^{12} кг (см. табл. 4.2). Полученные нами значения практически совпадают с результатами Дювиньо и др. [180] и Цинке [493], но они на $1000 \cdot 10^{12}$ кг меньше максимальных оценок Бона [201] и на $(500 \ldots 600) \cdot 10^{12}$ кг больше часто используемых данных Кононовой [103], Поста [405], Бюринга [220]. Весьма вероятно, что результаты последних двух авторов занижены, поскольку не достаточно полно учтена роль органических почв. Заметим, также, что сравнение данных М. М. Кононовой с нашими не совсем правомерно, так как в ее работе основное внимание было уделено учету углерода гумуса, а не суммарного углерода. Полученные результаты еще раз подтверждают, что почва является огромным резервуаром органического углерода на нашей планете. В ней содержится значительно больше углерода — в 3,8 раза,— чем в биомассе наземных экосистем, что сопоставимо с запасами $C_{орг}$ в океане и ископаемом топливе. Вполне естественно, что значительные изменения размеров этого резервуара могут существенно отразиться на составляющих углеродного баланса и содержании CO_2 в атмосфере.

На основании данных о содержаии $C_{орг}$ в почвах разных типов оказалось возможным установить, что наибольшее количество углерода находится в органических почвах (торфяно-болотных, мерзлотно-таежных, арктических). Занимая около 22 % площади суши, они сосредоточили в себе примерно 40 % почвенного углерода. По данным Шлезингера [430], в органических почвах содержится около 35 % всего количества углерода почв. В почвах пустынных, а также засушливых и сухих областей, которые занимают примерно такие же площади (пустынные — примерно 24 %, а засушливые и сухие — 19,5 %), содержится значительно меньшее количество углерода — 8,4 и 13,5 % соответственно, в почвах гумидных областей тропических и субтропических поясов (25,8 % площади) — 30 % общего запаса углерода, в лесных почвах (4,5 % площади) — 5,2 % и, наконец, в степных (5,9 % площади суши) — 8,1 % углерода.

Поскольку некоторые неорганические соединения углерода образуются в почвенных горизонтах в результате биотических процессов, их также следовало бы включить в глобальную оценку углеродного резервуара. Карбонаты кальция осаждаются в разных формах в аридных условиях. По данным Шлезингера [431], почвы

Аризоны содержат в 4—7 раз больше карбонатного углерода, чем органического. Экстраполируя результаты, полученные в Аризоне, на почвы всех аридных территорий, можно рассчитать, что количество углерода, сосредоточенного в карбонатах пустынь мира, составляет (800... 930) $\cdot 10^{12}$ кг. Неопределенность таких оценок, к сожалению, крайне велика — (550... 1800) $\cdot 10^{12}$ кг С [432].

Следует отметить, что карбонатный резервуар почв занимает особое место в глобальном цикле. Он находится в области между геологическим и биосферным резервуарами, поскольку многие из карбонатных отложений крайне малоподвижны и имеют очень большой возраст.

На основании данных о содержании $C_{орг}$ в почвах разных типов было выявлено широтное изменение концентрации почвенного углерода — увеличение от экватора к полюсам, максимум в бореальной зоне и некоторое уменьшение в полярном поясе (рис. 4.4), а также распределение органического углерода в почвах разных поясов земного шара (табл. 4.3, рис. 4.5). Наибольшее количество органического углерода — 35 % — сосредоточено в бореальном поясе, на втором месте стоит тропический пояс (27,5 %), площадь которого достаточно велика, чем и объясняется сравнительно высокое содержание углерода в целом для этого пояса при низких его концентрациях по сравнению с почвами других поясов. В субтропической и суббореальной зонах содержание углерода примерно

Таблица 4.3

Распределение $C_{орг}$ почв в различных поясах и областях

Пояс, области	Площадь		Содержание С		
	10^6 км²	%	кг/м²	10^{12} кг	%
Тропический	56,3	42,1	10,3	579	27,5
влажные	25,9	19,4	13,5	349	16,6
засушливые и сухие	17,4	13,0	8,9	155	7,3
полупустынные и пустынные	13,0	9,7	5,7	75	3,6
Субтропический	25,7	19,3	12,9	330	15,7
влажные	6,5	4,9	20,3	133	6,4
засушливые и сухие	8,6	6,4	16,0	138	6,5
полупустынные и пустынные	10,6	8,0	5,6	59	2,8
Суббореальный	21,9	16,5	14,6	320	15,2
лесные	6,0	4,5	18,1	109	5,2
степные	7,9	6,0	21,3	169	8,0
полупустынные и пустынные	7,9	6,0	5,3	42	2,0
Бореальный	23,7	17,8	31,1	739	35,1
таежно-лесные	15,4	11,5	35,8	549	26,1
мерзлотно-таежные	8,3	6,3	22,6	190	9,0
Полярный	5,7	4,3	23,9	136	6,5
Всего	133,4	100,0	15,8	2104	100,0

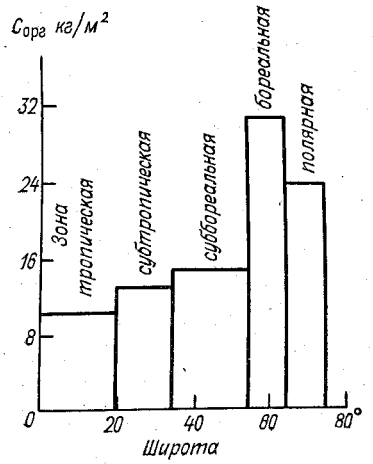


Рис. 4.4. Зональное изменение концентрации $C_{орг}$ в почвах.

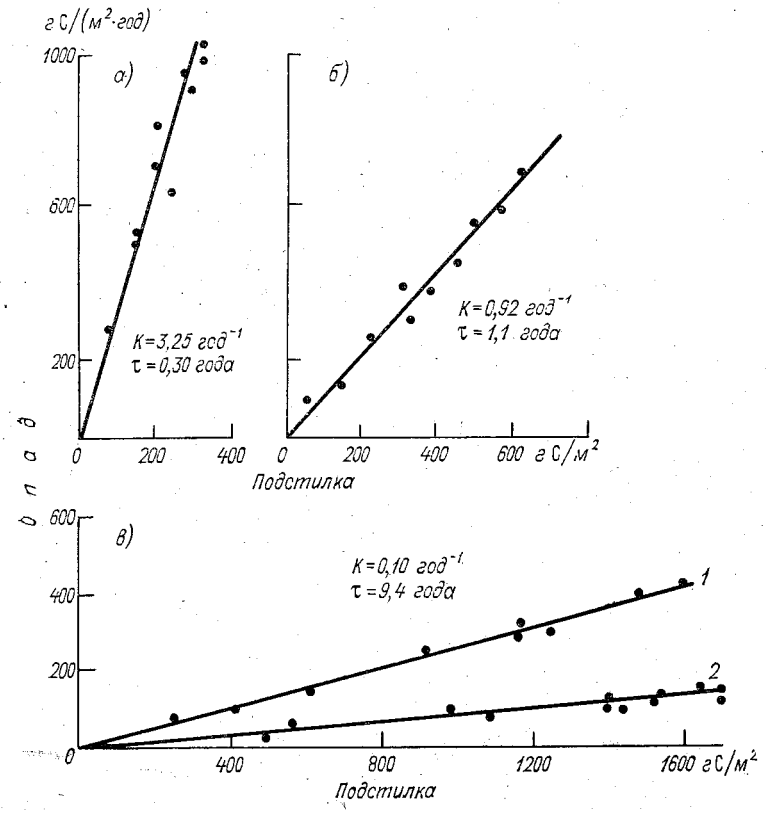


Рис. 4.5. Соотношение углерода в опаде и детрите в почвах тропического (*а*), суббореального (*б*) и бореального (*в*) поясов.

1 — теплая часть бореального пояса, *2* — холодная.

одинаково (15,7 и 15,2 % соответственно) и, наконец, в полярной зоне запасы органического углерода минимальны, так как ее площадь мала. Сделанные оценки, безусловно, содержат некоторую неопределенность из-за недостатка данных о содержании $C_{орг}$ главным образом в почвах бореального и полярного поясов. Вполне вероятно также, что существенные коррективы в глобальные оценки могут быть внесены в дальнейшем в процессе исследований почв тропического пояса, информация о площадях которого и концентрациях $C_{орг}$ недостаточна и противоречива.

Основная масса органического углерода почв заключена в гумусе и торфе, т. е. в относительно устойчивых к разрушению комплексах. В подстилке (или детрите) содержится не более 4 % общего количества $C_{орг}$ (около $80 \cdot 10^{12}$ кг).

Глобальные и локальные оценки содержания углерода в опаде и подстилке (табл. 4.4, 4.5) получены на основании многочисленных данных специалистов, проводивших исследования в разных экосистемах по Международной биологической программе [145]. Запасы подстилки варьируют в широких пределах в разных почвах, составляя в тундровых и болотных $(12... 15) \cdot 10^6$ г С/га, а в солонцеватых и пустынных — $0{,}09 \cdot 10^6$ г С/га. В общем почвы тропического пояса характеризуются самым низким содержанием детрита (0,12 кг С/м^2 или примерно 1,2 % общего запаса $C_{орг}$ тропических почв), а бореального и полярного — самым высоким (2,4—1,7 кг С/м^2 или 7,8—7,1 % общего содержания $C_{орг}$ этих почв). Количество опада, напротив, наиболее велико в тропических дождевых и горных тропических лесах (красно-желтые почвы и горные желтоземы и красноземы): 800—1000 г С/(м^2·год). Минимальные значения опада характерны для пустынных экосистем — примерно 20 г С/(м^2·год) (серо-бурые пустынные, пустынные и солонцеватые почвы).

Большие погрешности в результатах, полученных при экспериментальных определениях массы подстилки в различных экосистемах, обусловлены не только методическими трудностями. Исследования в лесных экосистемах [78] обнаружили значительные вариации в запасе детрита даже в пределах одной парцеллы, и точность определения, как правило, не превышает 60 %. В связи с этим не вызывают особого удивления существенные расхождения в глобальных оценках детрита (заметим, кстати, весьма немногочисленных). Можно предположить, что более низкое по сравнению с нашими оценками содержание детрита, полученное Айти и др. [180] — около $60 \cdot 10^{12}$ кг С, — обусловлено тем, что авторы использовали для своих расчетов данные о площадях, занимаемых различными биомами, из сводки Уиттекера и Лайкенса [477, 479], в которой явно завышены размеры площадей тропических лесов. Поскольку в тропических биомах запасы детрита малы, глобальная оценка могла оказаться заниженной.

Несмотря на указанные разногласия в глобальных оценках, общие закономерности распределения детрита в разных климатических поясах совпадают.

Таблица 4.4

Содержание $C_{орг}$ в опаде и подстилке некоторых экосистем, ассоциированных с определенным типом почв

Почвы	Опад, т/(га·год)		Подстилка, т/га		K	Подстилка / опад
	органическое вещество	C(40 %)	органическое вещество	C(40 %) / C(35 %)		
Красно-желтые (тропический дождевой лес)	25,0	10,0		3,70 / 3,25	3,07	0,37 / 0,33
Красные (тропический листопадный лес)	9,3	3,7		4,90 / 4,25	0,80	1,30 / 1,14
Горные желтоземы, красноземы (горные тропические леса)	21,0	8,4		17,10 / 15,00	0,60	2,00 / 1,79
Красно-бурые (тропические саванны)	7,2	2,9		2,00 / 1,75	1,65	0,69 / 0,61
Черные тропические (тропические саванны)	7,2	2,9		2,00 / 1,75	1,65	0,69 / 0,61
Пустынные (экстремальные пустыни)	0,6	0,2		0,09 / 0,08	3,00	0,38 / 0,33
Красновато-бурые (полупустыни)	2,4	1,0		0,57 / 0,50	1,92	0,59 / 0,52
Горные бурые лесные	7,5	3,0		17,10 / 15,00	0,20	5,70 / 5,00
Солонцеватые	0,6	0,2		0,09 / 0,08	3,00	0,38 / 0,33
Подзолистые	4,5	1,8	20—50 / 35	14,00 / 12,25	0,15	7,70 / 6,69
Серые лесные	7,5	3,0	30—32 / 31	12,40 / 10,85	0,30	4,10 / 4,13
Черноземы	9,0	3,6	10—15 / 12,5	5,00 / 4,38	0,82	1,39 / 1,22
Каштановые	4,2	1,7	3	1,20 / 1,05	1,60	0,71 / 0,63
Сероземы	1,2	0,5	3	1,20 / 1,05	0,46	2,50 / 2,20
Серо-бурые пустынные	0,6	0,2	—	—		—
Тундровые	2,2	0,9		14,30 / 12,53	0,07	15,70 / 13,80
Болотные	2,5	1,0		14,3 / 12,50	0,08	14,30 / 12,50

4.3. Соотношение процессов минерализации и гумификации

Как уже указывалось, в почве постоянно происходят образование гумусовых веществ, ведущее к аккумуляции органического углерода, и минерализация детрита и гумуса. Аккумуляция органического углерода в почве — это результат главным образом гумификации растительного опада, подстилки и отмерших корней. Одновременно идет процесс минерализации, причем оба процесса осуществляются сложным комплексом микроорганизмов. Гумификация является, несомненно, более сложным процессом, чем минерализация. Он включает в себя, помимо реакций катаболизма, в результате которых в молекулярном виде появляется лигнин, дубильные вещества и т. п., реакции ресинтеза и анаболизма. В аэробных условиях, как правило, преобладают процессы минерализации растительных остатков, при анаэробиозе опад, как правило, консервируется.

Ранее (см. главу 1) были рассмотрены механизмы деструкции органических веществ под действием различных микроорганизмов и была показана зависимость скорости деструкции от реактивной способности субстрата. Высокореактивные соединения (моносахариды, спирты, оксикислоты и др.) являются источником вещества и энергии для очень большой группы микроорганизмов, вследствие чего они быстро разрушаются. Наименее реактивноспособные соединения могут использоваться только специфическими (как правило, немногочисленными) микроорганизмами, вследствие чего их деструкция усложняется и замедляется. Полисахариды разрушаются значительно медленнее, чем моно- и дисахариды, очень медленно разлагается лигнин (в его минерализации участвуют в основном грибы и всего лишь несколько групп лигнифицирующих бактерий и актиномицетов) и еще медленнее — соединения липоидной природы (кутин и особенно суберин). Часто в лесу можно заметить, что стволики подроста (главным образом хвойных пород) через несколько лет после отмирания превращаются в полые трубки с целиком сгнившей древесиной и сохранившейся корой (ретидомом). Очень долго не разрушается эпидерма листьев (при полной минерализации мезофилла) и еще дольше — в течение столетий — пыльцевые зерна в почве, что обусловлено высокой резистентностью тканей, клетки которых покрыты кутином.

Вполне естественно, что наиболее быстро минерализуются растительные остатки, богатые растворимыми углеводами, белками, жирами и бедные лигнином. Так, листья клевера проявляют первые признаки деструкции уже через 2—4 сут [102], а через 2—3 недели в них появляются гумусовые вещества. Хвоя сосны, содержащая значительно больше лигнина и смолистые вещества, демонстрирует видимые изменения только на 30—35-е сутки, гумусовые же вещества появляются через 120—180 сут. Зная химический состав организмов, можно в общих чертах оценить скорость разложения опада тех или иных растений (разумеется, с учетом условий разложения).

Были сделаны попытки построить кривые деструкции исходя из химического состава и скорости деструкции отдельных химических соединений [362]. Опыты показывают, что реальная кривая деструкции лежит выше, чем рассчитанная из суммы деструкции отдельных компонентов. Это связано, вероятно, с большой долей медленно разлагающихся частей.

Несмотря на сложности определений, экспериментальным путем установлено, что от 70 до 80 % поступившего в почву опада минерализуется в течение года [103—105, 183, 362, 455]. Оставшиеся 20—30 % опада подвергаются почти полной деструкции в последующие годы (за 5 лет в большинстве сообществ минерализуется более 80 % растительного материала) и частично гумифицируются.

С количеством опада и скоростью его разложения прежде всего связано накопление подстилки. Количество опада зависит от многих факторов — почвенно-климатических, погодных условий текущего и предыдущего года и т. д., т. е. тех, которые определяют продуктивность сообщества, а также от степени воздействия листоядных насекомых (листоверток, шелкопрядов и т. д.). Колебания количества опада значительны — от его полного отсутствия в некоторых пустынях и нескольких десятков килограммов на 1 га в арктической тундре до нескольких десятков тонн в тропических злаковниках. В лесах опад поступает на протяжении всего вегетационного периода, но в сообществах, характеризующихся метаболизмом с паузой, поступление опада резко увеличивается в начале и конце паузы. Например, по данным Л. О. Карпачевского [78], в дубово-еловых насаждениях подзоны южной тайги опад хвои уменьшается от апреля к июню от 30 до 5 % и остается на этом уровне до конца августа, а затем в сентябре—октябре увеличивается до 45 % годового поступления, после чего в середине октября уменьшается до 2—3 %. Сходная динамика характерна и для опада листьев и ветвей.

Изучение закономерностей формирования подстилки [4, 6, 63, 64, 68, 79, 146, 173, 388, 389] показывает, что между поступлением опада и разложением подстилки существует определенное равновесие. В сформировавшемся биогеоценозе количество поступившего за год опада равно массе подстилки, подвергшейся деструкции за тот же период. В связи с этим ежегодный опад можно использовать как характеристику изменений подстилки.

Масса опада в растительных сообществах определяется с большей точностью, чем масса подстилки, поэтому можно достаточно хорошо проследить динамику количества опада в разных широтных зонах. Как видно из табл. 4.5, наиболее велико количество опада в тропическом поясе ($22{,}3 \cdot 10^{12}$ кг С/год), в полярном же оно в 50 раз меньше ($0{,}4 \cdot 10^{12}$ кг С/год). В тропическом поясе также отмечается самое большое количество опада на единицу площади (примерно 400 г С/(м^2·год)), в то время как в бореальном и полярном поясах масса опада не превышает 80—180 г С/(м^2× ×год). Полученная нами глобальная оценка массы опада (41×

Таблица 4.5

Количество опада и подстилки (детрита) в разных климатических поясах и скорость минерализации детрита

Пояс	Концентрация $C_{орг}$ 10^3 г/м²	Содержание C ($M_п$), 10^{12} кг	Подстилка			Опад		$\tau_{дет}$, число лет
			10^3 г C/м²	10^{12} кг C	% $M_п$	10^3 г C/(м²/год)	10^{12} кг C/год	
Тропический	10,3	579	0,12	6,8	1,2	0,39	22,3	0,30
Субтропический	12,9	330	0,20	5,1	1,5	0,37	9,6	0,50
Суббореальный	14,6	320	0,24	5,3	1,7	0,22	4,9	1,10
Бореальный	31,1	739	2,40	57,0	7,7	0,18	4,2	13,60
Полярный	23,9	136	1,70	10,0	7,1	0,08	0,4	25,00
Всего		2104		84,2	4,0		41,4	~2,0

$\times 10^{12}$ кг C) хорошо согласуется с результатами других специалистов [206, 243, 244, 279].

Данные о запасе детрита и количества опада в разных поясах дают возможность рассчитать подстилочно-опадные коэффициенты (соотношение масс подстилки и опада), которые дают представление о времени пребывания углерода в подстилке (время релаксации $\tau_{дет}$) и скорости его оборота ($1/\tau_{дет}$). Расчеты сделаны без учета возможных антропогенных изменений почвенного резервуара. Кроме того, мы исходили из предположения, что большинство экосистем сбалансировано, т. е. поступление опада и изменения массы подстилки равны.

Расчеты показывают, что при среднем времени релаксации детрита 2 года, что хорошо согласуется с результатами других авторов [243, 244], этот параметр значительно отличается в разных климатических поясах, варьируя от 0,3 года в тропиках до 23 лет в полярном поясе. Скорость оборота углерода (0,5 лет$^{-1}$) в детрите свидетельствует об интенсивности минерализации подстилки и означает, что ежегодно в атмосферу за счет деструкции опада и детрита поступает около $40 \cdot 10^{12}$ кг C.

Данные о количестве опада и отмерших корней в экосистемах разных климатических поясов могут быть использованы для определения темпов гумусообразования, поскольку именно опад, как уже отмечалось ранее, является источником органического вещества, трансформируемого в гумус. Кроме того, необходима информация о том, какая часть опада превращается в гумус. Исследования почвоведов показывают, что количество вновь образовавшихся гумусовых веществ не превышает 10 % исходной массы опада [103—105], в среднем составляя около 6 % [51, 383]. Однако, как уже было отмечено, далеко не все новообразовавшиеся гумусовые вещества сохраняются в почве и поступают в стабильный резервуар почвенного углерода. Часть новообразовавшихся гумусовых веществ (значительно более 50 %) вовлекается в новые

Таблица 4.6

Новообразование и «чистый вывод» гумусовых веществ в почвах разных типов

Почвы	Площадь, 10^6 км²	Концентрация С кг/м²		Опад ($C_{орг}$)		Образование $C_{орг}$ гумуса из опада			
						общее количество		„чистый вывод"	
		общая	стабильная	кг/(м²·год)	10^{12} кг/год	г/(м²·год)	10^{12} кг/год	г/(м²·год)	10^{12} кг/год
Тропический пояс									
Красно-желтые	11,0	12,7	8,5	1,0	11,0	60	0,66	25	0,2
Красные	10,6	13,1	8,7	0,4	4,1	24	0,24	10	0,10
Коричнево-красные	5,1	13,0	8,7	0,4	2,0	24	0,12	10	0,05
Красно-бурые	7,5	4,0	2,7	0,3	2,2	18	0,13	8	0,05
Красновато-бурые	4,3	7,5	5,0	0,1	0,3	5	0,02	2	0,01
Пустынные, пески	8,1	4,5	3,0	0,0	0,2	1	0,01	0,5	0,00
Черные тропические	2,4	15,5	10,3	0,3	0,7	18	0,04		0,02
Горные красноземы, желтоземы	0,4	12,0	8,0	0,8	0,3	50	0,02	8 20	0,01
Горные бурые лесные	0,1	16,0	10,7	0,3	0,0	18	0,00	8	0,00
Луговые, горно-луговые	1,4	25,6	17,1	0,5	0,7	30	0,04	13	0,01
Солонцеватые, солонцы	0,3	4,2	2,8	0,0	0,0	1	0,01	0,5	0,00
Пойменные	1,5	19,0	12,7	0,5	0,8	30	0,05	13	0,02
Остальные	3,6								
Всего	56,3				22,3		1,34		0,56
Субтропический пояс									
Желтоземы, красноземы	4,3	12,0	8,0	0,8	3,6	50	0,22	20	0,09
Красновато-черные	0,5	10,0	6,7	0,5	0,2	30	0,01	10	0,01
Коричневые	3,8	16,0	10,7	0,8	3,2	50	0,19	20	0,08
Серо-коричневые	3,2	16,0	10,7	0,2	0,5	10	0,03	4	0,01
Сероземы	2,5	4,2	2,8	0,1	0,1	3	0,01	1	0,00
Пустынные, пески	6,4	4,5	3,0	0,0	0,1	1	0,01	0,5	0,00
Горные бурые лесные	1,1	16,0	10,7	0,3	0,4	18	0,02	8	0,01
Луговые, горно-луговые	0,8	25,6	17,1	0,5	0,4	30	0,02	13	0,01
Черные субтропические	0,5	15,5	10,3	0,3	0,1	18	0,01	8	0,01
Солонцеватые, солонцы	0,4	4,2	2,8	0,0	0,1	1	0,00	0,5	0,00
Пойменные	1,8	19,0	12,7	0,5	0,9	30	0,05	13	0,02
Остальные	0,4								
Всего	25,7				9,6		0,57		0,24
Суббореальный пояс									
Бурые лесные	5,3	16,0	10,7	0,3	1,6	18	0,09	8	0,04
Бруниземы	0,6	33,3	22,2	0,5	0,3	30	0,02	13	0,01
Серые лесные	0,2	16,0	10,7	0,3	0,1	18	0,00	8	0,00

Почвы	Площадь, 10^6 км²	Концентрация С кг/м²		Опад ($C_{орг}$)		Образование $C_{орг}$ гумуса из опада			
						общее количество		„чистый вывод"	
		общая	стабильная	кг/(м²·год)	10^3 кг/год	г/(м²·год)	10^{12} кг/год	г/(м²·год)	10^{12} кг/год
Черноземы	3,1	33,3	22,2	0,4	1,1	22	0,07	9	0,03
Каштановые	3,7	11,0	7,3	0,2	0,6	10	0,04	4	0,02
Серо-бурые	1,4	4,6	3,1	0,0	0,1	1	0,00	0,5	0,00
Луговые, горно-луговые	1,2	25,6	17,1	0,5	0,6	30	0,04	13	0,02
Бурые полупустынные, пески, высокогорные пустынные	4,8	4,5	3,0	0,1	0,2	3	0,01	1,3	0,01
Засоленные	1,0	4,2	2,8	0,0	0,0	1	0,00	0,5	0,00
Пойменные	0,6	19,0	12,7	0,5	0,3	30	0,02	13	0,01
Остальные	0,0								
Всего	21,9				4,9		0,29		0,12
Бореальный и полярный пояса									
Мерзлотно-таежные	6,7	10—20	6,7—13,3	0,2	1,2	11	0,07	5	0,03
Подзолистые	10,7	12,0	8,0	0,2	1,9	11	0,12	5	0,05
Серые лесные	0,9	16,0	10,7	0,3	0,3	18	0,02	8	0,01
Тундровые глеевые	6,9	20,0	13,3	0,1	0,6	5	0,04	2	0,01
Арктические	1,0	5,0	3,3	0,1	0,1	2	0,00	1	0,00
Болотные	2,2	200,0	133,0	0,1	0,2	6	0,01	3	0,01
Пойменные	0,6	19,0	12,7	0,5	0,3	30	0,02	13	0,01
Горно-луговые	0,0	25,6	17,1	0,5	0,0	30	0,00	13	0,00
Остальные	0,4								
Всего	29,4				4,6		0,28		0,12
Итого	133,4				41,4		2,48		1,04

биологические процессы, поэтому ее называют лабильным или биологически активным гумусом [49, 72]. Другая же часть, получившая название чистого вывода гумусовых веществ [103], откладывается в почве, образуя так называемый стабильный резервуар. Из общей массы органического вещества почв лабильные соединения составляют $^1/_3$, а стабильные — $^2/_3$ почвенного резервуара.

Стабильные гумусовые вещества прочно связаны с минеральной частью почвы; радиоуглеродные датировки возраста показывают, что они являются самыми старыми. В черноземных почвах самый древний возраст имеют гуминовые кислоты. Гумусовый уголь и гумин (группа гумусовых веществ, занимающих промежуточное положение между гуминовыми кислотами и углем) в этих почвах являются, как правило, самыми молодыми. В подзолистых почвах наиболее древние фракции либо гумина, либо серых

гуминовых кислот. Скорость оборота органического углерода во всех фракциях подзолистой почвы значительно больше, чем у самой молодой подвижной фракции чернозема. Даже самая молодая фракция чернозема старше самой стабильной фракции подзолов [49].

В своих оценках накопления гумусовых веществ мы использовали только данные о количестве опада, не учитывая роль корней. Вполне возможно, что наши оценки в связи с этим несколько занижены, особенно для травянистых сообществ. В табл. 4.6 и 4.7

Таблица 4.7

Интенсивность новообразования гумусовых веществ в почвах разных климатических поясов и областей

Пояс, области	Площадь, 10^6 км^2	$C_{орг}$ 10^{12} кг	$C_{орг}$ (стабильный)	Опад, 10^{12} кг/год	Образование гумуса			
					новообразование		стабильный	
					10^{12} кг/год	г/(м^2·год)	10^{12} кг/год	г/(м^2·год)
Тропический	56,3	579	382	22,3	1,34	23,0	0,56	10,0
влажные	25,9	350	233	15,3	0,92	35,0	0,38	15,0
засушливые и сухие	17,4	155	103	6,0	0,36	20,0	0,15	8,0
полупустынные и пустынные	13,0	75	50	1,0	0,06	5,0	0,03	1,9
Субтропический	25,7	330	217	9,6	0,57	22,0	0,24	9,0
влажные	6,5	133	88	4,6	0,27	41,0	0,11	17,0
засушливые и сухие	8,6	138	90	4,3	0,26	30,0	0,10	12,0
полупустынные пустынные	10,6	60	39	0,7	0,04	4,0	0,03	2,0
Суббореальный	21,9	320	209	4,9	0,29	13,0	0,12	5,0
лесные	6,0	109	72	2,1	0,12	19,0	0,05	8,0
степные	7,9	169	111	2,3	0,14	18,0	0,05	8,0
полупустынные и пустынные	7,9	42	27	0,5	0,03	4,0	0,01	1,0
Бореальный	23,7	738	454	4,2	0,25	10,5	0,10	4,4
таежно-лесные	15,4	549	331	2,7	0,16	10,4	0,07	4,4
мерзлотно-таежные	8,3	189	121	1,5	0,09	16,0	0,03	5,2
Полярный	5,7	136	84	0,4	0,03	5,0	0,02	1,7
Всего	133,4	2104	1346	41,4	2,48		1,04	–

сведены результаты расчетов потоков углерода (новообразования гумуса и нетто-стока в стабильный резервуар) в почвы разных типов и климатических поясов. Расчеты выполнены на основе данных о количестве опада в разных растительных сообществах и коэффициентов Оберлендера и М. М. Кононовой [105, 359], с помощью которых можно учесть, какая часть растительного опада идет на новообразование гумусовых веществ (6 %) и какая доля трансформированного в гумус опада остается стабильной в течение относи-

тельно продолжительного периода, т. е. представляет собой своеобразный «биологический тупик» или «чистый вывод» (2,5 %).

Наши расчеты показали, что сток углерода в почвы земного шара за счет новообразования гумусовых веществ составляет $2{,}5\times\times10^{12}$ кг/год или 0,0011 (0,1 %) суммарного запаса органического углерода почв. Большая часть вновь образовавшихся гумусовых веществ (примерно $1{,}5\cdot10^{12}$ кг С), как уже было сказано ранее, подвергается дальнейшей биологической переработке, в стабильный же резервуар поступает около $1{,}0\cdot10^{12}$ кг С/год. Это количество более чем в 30 раз превышает поступление углерода в геохимический цикл — $0{,}03\cdot10^{12}$ кг [45].

Количество образующихся гумусовых веществ в разных климатических поясах различно, что обусловлено как интенсивностью гумусообразования, так и размерами поясов. Интенсивность образования и накопления гумусовых веществ примерно одинакова в тропическом и субтропическом поясах, причем она значительно выше, чем в суббореальном (соответственно в 1,8 и 2 раза), в бореальном (2,2 и 2,3 раза) и арктическом (в 4,6 и 5,9 раза). Наиболее продуктивными в отношении гумусообразования являются: красноземы, желтоземы, коричневые, луговые, пойменные, красновато-черные, бруниземы, красные, коричнево-красные почвы и черноземы.

По общему же количеству образующихся гумусовых веществ первое место в мире занимает тропический пояс, а последнее — полярный (табл. 4.8). Особенно продуктивны гумидные области

Таблица 4.8

Нетто-сток углерода в стабильный почвенный резервуар в разных климатических поясах

Пояс	Почва, 10^{12} кг С				Опад, 10^{12} кг С	Образование гумусовых веществ, 10^{12} кг С/год		
	гумус + подстилка	подстилка	лабильный	стабильный		лабильный	стабильный	всего
Тропический	579	6,8	191	382	22,3	0,78	0,56	1,34
Субтропический	330	5,1	108	217	9,6	0,33	0,24	0,57
Суббореальный	320	5,3	105	209	4,9	0,17	0,12	0,29
Бореальный	739	57,0	227	454	4,2	0,15	0,10	0,25
Полярный	136	10,0	42	84	0,4	0,01	0,02	0,03
Всего	2104	84,2	673	1346	41,4	1,44	1,04	2,48

тропического пояса. Во влажных и засушливых областях субтропиков образуется примерно одинаковое количество гумусовых веществ, хотя интенсивность их образования и накопления различна. В суббореальном поясе накопление углерода в 2 раза меньше, чем в субтропическом, при этом в лесных и степных областях

интенсивность гумусообразования различается мало и только в полупустынных и пустынных районах уменьшается в 4 раза.

Полученные нами глобальные оценки темпов образования гумусовых веществ не противоречат имеющимся данным ((1... 2,5)$\times$ $\times 10^{12}$ кг С/год).

Сравнивая темпы гумусообразования с интенсивностью минерализации верхних горизонтов почвы, можно установить, насколько отличаются скорости этих процессов. Сопоставление минерализации ($41{,}4 \cdot 10^{12}$ кг С/год) и новообразования гумуса (примерно $2{,}5\times$ $\times 10^{12}$ кг С/год) показывает, что эти величины различаются более чем в 16 раз. Если же учесть только нетто-сток гумуса в стабильный резервуар, то скорость минерализации оказывается больше скорости гумификации в 40 раз.

4.4. Интенсивность выделения CO_2 с поверхности почв

Выделение углекислого газа с поверхности почв является интегральным показателем интенсивности метаболизма находящихся в почве организмов. Как уже отмечалось, почвенное дыхание обусловлено главным образом деятельностью микроорганизмов и дыханием корней растений. Изучение интенсивности почвенного дыхания имеет большое значение, с одной стороны, для получения представлений об активности протекающих в почве процессов, с другой — для определения потока углерода, направляемого в атмосферу.

Количество CO_2, выделяемое различными почвами, определяется различными факторами, как биологическими(темпом жизнедеятельности почвенной флоры и фауны, дыханием корней), так и климатическими (температурой, влажностью и т. д.).

Неоднократно предпринимались попытки установить коррелятивные соотношения между интенсивностью почвенного дыхания и климатическими факторами. В частности, было предложено уравнение, описывающее зависимость почвенного дыхания от содержания воды в почве и температуры [440]:

$$ПД = \frac{r}{\alpha w^{\beta} + 1} e^{-kt^2} e^{-kT(T-2T)}, \qquad (4.1)$$

где $ПД$ — почвенное дыхание; t — температура максимальной микробиологической активности; T — температура почвы; w — дефицит влаги; α и β — экспериментально определенные параметры, учитывающие изменения влажности. Как показали исследования, эти расчеты хорошо совпадают с экспериментальными данными только в региональном масштабе (в частности, для некоторых биогеоценозов низкотравных прерий).

Интенсивность почвенного дыхания варьирует в очень широких пределах. Сравнение данных, полученных разными специалистами, часто затруднено из-за отсутствия единой методики исследований. Абсорбционный метод, нашедший большое применение при изуче-

нии почвенного дыхания и заключающийся в изоляции участка почвы заглубленным колпаком, под который помещен поглотитель CO_2 (как правило, раствор щелочи), неоднократно подвергался критике. Тщательная проверка этого метода [78, 276, 440] и сравнение полученных с его помощью результатов с данными инфракрасной газовой спектрометрии показали, что абсорбционный метод дает более низкие значения (на 20—30 %), особенно при температурах 20 °С и выше. При низких температурах результаты

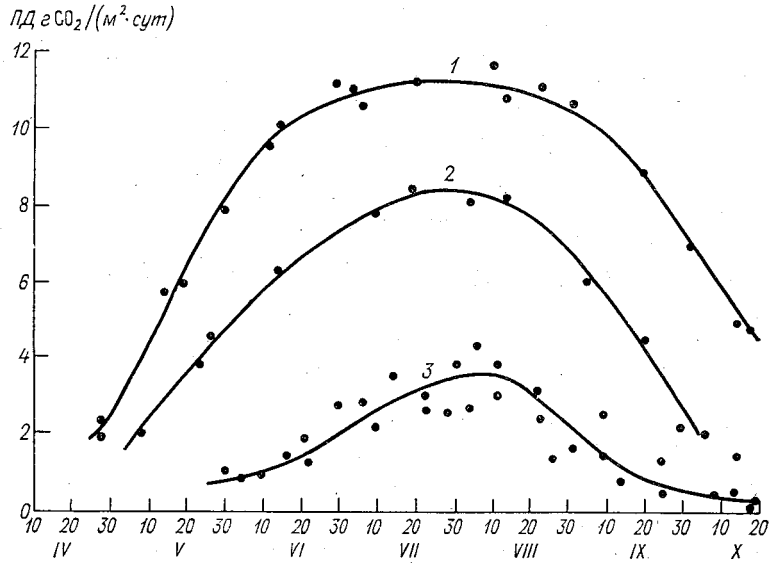


Рис. 4.6. Интенсивность выделения CO_2 с поверхности почв (*ПД*) в сосновых насаждениях и на болоте.

1 — сосняк кисличный, *2* — сосняк чернично-долгомошный, *3* — болото Ламмин-Суо.

отличаются не более чем на 10 %. По-видимому, уменьшение турбулентной диффузии под колпаком является основной причиной того, что абсорбционный и другие статичные методы занижают значения интенсивности почвенного дыхания. В лабораторных условиях газоанализатор и абсорбционный метод дают одинаковые результаты. При получении глобальных оценок нами были внесены коррективы в результаты, полученные абсорбционным методом.

Исследования почвенного дыхания выявляют прямую связь между количеством CO_2, выделяющегося из почвы, и характером растительности. При этом чем лучше рост надземных и подземных частей растений, чем выше температура (при оптимальной влажности) и плодородие почвы, тем интенсивнее происходит выделение CO_2. В связи с этим почвенное дыхание имеет довольно четкую сезонную и суточную динамику (рис. 4.6). Общая продолжительность выделения CO_2 зависит прежде всего от географического

положения района. Так, подзолистые почвы выделяют CO_2 в среднем около 150 дней в году, тропические — весь год, пустынные — более 250 дней. В бореальной зоне и умеренных широтах дыхание почвы начинается весной, сразу после таяния снегов, усиливается по мере прогревания почвы и достигает максимума в июле—августе, в середине вегетационного сезона [83, 84, 130, 158]. К концу сентября выделение CO_2 почвой заметно снижается под травянистыми растениями, широколиственными лесами и лиственничниками, но продолжает оставаться достаточно интенсивным в ельниках и сосняках [83, 120, 156—158].

Исследования *ПД* бурых почв под прериями также показало, что максимальное количество углекислого газа выделяется в июле—августе (около 2,4 г/(м^2·сут)), а к концу сентября интенсивность почвенного дыхания уменьшается почти в 5 раз (до 0,5 г CO_2/(м^2·сут)) [276]. При изучении серых лесных почв Тувы было установлено, что динамика выделения CO_2, максимум которого приходится на июль—август, совпадает с сезонными изменениями количества почвенных микроорганизмов, при этом более 60 % CO_2 выделяется из верхнего 10-см слоя подстилки [130]. Проведенные нами исследования на верховом болоте Ламмин-Суо в Ленинградской области показали, что максимальное почвенное дыхание также наблюдается летом, в июле—августе (2,1—3,2 г CO_2/(м^2·сут)), а минимальное — осенью, в октябре (около 1,0 г CO_2/(м^2·сут)) (рис. 4.9). Сходная динамика была установлена и в выделении углекислого газа с поверхности бурых пустынно-степных и бурых остепненно-пустынных почв [87]. Даже на фоне очень низких значений интенсивности почвенного дыхания (0,6—0,9 г CO_2/(м^2·сут)) можно проследить явное уменьшение этого показателя в сентябре по сравнению с результатами летних месяцев (до 0,004 г CO_2/(м^2·сут)), что обусловлено понижением температуры почвы.

Аномалии температурного режима или количества осадков могут внести некоторые изменения в сезонную динамику почвенного дыхания. В пустынных условиях отсутствие дождей ощутимо сказывается на интенсивности выделения CO_2. Так, в брахантемово-реомюриевом и холодно-полынно-змеевково-ковыльковом с караганой пустынных сообществах МНР в аномально сухом 1970 г. (0,6 мм осадков за весь июль) биологическая активность почв была в 3 раза ниже, чем в 1971 г., когда количество осадков соответствовало средним многолетним нормам (примерно 20 мм в июле). Количество бактерий в верхнем слое почвы (6—16 см) изменялось в строгом соответствии с изменением влажности почв.

В биогеоценозах сухой степи интенсивность биологической активности почв также часто лимитируется количеством осадков, что влияет на процессы образования почвенной органики. Для некоторых каштановых почв характерно своеобразное распределение гумуса. На фоне общего невысокого его содержания отмечается значительная растянутость гумусового профиля и двойной максимум — в поверхностном горизонте (0—19 см) и на глубине 30—

40 см. Это обусловлено, по-видимому, как прошлой, луговой (более гумифицирующей), стадией развития этих почв, так и современными процессами почвообразования, характеризующимися интенсивным разложением растительных остатков и аккумуляцией дериватов. Как показали наши двухлетние (1973—1974 гг.) исследования, средняя за вегетационный период интенсивность дыхания была примерно одинаковой и составляла 2—2,3 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$, что приблизительно соответствует биологической активности каштановых почв, изученных в других регионах. Сезонная динамика почвенного дыхания была выражена достаточно хорошо, максимальные значения установлены в середине — конце июля (3 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$). До конца июля наблюдалась достаточно низкая интенсивность выделения CO_2 — от 1,0 до 1,2 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$,— что обусловлено, по-видимому, отсутствием осадков и иссушением верхних горизонтов почвы. Следует отметить, что сезонная динамика почвенного дыхания на этом участке явно коррелировала с изменениями влажности почвы в течение сезона вегетации, что было особенно заметно в 1974 г. В начале июля после выпадения осадков с изменением состояния воды (от влажности завядания до легкодоступной) интенсивность дыхания возрастала и 20—25 июля достигла максимума, после чего отмечено ее понижение на 20 % вследствие увеличения сухости. В первой половине августа был отмечен второй максимум — от 2,3 до 2,4 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$,— постепенно сменяющийся устойчивым понижением интенсивности дыхания, что обусловлено уменьшением температуры воздуха и почвы. Минимальные значения отмечались в первой декаде сентября: 0,5—0,7 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$.

Минимальные значения почвенного дыхания характерны для утренних часов (4—8 ч), максимальные отмечались в 20—22 ч, в общем же суточная динамика выражена крайне слабо.

В условиях сухой степи (чиевник вострецово-бескильниковый) изучена интенсивность дыхания лугового солончака. Исследования показали, что средние за вегетационный сезон значения составляют 3 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$. Сезонная динамика выражена отчетливо и определяется главным образом ходом температуры почвы, поскольку присутствие мерзлотного горизонта и высокое содержание в почве воды в общем не лимитирует роста растений и микробиологической активности почв. Лишь в отдельные периоды вегетационного сезона (например, в последней декаде июня) сильное иссушение верхних горизонтов почвы обусловливает малую интенсивность почвенного дыхания — 1,5 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$. Максимальные значения наблюдались в середине июля — 4,2 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$, минимальные — в начале сентября: около 1 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$.

В течение суток наиболее интенсивное выделение углекислого газа с поверхности почв отмечается в вечерние часы (18—21 ч), а наименее интенсивное — в ночные и ранние утренние часы. В общем суточные изменения почвенного дыхания прослеживаются в чиевнике вострецово-бескильниковом достаточно хорошо и составляют 20 % среднесуточного значения.

В лесных биогеоценозах также наблюдаются изменения сезонной динамики почвенного дыхания в зависимости от погодных условий вегетационного периода. Изучение интенсивности выделения CO_2 с поверхности почвы, проводившееся в течение более 10 лет в разных типах леса Ленинградской области, дает возможность установить заметные различия этого показателя в разных биогеоценозах (см. рис. 4.8). Как правило, высокопроизводительные древостои (сосняки кисличные) характеризуются более интенсивным (примерно в 2 раза) выделением углекислого газа из почв по сравнению с малопроизводительными (сосняками сфагновые). Однако в засушливые годы (например, в 1963, 1972, 1978) в сосняках кисличных в середине лета отмечалось уменьшение почвенного дыхания по сравнению со средними многолетними значениями (табл. 4.9), что обусловлено снижением жизнедеятельности микроорганизмов. Обычно переувлажненные почвы (сосняки сфагновые и долгомошные) в условиях засушливых лет оказываются в более выгодном положении, так как значительно увеличивается эффективная порозность почв, повышается температура, что облегчает

Таблица 4.9

Почвенное дыхание в разных типах леса (г CO_2/(м^2·сут))

Тип леса	Влажное лето	Сухое лето	Влажная осень	Среднее за июль—август
Сосняк				
сфагновый	5,6	8,4	7,4	6,2
черничный	9,5	8,0	9,9	8,2
кисличный	11,0	6,9	9,7	9,6

и усиливает процессы деструкции в верхних слоях почвы. В эти годы в сфагновых типах леса могут отмечаться более высокие, чем в кисличниках и черничниках, значения почвенного дыхания (см. табл. 4.9).

Суточный ход выделения CO_2 с поверхности почвы прослеживается довольно четко, особенно в высокопродуктивных сообществах. Минимальные значения наблюдаются в утренние часы с последующим их увеличением до максимума в вечерние. Так, в течение суток в агрофитоценозах ржи и пшеницы отмечалась более высокая интенсивность почвенного дыхания в вечерние часы [53, 85, 86]. На осушенных низинных болотах северо-запада СССР в некоторых случаях отмечены максимумы в более ранние сроки — 16—19 ч. В лесных экосистемах максимальное выделение CO_2 приурочено к поздним вечерним и ночным часам, что связано с более медленным по сравнению с открытыми местами прогреванием почвы. Во всех случаях наименьшее количество CO_2 поступает из почвы в утренние часы [82, 119, 120, 157, 158].

Наблюдения, проводимые нами в юго-восточных Каракумах (Репетекский биосферный заповедник), показали, что выделение

CO_2 в течение суток несколько различалось в весеннее и осеннее время. Весной минимум приходился на утренние часы, а максимум — на ночные. Осенью же почвенное дыхание было примерно одинаковым в течение суток, но в отдельных случаях отмечено небольшое увеличение в дневные часы. В общем же, как и следовало ожидать, интенсивность почвенного дыхания была очень низкой — в среднем 1—1,8 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$. Еще более низкой биологической активностью характеризуются бурые пустынно-степные почвы (менее 1 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$, при этом в засушливые периоды при среднем значении примерно 0,3 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$ минимальные значения не превышают 0,05 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$.

Имеется прямая связь между интенсивностью почвенного дыхания, типом леса и производительностью насаждений в лесных сообществах [83, 119, 120, 157, 158]. В подзоне южной тайги максимальное выделение CO_2 наблюдалось в смешанном широколиственном лесу (около 4,3 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$), минимальное — в сосняке лишайниковом и сфагновом (примерно 1,6 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$). Свежая вырубка лишайникового бора продуцировала примерно на 30 % меньше CO_2, чем невырубленный лес, в то время как старая вырубка с травяным покровом в 2,4 раза больше [156, 157].

Интересное исследование было проведено в Бразилии, где сравнивалась интенсивность дыхания почв на двух участках — под влажным тропическим лесом и в выжженом лесу [282]. Лесная почва выделяла 13 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$, а гарь почти в 4 раза меньше, что объясняется исчезновением при пожаре детрита, основного источника CO_2. В общем же число наблюдений за интенсивностью дыхания почв в тропическом поясе крайне ограничено, что не дает в настоящее время возможности установить различия в поступлении CO_2 из почв отдельных экосистем и затрудняет получение глобальных оценок. Бурые карбонатные лесные почвы выделяют от 1 до 8 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$ в зависимости от периода вегетации, т. е. в среднем 4 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$ [268].

Интенсивность почвенного дыхания под покровом культурных растений, как правило, в несколько раз выше, чем под паровыми полями и лесной подстилкой (табл. 4.10). Например, почва,

Таблица 4.10

Поступление CO_2 (г/(м²·сут)) из почвы, занятой сельскохозяйственными культурами [116]

Культура	Поступление CO_2	
	Максимум	Среднее за сезон
Паровое поле	3,0	2,5
Травы первого года	25,9	15,2
Овес	21,1	15,4
Картофель	22,0	13,5

занятая овсом, картофелем или кормовыми травами, выделяет CO_2 в 5—6 раз больше, чем под паром, в 3 раза больше, чем в широколиственном лесу, в 10 раз больше, чем в сосняках сфагновых и в 13—15 раз больше, чем вырубка.

Результаты исследований почвенного дыхания заболоченных почв показывают, что, как правило, эти почвы характеризуются низкими значениями интенсивности выделения CO_2. Избыток влаги и связанный с этим недостаток кислорода ограничивают деструкцию органического вещества и дыхание почвы. По данным В. Н. Смирнова [156—158], интенсивность выделения CO_2 в заболоченных сосняках в 2 раза ниже, чем в сухих типах леса. Аналогичная закономерность была установлена и при сравнении сосняков сфагновых и кисличных [82, 83] и насаждений на серых лесных и торфяно-подзолистых почвах. Интенсивность дыхания тундровых почв в районе Воркуты составляет в среднем за сезон 2 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$ [162]. По нашим наблюдениям, проведены на неосушенном верховом болоте Ламмин-Суо (торфянисто-глеевая суглинистая сильно кислая почва), интенсивность дыхания в среднем за вегетационный сезон составляла 2,1—2,5 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$.

Осушение болот и заболоченных лесов приводит к изменению прежде всего типа растительности и, следовательно, к изменению интенсивности газообмена между почвой и атмосферой. В естественных условиях масса торфа представляется своеобразным «биологическим тупиком», поскольку процессы деструкции крайне замедлены и микробиологическая деятельность развита слабо. Для всех избыточно увлажненных почв характерен плохой газообмен, приводящий к повышению концентрации CO_2 в почвенном воздухе, вследствие чего увеличивается кислотность почвенного раствора, который может быть токсичным для корней растений и микрофлоры. Осушение и сельскохозяйственное освоение болот изменяет водный режим этих экосистем, активизирует микробиологические процессы, и в результате деструкции и минерализации органики мощность торфа уменьшается. Анализ результатов многочисленных наблюдений показывает, что по мере осушения выделение CO_2 почвой усиливается, причем наиболее заметно влияние осушения проявляется на относительно богатых почвах, а наименее — на бедных верховых торфяниках [37, 38].

Исследования С. Э. Вомперского и его сотрудников [38] показывают, что хорошо осушенные торфяники продуцируют примерно 11 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$, а плохо осушенные — 4,6 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$. Интенсивность выделения CO_2 осушенных торфяно-болотных почв может быть в 2—3 раза выше, чем дерново-подзолистых. Эффект осушения низовых торфяных почв менее значителен. Так, по данным тех же авторов, неосушенные почвы выделяли примерно 3,5 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$, а почвы с оптимальным увлажнением — 2,8 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$.

Нами был проведен лабораторный эксперимент по определению зависимости между степенью осушения болот и интенсивностью почвенного дыхания. С этой целью осторожно извлечен-

ные монолиты торфянисто-глеевой суглинистой почвы с болота Ламмин-Суо были помещены в сосуды при температуре около 23 °С, и еженедельно в течение 90 сут определялась влажность почвы и интенсивность выделения CO_2 с ее поверхности. Результаты наблюдений показывают, что почвенное дыхание усиливалось до тех пор, пока изменение влажности не превысило 20 % исходной (рис. 4.7).

Наши наблюдения интенсивности дыхания проводились также на верховом болоте, подвергшемся осушению, на территории Лисинского учебно-опытного лесхоза Ленинградской области. Вы-

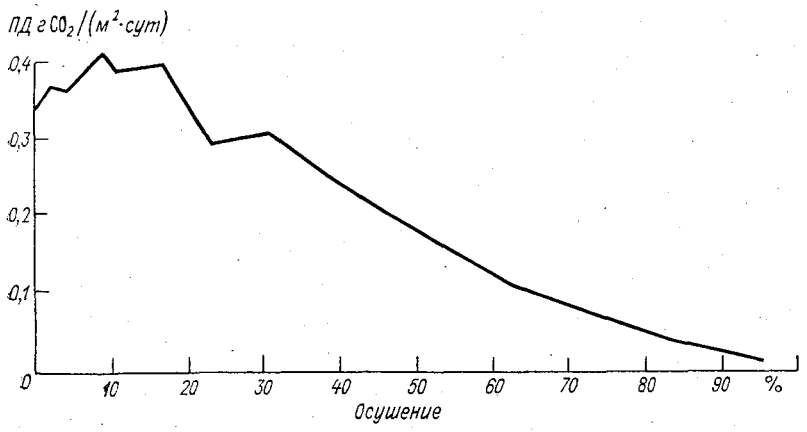


Рис. 4.7. Зависимость интенсивности выделения CO_2 (*ПД*) с поверхности торфяно-глеевой суглинистой почвы от степени ее осушения.

бранные для исследования участки (I, II, III) характеризовались разной степенью осушенности и уровнем грунтовых вод (I — 20 см, II — 25 см, III — 35 см). Сравнение интенсивности выделения CO_2 на этих участках показало, что чем выше степень осушения, тем интенсивнее выделение CO_2 с единицы площади (рис. 4.8). При сопоставлении результатов, полученных на болотах Ламмин-Суо и Лисинского лесхоза, можно установить, что осушенные земли выделяют в 2,5—3 раза больше углекислого газа, чем неосушенные. Предполагая, что неосушенные болота характеризуются интенсивностью дыхания около 2 г $CO_2/(м^2 \cdot сут)$ (т. е. примерно 3 т/(га·год)), легко рассчитать, что все болота СССР, площадь которых равна $71{,}5 \cdot 10^{10}$ м^2 [141], выделяют в атмосферу около $0{,}2 \cdot 10^{15}$ г CO_2/год. При интенсивности осушения $200 \cdot 10^7$ м^2/год, что в последние годы является нормой в СССР, и увеличении интенсивности дыхания в 2—3 раза дополнительное поступление CO_2 с осушенных территорий составит не более $1{,}2 \cdot 10^{12}$ г CO_2, т. е. 0,6 % интенсивности дыхания неосушенных болот. Совершенно очевидно, что такое изменение не должно играть существенной роли в обмене углекислым газом континентальной биоты с атмосферой.

Помимо наблюдений за дыханием заболоченных и осушенных почв, нами было организовано также изучение интенсивности выделения CO_2 с поверхности горных лесных почв в Черногорском лесничестве Карпатского заповедника. Объектом была влажная буково-пихтовая рамень на высоте 1050 м над ур. м., расположенная на юго-западном склоне (уклон 25°) с буроземной суглинистой почвой. Наблюдения показали, что в среднем с июня по сентябрь выделяется примерно 3,3 г CO_2/(м^2·сут). Максимальные значения (около 7—8 г CO_2/(м^2·сут)) приурочены к июлю — началу августа.

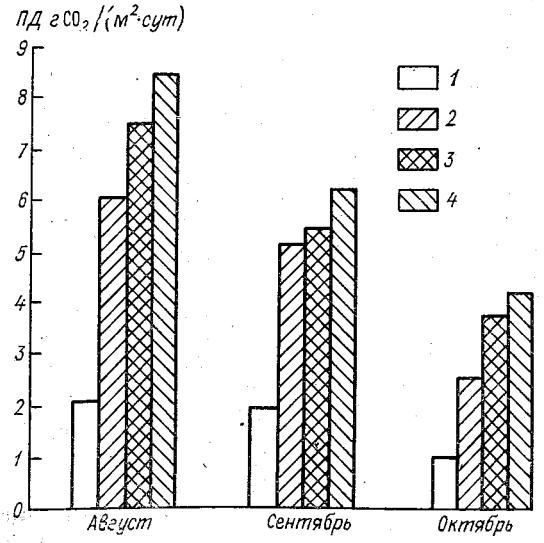


Рис. 4.8. Интенсивность выделения CO_2 (*ПД*) с поверхности осушенного верхового болота.

1 — контроль (без осушения), *2—4* — участки с уровнем грунтовых вод 20, 25 и 35 см соответственно.

Получение глобального значения выделения CO_2 с поверхности почв представляется в настоящее время очень сложным. Наши оценки, основанные на результатах измерений почвенного дыхания разных типов почв (примерно $60 \cdot 10^{12}$ кг С/год) (табл. 4.11), значительно выше, чем оценки Райнерса [432] ($37{,}5 \cdot 10^{12}$ кг С/год), также использовавшего данные полевых исследований интенсивности дыхания, и ниже оценок Шлезингера [431] ($75 \cdot 10^{12}$ кгС/год). Учитывая немногочисленность данных о дыхании почв в некоторых экосистемах, приходится признать, что неопределенность сделанных глобальных оценок значительна ($(37{,}5 \ldots 75) \cdot 10^{12}$ кг С/год). В последние годы был использован иной подход для получения интегрального значения выделения CO_2 с поверхности почв. Установление корреляционных связей между интенсивностью почвенного дыхания и реальной эвапотранспирацией в отдельных экосистемах и использование глобальных карт эвапотранспирации [354] позволило рассчитать глобальный поток с поверхности почв, который оказался равным $54{,}8 \cdot 10^{12}$ кг С/год. Этот результат достаточно хорошо совпадает с нашей глобальной оценкой.

Таблица 4.11

Глобальное поступление CO_2 с поверхности почв

Почвы	Площадь, % [48]	Почвенное дыхание кг CO_2/(га·сут)	Продолжительность поступления, сут	Поток из почвы, 10^{12} кг С/год	Источник
Подзолистые	9	50—80	150	6,7	[64, 82, 131, 156—158, 268, 348, 356, 420]
Черноземы, черные тропические	6	100—130	150—200	12,4	[259, 282, 429]
Серые и бурые лесные	7	40—80	150	6,8	[64, 82, 116, 119, 130, 156—158, 268, 356, 361]
Каштановые и красно-бурые	7	40	150	4,6	[276]
Пустынные	17	5—10	200—300	2,5—3,8	[87, 91, 440]
Красноземы, латериты	19	150	360	17,5	[258, 282, 345, 347, 470, 491]
Аллювиальные	4	60	200	1,0	[440, 470]
Горные	16	5—33	150	1,8	[440]
Тундровые	4	20	50	5,9	[64, 162, 248]
Снега, льды	11	0		0	
Всего	100			59,2—60,5	

Сопоставляя интегральный поток CO_2 с поверхности почв (примерно $60 \cdot 10^{12}$ кг С/год) с потоком углерода, обусловленным минерализацией детрита и гумуса (около $42 \cdot 10^{12}$ к С/год), можно установить, что за счет дыхания корней в атмосферу поступает примерно $18 \cdot 10^{12}$ кг С/год (около 30 % суммарного выделения CO_2).

4.5. Оценки мобильности органического углерода в почвах

Оценки запасов $C_{орг}$ в почвах разных типов, интенсивности образования гумусовых веществ и минерализации гумуса и детрита дают возможность определить время релаксации $C_{орг}$ (τ) и скорость оборота углерода во всем почвенном резервуаре и отдельных его частях. По мобильности органического углерода почвенный резервуар может быть разделен на три части. Наиболее подвижным является углерод верхней части почвенного резервуара — подстилки, — где сосредоточено около 4 % общего запаса $C_{орг}$. Как уже было отмечено, количество опада и подстилки в разных экосистемах является основой для расчетов времени релаксации $C_{орг}$ в детрите ($\tau_{дет}$), которое в среднем составляет 2 года и закономерно уменьшается от 23 лет в полярном поясе до 0,3 года в тропическом поясе (рис. 4.9).

Второе место по подвижности органического углерода почв принадлежит гумусу лабильной части почвенного резервуара,

которая составляет примерно $^1/_3$ его общего объема и включает неполностью гумифицированные растительные остатки, продукты метаболизма, новообразованные гумусовые вещества.

И, наконец, наименьшей мобильностью характеризуется ста-

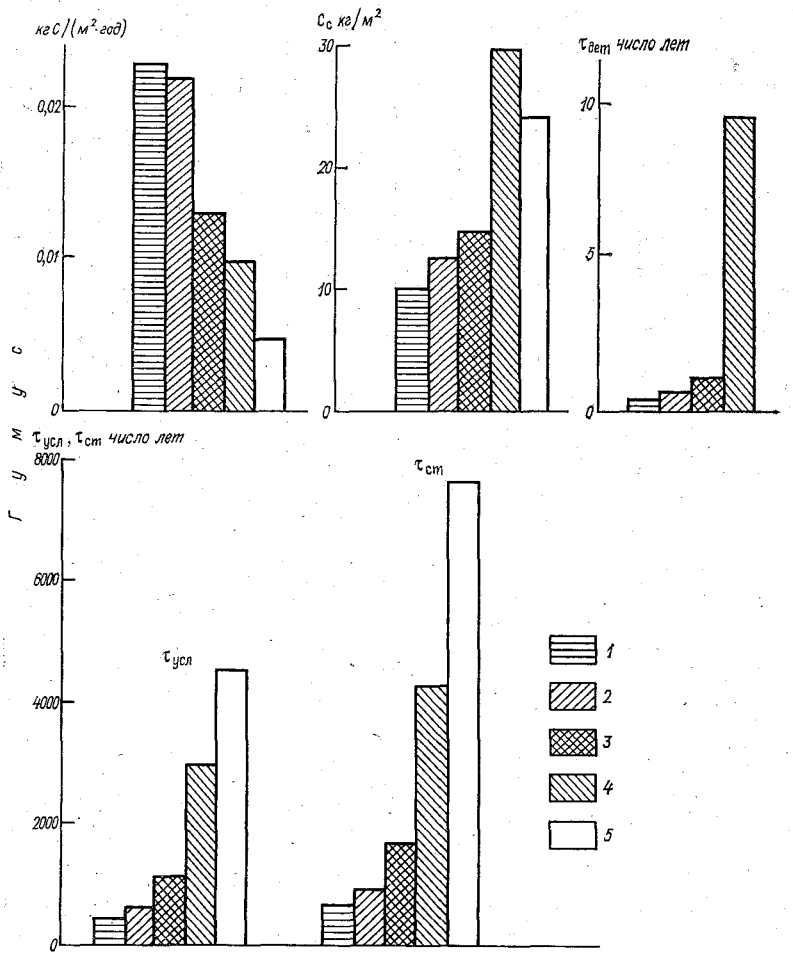


Рис. 4.9. Новообразование гумуса, концентрация $C_{орг}$ (C_C) и время пребывания $C_{орг}$ в почвенном резервуаре ($\tau_{дет}$, $\tau_{усл}$, $\tau_{ст}$).

1 — тропический пояс, *2* — субтропический, *3* — суббореальный, *4* — бореальный, *5* — полярный.

бильная часть почвенного резервуара, составляющая примерно $^2/_3$ объема $C_{орг}$ почв.

Основываясь на данных о темпах гумусообразования и концентрации органического углерода в почвах разных типов и учитывая соотношение лабильной и стабильной частей почвенного резервуара, мы рассчитали среднее релаксации во всем поле

органического углерода каждого типа почв ($\tau_{усл}$), а также время релаксации в лабильной ($\tau_{лаб}$) и стабильной ($\tau_{ст}$) частях почвенной органики. Результаты расчетов показывают, что в тропическом поясе наибольшей подвижностью характеризуются красно-желтые почвы ($\tau_{усл}$=212 лет, $\tau_{ст}$=340 лет и $\tau_{лаб}$=120 лет), в субтропическом — желтоземы, красноземы ($\tau_{усл}$=240 лет, $\tau_{ст}$=400 лет, $\tau_{лаб}$=133 года), в суббореальном и бореальном поясах — пойменные почвы ($\tau_{усл}$=633 года, $\tau_{ст}$=977 лет, $\tau_{лаб}$=371 год). Наименее подвижен углерод в пустынных почвах тропического и субтропического поясов ($\tau_{усл}$=4500 лет, $\tau_{ст}$=6000 лет, $\tau_{лаб}$=3000 лет), серо-бурых почвах суббореального пояса ($\tau_{усл}$=4600 лет, $\tau_{ст}$=6200 лет, $\tau_{лаб}$=3000 лет) и болотных почвах бореальной и полярной зон ($\tau_{усл}$=33 333 года, $\tau_{ст}$=44 333 года, $\tau_{лаб}$=22 333 года). В глобальном масштабе $\tau_{усл}$=848 лет, $\tau_{ст}$=1300 лет и $\tau_{лаб}$=526 лет.

В табл. 4.12 представлены результаты расчетов количества вновь образованных гумусовых веществ и среднего времени ре-

Таблица 4.12

Время пребывания $C_{орг}$ (время релаксации, число лет) в почвах разных климатических поясов и областей

Пояс, области	Образование гумуса, 10^{12} кг С/год			$\tau_{усл}$	$\tau_{ст}$	$\tau_{лаб}$
	новообразование	стабильный	лабильный			
Тропический	1,34	0,56	0,78	432	681	253
влажные	0,92	0,38	0,54	380	614	216
засушливые и сухие	0,36	0,15	0,21	431	689	246
полупустынные и пустынные	0,06	0,03	0,03	1250	2000	714
Субтропический	0,57	0,24	0,33	580	904	344
влажные	0,27	0,11	0,16	493	797	283
засушливые и сухие	0,26	0,10	0,16	530	905	295
полупустынные и пустынные	0,04	0,03	0,01	1488	1935	1040
Суббореальный	0,29	0,12	0,17	1103	1744	651
лесные	0,12	0,05	0,07	908	1434	533
степные	0,14	0,06	0,08	1207	1843	730
полупустынные и пустынные	0,03	0,01	0,02	1400	2700	750
Бореальный	0,25	0,10	0,15	2952	4328	1956
таежно-лесные	0,16	0,07	0,09	3431	4729	1867
мерзлотно-таежные	0,09	0,03	0,06	2100	4033	1133
Полярный	0,03	0,02	0,01	4533	7655	2726
Всего	2,48	1,04	1,44			

лаксации углерода в почвах разных климатических зон и областей. Как следует из приведенных данных, средние значения $\tau_{усл}$, $\tau_{ст}$ и $\tau_{лаб}$ закономерно изменяются с изменением климатических

условий, причем в тропическом поясе они минимальны, в бореальном — максимальны, в то время как по количеству новообразованных гумусовых веществ тропический пояс занимает первое место, а полярная зона — последнее. Это означает, что при ежегодном интенсивном образовании гумусовых веществ в почвах тропического пояса скорость оборота углерода высока, а время релаксации мало (низкие значения $\tau_{усл}$, $\tau_{ст}$ и $\tau_{лаб}$), в результате чего накопление органики в этих почвах незначительно.

Наиболее четкая корреляция наблюдается между средним временем релаксации углерода и такими климатическими факторами, как радиационный баланс и среднегодовая температура воздуха: с уменьшением радиационного баланса (и среднегодовой температуры) время релаксации углерода увеличивается.

Таким образом, по увеличению времени пребывания углерода в почвах и уменьшению количества новообразованных гумусовых веществ климатические пояса располагаются следующим образом: тропический — субтропический — суббореальный — бореальный — полярный. В пределах каждого пояса с увеличением сухости (для тропического, субтропического и суббореального), а также с увеличением влажности и понижением температуры (для бореального и полярного) время релаксации углерода увеличивается, а количество новообразованных гумусовых веществ уменьшается, т. е. налицо четкая корреляция темпов превращения углерода с климатическими условиями.

По мнению специалистов, почва является наиболее сложным объектом для радиоуглеродного датирования. Органическое вещество современной (живущей) почвы содержит как биологически активный углерод, находящийся в сфере биологического круговорота веществ, так и биологически инертный, выведенный из этого круговорота и являющийся остаточным или «реликтовым» [175]. Возраст реликтового углерода ^{14}C может служить мерой геологического круговорота веществ, протекающего на данной территории [47, 49]. Радиоуглеродные датировки для биологически активного углерода (гумуса) определяют продолжительность биологического круговорота веществ или скорость обновления углерода. Другими словами, для верхней части почвенного профиля, где преобладает биологически активный углерод, ^{14}C-датированием определяется минимальный возраст гумуса, зависящий от типа и темпов биологического круговорота.

К настоящему времени накоплен сравнительно большой материал по радиоуглеродному датированию органического вещества современных почв как для отдельных фракций гумуса, так и для гумуса целых почвенных профилей разных типов. По подсчетам специалистов, получено от 2000 до 3000 почвенных радиоуглеродных дат для современных и ископаемых почв. Наиболее полно в этом отношении изучены черноземы, подзолистые и дерново-подзолистые, а также каштановые почвы. Кроме того, есть ряд данных для арктических, болотных, засоленных, горно-луговых и некоторых других типов почв. Обобщенные сведения о ра-

диоуглеродном датировании гумуса подзолистых, дерново-подзолистых почв и черноземов приведены в книге О. А. Чичаговой [175], каштановых почв — в работах М. Г. Козыревой и Е. В. Рубилина [101, 150].

Сравнение результатов радиоуглеродного датирования некоторых типов почв с полученными нами данными по скорости круговорота углерода в этих же почвах показывает их достаточно

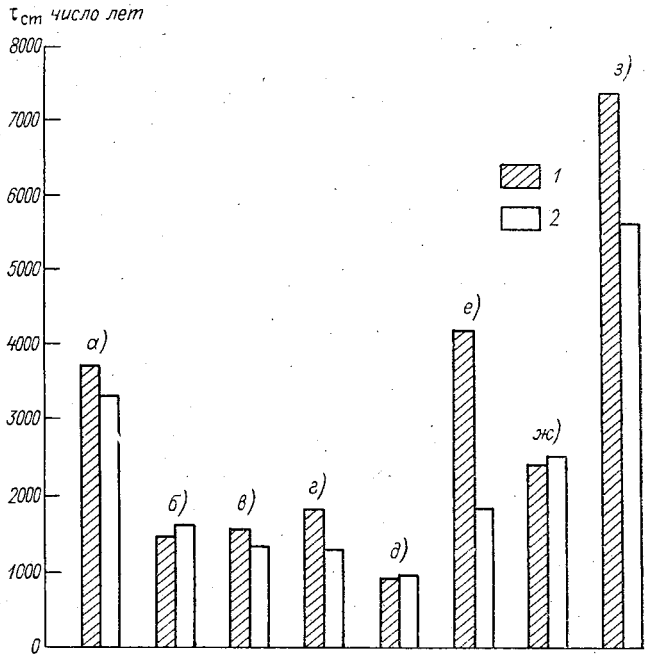


Рис. 4.10. Сравнение результатов радиоуглеродного датирования возраста почв (*1*) с расчетными данными скорости круговорота $C_{орг}$ в этих почвах (*2*).

а — арктические почвы, *б* — подзолистые, *в* — бурые лесные, *г* — горные луговые, *д* — пойменные, *е* — каштановые, *ж* — черноземы, *з* — солонцы.

хорошее согласие (рис. 4.10). Обобщая данные о скорости круговорота углерода в разных типах почв, можно сделать вывод о том, что время круговорота углерода в почвах с низкой биологической активностью значительно больше, чем в почвах с высокой биологической активностью. Так, в арктических почвах $\tau_{ст}$= =3300 лет, а при переходе к почвам лесной зоны (подзолистым, бурым и серым лесным) $\tau_{ст}$ уменьшается до 1300—1600 лет. Если сравнивать лесные и степные почвы, то видно, что скорость круговорота органического углерода в степных почвах (черноземах, каштановых) ниже, чем в лесных, и следовательно, они характеризуются большими значениями τ. Это объясняется, во-первых, тем, что гуминовые кислоты черноземов, а также каштановых

почв являются наиболее термодинамически устойчивыми образованиями, в то время как гуминовые кислоты подзолистых почв легко подвижны. Кроме того, в подзолистых почвах фульвокислоты преобладают над гуминовыми. Растворимость в воде фульвокислот и другие их свойства обусловливают большую мобильность органического углерода подзолистых почв.

Совершенно очевидно, что полученные нами результаты о разных скоростях оборота $C_{орг}$ в почвах разных климатических зон не являются неожиданными. Они лишь количественно подтверждают имеющиеся представления о темпах превращения углерода (например, крайне замедленных в условиях низких температур и влажности). Если же обратить внимание на наши глобальные оценки τ, то следует отметить, что они значительно выше, чем большинство существующих в настоящее время. Получение достоверных значений τ почвенного углерода имеет большое значение для моделирования углеродного цикла и уточнения представлений о скорости превращений $C_{орг}$ на планете. К сожалению, имеющиеся значения $\tau_{ст}$ крайне противоречивы — от 100 лет [241, 242, 244, 399, 401] до 500 лет [279]. Согласованность полученных нами результатов с данными радиоуглеродного датирования позволяет сделать вывод о том, что истинное значение $\tau_{ст}$ существенно больше обычно используемых и составляет около 1300 лет.

Наряду с данными о скорости круговорота органического углерода в почвах большое значение могут иметь впервые полученные нами [95, 96] и изложенные в этой главе материалы о суммарном стоке углерода в почвенный резервуар для разных климатических поясов и для суши в целом. Выяснилось, что в почвах тропического пояса образуется более половины суммарного количества гумусовых веществ ($1{,}34 \cdot 10^{12}$ кг С/год), а в полярном — лишь около 1 %. Значительные запасы органического углерода в суббореальном, бореальном и полярном поясах обусловлены главным образом низкими скоростями минерализации почвенной органики.

Эти данные необходимы для оценки основных компонент глобального цикла углерода, а также при исследовании антропогенных воздействий на этот цикл.

Глава 5

ОРГАНИЧЕСКИЙ УГЛЕРОД В ОКЕАНЕ И ГЛОБАЛЬНЫЙ ЦИКЛ УГЛЕРОДА

5.1. Основные продуценты органического вещества в водоемах и факторы, лимитирующие автотрофную ассимиляцию углерода

Более 70 % поверхности земного шара покрыто водой, при этом на долю пресноводных водоемов приходится незначительная часть. Они содержат менее 2 % общего количества воды. Поня-

тие «биосфера» включает всю водную толщу и донные слои океана, населенные фото- и хемосинтетиками, миксо- и гетеротрофными организмами, и, таким образом, пригодное для жизни (по крайней мере некоторых ее форм) пространство в океане в 300 раз больше, чем в наземных средах, где обитаемые зоны ограничены поверхностными слоями (не более 1 м). Однако видовое разнообразие флоры и фауны в океане значительно меньше (около 30 000 видов растений, примерно 160 000 видов животных, среди которых 16 000 видов рыб), чем на суше. Несмотря на противоречивость данных о числе видов, входящих в состав некоторых царств, например грибов, и расхождения в толковании самого понятия «вид», совершенно очевидно, что видовое многообразие планеты определяется в настоящее время ее наземными обитателями; во флоре — покрытосеменными растениями, а в царстве животных — обилием насекомых, численность видов которых известна лишь приближенно и, возможно, превышает 1 млн. Многочисленность видов флоры и фауны суши обусловлена значительно большим, чем во многих водоемах, разнообразием экологических условий и существенных сезонных изменений основных климатических параметров (температуры и осадков), определяющих видовой состав и продуктивность континентальной биоты.

Основными продуцентами органического вещества в океане являются водоросли. Из известных в настоящее время 30 000—35 000 их видов подавляющее большинство обитает в водоемах, причем около 55—60 % — в морях и океанах, при этом планктонными водорослями создается бóльшая часть органики. Термин «планктон» был введен В. Гензеном для обозначения всех дрейфующих организмов, не способных противостоять движению воды, несколько позднее было проведено разделение на фитопланктон и зоопланктон. Основную массу фитопланктона составляют водоросли, относящиеся к 8 отделам: цианеи (*Cyanophyta*), или синезеленые водоросли, хотя их часто и рассматривают как представителей другого надцарства, насчитывают 2000 видов; пирофитовые (*Pyrrophyta*) — 12 000 видов; золотистые (*Chrysophyta*) — 1000 видов, среди которых чрезвычайный интерес представляют подкласс кокколитофорид, микропланктонных одноклетных организмов, на оболочке которых встречаются различные по форме и размерам известковые образования, и подкласс силикофлагеллат — кремневых жгутиковых, отличающихся наличием кремниевого скелета. Диатомовые (*Bacillariophyta*) насчитывают около 15 000 видов, желто-зеленые (*Xanthophyta*) — 300 видов, бурые (*Phaeophyta*) — 1500 видов, красные (*Rhodophyta*) — 1800 видов, эвгленовые (*Euglenophyta*) — менее 1000 видов, зеленые (*Chlorophyta*) — 8000 видов.

Среди пирофитовых водорослей, объединяющих три довольно обособленных подотдела (хлоромонадофитовых, криптофитовых и динофитовых) наиболее крупным и полиморфным является подотдел *Dinophytina* (динофиты, динофлагеллаты, или перидинеи). В состав фитопланктона входят также грибы и бактерии,

в подавляющем большинстве относящиеся к гетеротрофам и осуществляющие деструкцию органического вещества, созданного фотоавтотрофами.

Существование планктеров во взвешенном состоянии в воде обусловливается морфологическими особенностями их строения (наличием выростов, отростков, щетинок у диатомовых, перепонок, лопастей, парашютов и т. д. у перидиней), а также цитологическими изменениями (образование газовых вакуолей у некоторых цианей или жировых капель), приводящими к уменьшению удельного веса клетки. По мнению некоторых специалистов, роговидные отростки, шипы, и т. д. способствуют возможности не только дрейфа и парения, но и являются защитными приспособлениями клеток фитопланктона, предохраняющими их от поедания рачками и другими представителями зоопланктона.

По своему пигментному составу планктонные и другие водоросли в некоторых случаях сильно отличаются от высших растений. Хлорофилл «а» присутствует всегда, а хлорофилл «b» встречается главным образом у представителей ветви зеленых водорослей (зеленых, эвгленовых, диатомовых, харовых), а в надцарстве прокариот — только у прохлорона. Хлорофилл «с» характерен для бурых, золотистых, диатомовых водорослей и динофлагеллат, а хлорофилл «d» — исключительно для красных. Различные виды бактериохлорофилла обнаружены у фотосинтезирующих бактерий, а относительно примитивные отделы водорослей (цианеи и красные) содержат билипротеины — фикоцианин и фикоэритрин. Из желтых пигментов, помимо встречающихся у всех водорослей каротинов, фотосинтетически активные каротиноиды (фукоксантин и перидинин) обнаружены лишь у представителей ветви бурых водорослей [54, 305].

По количественному составу и фотосинтетической эффективности пигментов Фуджита [264] разделил морские водоросли на три основные группы: 1) содержащие хлорофилл «а» и «b» (зеленые, эвгленовые); 2) содержащие только хлорофилл «а» и каротиноиды (диатомовые, динофлагеллаты и бурые); 3) содержащие хлорофилл «а» и билипротеины (красные и цианеи). Спектр использования света (спектр действия) может быть установлен при сопоставлении поглощения света интактными клетками с квантовым выходом фотосинтеза. Предполагается, что спектр действия отражает эффективность использования света клеткой в процессе фотосинтеза и является одной из важнейших характеристик вида, так как определяет способность фитопланктона приспосабливаться к различным световым условиям в океане. Спектр действия, однако, нестабилен и иногда изменяется в зависимости от условий (освещенности, длины волны, концентрации биогенных элементов).

Излучение с длиной волны более 600 нм поглощается главным образом хлорофиллом «а», а коротковолновое (менее 600 нм) — другими пигментами. Поскольку бóльшая часть проникающего в воду излучения находится в интервале от 400 до

600 нм, совершенно очевидно, что не только хлорофилл «а» является важным акцептором света для фотосинтезирующих в воде автотрофов. Основной максимум поглощения хлорофилла «с», в частности, находится на 450 нм и примерно на этой же длине отмечается максимальное поглощение излучения α- и β-каротинами, перидинином, фукоксантином и сифоноксантином. Давно известно, что от спектрального состава света зависит концентрация билипротеинов в клетках красных водорослей и цианей. Изученное явление, получившее название хроматиновой адаптации, заключается в том, что зеленая часть спектра стимулирует синтез фикоэритрина, поглощающего зеленый свет, в то время как красная усиливает образование фикоцианина (изменения в содержании хлорофилла и каротиноидов при этом минимальны).

Проведенные в последние годы исследования показали, что хроматиновая адаптация характерна для многих видов водорослей. Экспонирование клеток на свету сине-зеленой части спектра (480 нм) вызывало изменения содержания пигментов (главным образом хлорофиллов и каротиноидов), структуры хлоропластов и фотосинтетической активности [305]. У 15 из 17 изученных видов по сравнению с контролем (белый свет) содержание хлорофилла увеличилось на 20—146 %, при этом у диатомовых значительнее, чем у динофлагеллат.

Фотоавтотрофный тип питания в общем является основным для большинства водорослей. Облигатные фотосинтетики встречаются в разных отделах: среди цианей это *Anabaena cylindrica* и *A. variabilis Anacystis nidulans*, некоторые штаммы *Nostoc muscorum* и др., из зеленых — многие виды *Chlorococcum* и *Chlamydomonas*, среди желто-зеленых — *Polyedriella helvetica* и *Monodus subterranea*, ряд штаммов диатомей. Однако многие водоросли в определенных условиях могут переключаться с фотоавтотрофной на фотогетеротрофную и гетеротрофную ассимиляцию или сочетать разные типы питания. Экспериментально это установлено на разных объектах (цианеях, зеленых, желто-зеленых, диатомовых и других водорослях). Известны ауксотрофные виды, нуждающиеся в экзогенных источниках некоторых физиологически активных органических веществ, например витаминов B, и биотине [263].

Гетеротрофный рост водорослей в темноте идет значительно медленнее, чем фотоавтотрофный. При культивировании на органических средах без CO_2 и достаточном освещении скорость роста и усвоения субстрата увеличивается, водоросли переходят на фотогетеротрофный тип питания, при этом синтезируемый при фотофосфорилировании АТФ используется для ассимиляции субстрата. Добавление в подобных опытах CO_2 стимулирует переход на миксотрофный тип питания, и продуктивность таких культур и скорость роста значительно превосходят продуктивность при исключительно фотоавтотрофной ассимиляции CO_2. Однако это не является общей закономерностью, и соотношение различных типов питания в клетках водорослей может существенно меняться

в зависимости от физиолого-биохимических свойств культуры, особенностей процессов регуляции и т. д. В некоторых случаях переход от фотоавтотрофии к другим типам питания сопровождается синтезом дополнительных ферментов, и в то же время активность некоторых ферментов (например, в цикле Кальвина) может снижаться при переходе с автотрофной на гетеротрофную ассимиляцию углерода. Наряду с усвоением нитратного и аммонийного азота возможна также ассимиляция мочевины, амидов, некоторых аминокислот. При этом использование специфических субстратов определяется физиологическими особенностями водорослей.

Цикл Кальвина является широко распространенным способом превращения углекислого газа у большинства фотосинтезирующих водорослей. Для некоторых видов (например, зеленых *Dunatiella tertiolecta*, некоторых цианей *Synechococcus sp.* и др.) это единственный путь метаболизма CO_2. Однако для других морских видов (например, *Skeletonema costatum*) возможен альтернативный путь, при котором реакции C_4-метаболизма сочетаются с реакциями цикла Кальвина. Исследование типа метаболизма методами измерения соотношения активности карбоксилирующих ферментов (РДФ-карбоксилазы и ФЕП-карбоксилазы) и чувствительности фотосинтеза к кислороду (наличие или отсутствие эффекта Варбурга) показало, что возможна вариабельность механизма фиксации и превращений углерода, обусловленная физиологическим состоянием клетки и внешними условиями [373]. Доминирование реакций цикла Кальвина характерно для фазы экспоненциального роста и максимальной фотосинтетической активности у некоторых видов (например, *Dunatiella tertiolecta*). В стационарной фазе ^{14}C-трассер обнаруживается главным образом в аспарагиновой и яблочной кислотах (примерно 50 %), а в фосфоглицериновой при 2-секундной экспозиции фиксируется не более 10 % $^{14}CO_2$. У изученных диатомовых (*Phaeodactylum tricornutum*, *Navicula pelliculosa*) это явление не наблюдается, и для них характерен C_4-тип метаболизма как в фазе максимального фотосинтеза, так и при стационаре. Соотношение активности карбоксилирующих ферментов (РДФ-карбоксилаза: ФЕП-карбоксилаза) коррелирует с интенсивностью фотосинтеза (рис. 5.1) и для всех видов макси-

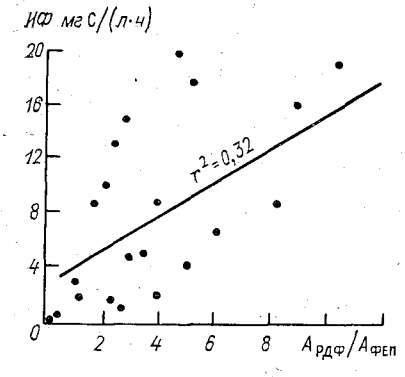


Рис. 5.1. Соотношение между интенсивностью фотосинтеза (*ИФ*) и активностью карбоксилирующих ферментов у планктонных водорослей средних широт. По [373].

$A_{РДФ}$ — активность рибулозодифосфаткарбоксилазы, $A_{ФЕП}$ — активность фосфоенолпируваткарбоксилазы.

мально в фазе экспоненциального роста. Оно уменьшается в стабильном состоянии, и эти изменения главным образом обусловлены уменьшением активности РДФ-карбоксилазы на фоне более или менее постоянной активности ФЕП-карбоксилазы.

Источником углерода фотосинтезирующих водорослей являются растворимый в воде CO_2 и бикарбонатный ион HCO_3, при этом некоторые виды отдают предпочтение одному из этих источников, другие могут использовать оба. Исследования показывают, что при максимальном фотосинтезе зеленые водоросли утилизуют CO_2, в то время как бентосные диатомеи (например, *Navicula pelliculosa*, *Amphiprora paludosa*) поглощают CO_2 и HCO_3, а диатомовая морская водоросль *Phaeodactylum tricornutum* предпочитает HCO_3. В стационарном состоянии те же зеленые водоросли (*Dunaliella*) используют CO_2 и HCO_3, при этом значительную долю конечных продуктов (около 30 %) составляют белки, в то время как при активном фотосинтезе в основном образуются полисахариды и не более 4 % ^{14}C-метки утилизуется в белках. При наиболее низкой активности фотосинтеза многие морские водоросли характеризуются C_4-типом метаболизма. При таких условиях поглощенный углерод перераспределяется из промежуточных продуктов цикла Кальвина в интермедианты циклы Хэтча—Слэка с образованием аминокислот и белков. Фиксация под действием активной ФЕП-карбоксилазы иона HCO_3 идет параллельно с поглощением CO_2 РДФ-карбоксилазой в цикле Кальвина. Увеличение фотосинтетической способности усиливает активность РДФ-карбоксилазы и реакции цикла Кальвина (рис. 5.2).

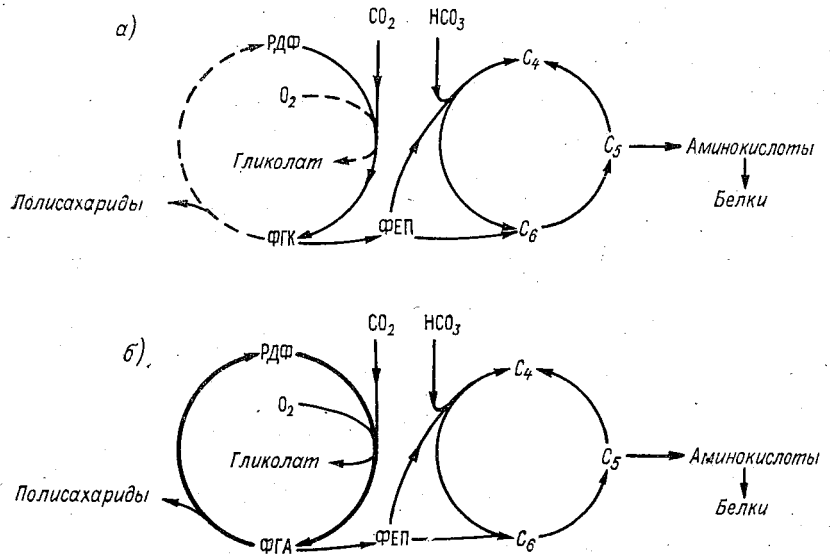


Рис. 5.2. Основные пути превращения углерода, ассимилированного морскими водорослями в разных физиологических состояниях. По [373].

а — стабильное состояние (низкая фотосинтетическая активность), *б* — фаза активного роста (высокая фотосинтетическая активность).

Роль C_4-метаболизма со значительной фиксацией HCO_3 при участии ФЕП-карбоксилазы (или подобных ему ферментов) вызывает достаточно много дискуссий, при этом некоторые точки зрения крайне противоречивы. Совершенно очевидно, что часть разногласий должна быть отнесена за счет существующих видовых особенностей и физиологического состояния объектов исследования. Можно представить метаболические типы углеродной фиксации в виде спектра, с одной стороны которого располагаются зеленые водоросли и цианеи, характеризующиеся доминированием C_3-метаболизма, а с другой — диатомеи, отличающиеся значительной фиксацией бикарбонатных ионов в C_4-продуктах (прежде всего в яблочной и аспарагиновой кислотах) и аминокислотах, сопровождающей функционирование цикла Кальвина. Экологическая значимость спектра типов фотосинтетического метаболизма пока не ясна и имеющихся материалов слишком мало, чтобы сделать окончательные выводы о роли каждого типа метаболизма. Весьма значительным является тот факт, что у одной из повсеместно распространенных диатомей — *Skeletonema costatum* — активность C_4-метаболизма достаточно высока.

Как уже отмечено, увеличение фотосинтетической способности обусловлено усилением активности РДФ-карбоксилазы и реакций цикла Кальвина, в то время как скорость реакций, типичных для C_4-метаболизма, остается более или менее постоянной. В естественных сообществах фитопланктона пространственные или временные изменения скорости ассимиляции углерода могут приводить к изменениям типа метаболизма (метаболический шифт). При этом увеличение интенсивности фотосинтеза сопровождается ростом включения углерода в низкомолекулярные метаболиты и продукты накопления (липиды и полисахариды) на фоне относительно постоянной скорости синтеза белков. В таком случае увеличение интенсивности фотосинтеза и скорости роста не коррелируют, хотя это противоречит некоторым данным [307].

Изучение изотопного состава углерода водорослей показывает, что в среднем $\delta\ ^{13}C$ составляет от —10 до —19‰, т. е. по изотопному составу водоросли значительно ближе к C_4-растениям, чем к C_3-видам. Поскольку физиологические исследования показывают, что цикл Кальвина является основным путем преобразования углерода в водорослях, изотопная дискриминация может быть объяснена участием в фотосинтетических реакциях ионов бикарбоната морской воды, который изотопически тяжелее CO_2 ($\delta\ ^{13}C$=—0,2‰). Другим объяснением может быть отсутствие эффекта изотопного фракционирования, сопровождающего переход CO_2 из газовой фазы в клеточный раствор при его ассимиляции. Скорость диффузии CO_2 в воде ниже, чем в воздухе, коэффициент же использования CO_2 в объеме воды, окружающей фотосинтезирующее растение, в воде значительно больше, вследствие чего водные растения становятся изотопически тяжелее наземных C_3-видов. Изотопный состав диатомей (*Cyclotella*, *Sceletonema*), выращенных при обычных условиях, типичен для морского фито-

планктона ($\delta^{13}C = -17 \ldots -12{,}3$ ‰). В опытах же с добавлением избыточного количества CO_2 и бикарбоната эти же водоросли изотопически легче ($\delta^{13}C = -26 \ldots -19$ ‰) [43]. Пресноводный планктон изотопически легче ($\delta^{13}C = -20 \ldots -30$ ‰), потому что с грунтовыми пресными водами поступает значительное количество изотопически более легкого углекислого газа органического происхождения, при этом $\delta^{13}C$ бикарбонатных ионов рек и озер значительно меньше (—9... —14 ‰), чем океана.

В отличие от наземных сообществ, углерод, по-видимому, не относится к факторам, лимитирующим фотосинтез в водных экосистемах. Существенные ограничения продуктивности и распространения водных автотрофов связаны с уровнем солнечной радиации, количество которой не должно быть меньше 0,75 Дж/(см^2·ч) (компенсационная точка). Вследствие этого водная толща, где располагаются продуценты, сравнительно невелика (2—250 м, а в среднем около 40 м). Ниже глубины световой компенсации расход органического вещества на дыхание и выделение CO_2 превышают интенсивность ассимиляции, хотя некоторое время фитопланктон может существовать за счет ранее образованного органического вещества, переходя на гетеротрофный способ питания [125, 149, 335, 396]. Количество света, проникающего в воду, уменьшается вследствие избирательного поглощения и рассеяния самой морской воды, а также растворенными и взвешенными веществами. Снижение освещенности в столбе воды может быть описано уравнением

$$I_d = I_0 e^{-kd}, \qquad (5.1)$$

где I_0 — начальная интенсивность; I_d — интенсивность света, прошедшего расстояние d; k — коэффициент экстинкции (коэффициент затухания). Величина k зависит от длины волны излучения, в чистых океанических водах только сине-зеленая часть спектра (480 нм) может проникать на значительную глубину. В мутной воде, где происходит рассеяние этих лучей частицами, пик смещается в сторону длинноволновой части (550 нм), т. е. происходит так называемый красный шифт [335]. Совершенно очевидно, что критическая глубина, на которой возможен рост фитопланктона, гораздо меньше критических глубин функционирования других обитателей глубоких водоемов. Эти границы варьируют в зависимости от прозрачности воды.

Изучение световой зависимости фотосинтеза показывает, что для большинства C_3-видов максимальная интенсивность наблюдается примерно при $^1/_3$ полной освещенности. Планктонные водоросли характеризуются подобной зависимостью фотосинтеза от освещенности, в связи с чем максимальная ассимиляция углерода приурочена не к самым верхним слоям водоемов, а происходит на глубинах, где освещенность составляет примерно $^1/_3$ освещенности поверхности. Исследования фотосинтеза разных групп водорослей обнаруживают сходство световых кривых для видов, входящих в одну таксономическую группу, и значительные различия

для видов, относящихся к разным группам (рис. 5.3). Световое насыщение фотосинтеза зеленых водорослей наступает при более низкой освещенности ((13,8... 19,5)·10^2 Дж/(см^2·мин)), чем диатомовых и динофлагеллат. Самыми светолюбивыми из этих трех групп являются динофлагеллаты (световое насыщение при (67... 84)·10^2 Дж/(см^2·мин)), для которых характерно более плавное уменьшение интенсивности фотосинтеза по мере увеличения освещенности (после насыщающей освещенности). У фитопланктона, как и у наземных растений, можно выделить светолюбивые и теневыносливые виды. Как правило, при низкой освещенности у теневыносливых представителей фитопланктона квантовый выход выше, чем у светолюбивых.

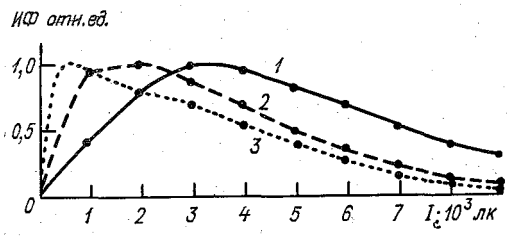


Рис. 5.3. Зависимость интенсивности фотосинтеза (*ИФ*) от освещенности (*I*) при температуре 20 °С для некоторых групп морского фитопланктона. По [396, 427].

1 — динофлагеллаты (*Gymnodinium splendens*, *Gyrodinium* sp., *Exuvialla* sp., *Amphidinium klebsi*); *2* — диатомовые (*Skeletonema costatum*, *Nitzschia closterium*, *Navicula* sp., *Coscinodiscus excentricus*); *3* — зеленые водоросли (*Dunaliella euchlora*, *Chlamydomonas* sp., *Platymonas* sp., *Carteria* sp., *Mischococcus* sp., *Stichoccus* sp., *Nannochoris* sp.).

Суточная ритмика интенсивности фотосинтеза отдельных фитопланктеров и целых сообществ обусловлена как внутренними, так и внешними факторами. В зависимости от физиологического состояния интенсивность фотосинтеза изменяется и при постоянных условиях среды, она постепенно увеличивается у молодых клеток сразу после деления и достигает максимума у зрелых непосредственно перед делением. В опытах с культурами водорослей [307] было показано, что деление клеток *Sceletonema costatum*, находившихся в темноте, начинается через 6 ч после их освещения и продолжается около 4 ч после того, как их снова лишают света. Адаптация к свету связана с морфологическими и биохимическими изменениями клетки (содержания пигментов и их состава, морфологии хлоропластов, ферментных систем и т. д.). У цианей красный свет стимулирует синтез фикоцианина, а синий — фикоэритрина. У диатомовых при сильном свете уменьшается число хлоропластов и наблюдается их агрегация, в то время как при слабом свете наступает обратная реакция [264]. У отдельных групп и видов время, необходимое для адаптации к свету, различно. Для хлореллы, например, требуется не менее 40 ч при изменении освещенности в 10 раз.

Интенсивность фотосинтеза в условиях достаточной освещенности может быть лимитирована наличием необходимых элементов минерального питания. Соотношение углерода, азота и фосфора в клетках фитопланктона составляет в среднем 106 : 16 : 1

Таблица 5.1

Соотношение элементов в клетках фитопланктона при малой и высокой относительной скорости роста [275]

Соотношение	$\leqslant 0{,}1\mu$	$\geqslant 0{,}9\mu$
C : N	20—25	5—7
C : P	500—1000	75—150
N : P	100—150	10—25
C : хлорофилл	100—150	25—50

(правило Редфилда), откуда следует, что недостаток азота и фосфора существенно влияет на ассимиляцию углерода. Изучение зависимости фотосинтеза от содержания фосфора (рис. 5.4) показало, что при высоких температурах реакция на увеличение концентрации фосфатов более заметна, чем при низких.

Соотношение элементов в клетке в соответствии с правилом Редфилда характерно для фитопланктеров, находящихся в ста-

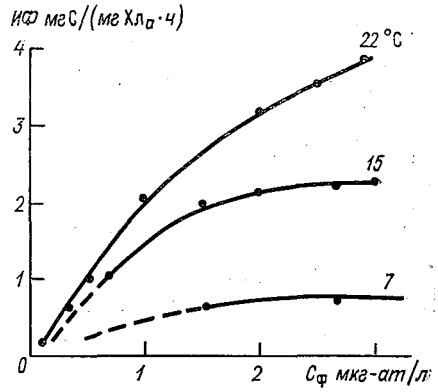


Рис. 5.4. Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза (*ИФ*) от содержания фосфатов ($C_ф$) и температуры у смешанных популяций водорослей. По [302].

дии активного роста (табл. 5.1). Изменения в соотношении химических элементов в клетке при изменении скорости роста является биохимической реакцией на характер и различную степень ограниченности элементов минерального питания. При очень высоких скоростях роста ($\geqslant 0{,}9$ μ, где μ — максимальная скорость), когда наблюдается типичное соотношение элементов по Редфилду, на долю белков приходится 50—60 % сухого вещества, углеводов — 30—40 %, а на липиды — 10—20 %. При высоком содержании белков отношение C : N уменьшается. При низких скоростях роста ($\leqslant 0{,}1\mu$) соотношение элементов варьирует от 14 до 20 и более [275]. Типичное уменьшение соотношения углерода и азота в клетке от 20 до 5,3 при изменении скорости роста μ от 0 до максимума в условиях ограниченного азотного питания может быть прослежено на примере зеленой водоросли дюналиеллы

(*Dunaliella tertiolecta*) (рис. 5.5). Во всех случаях изменение соотношения C : N обусловлено увеличением концентрации азота в клетках при росте μ. Подобная картина (уменьшение C : P и C : N) наблюдается при ускорении роста в условиях недостаточного снабжения фосфором в связи с увеличением содержания фосфора в клетках. Результаты этих исследований показывают, что недостаток азота и фосфора может лимитировать рост водорослей в течение лета или всего года (в тропических и субтропических широтах). Как правило, в морской воде содержится достаточное количество необходимых микроэлементов для роста водо-

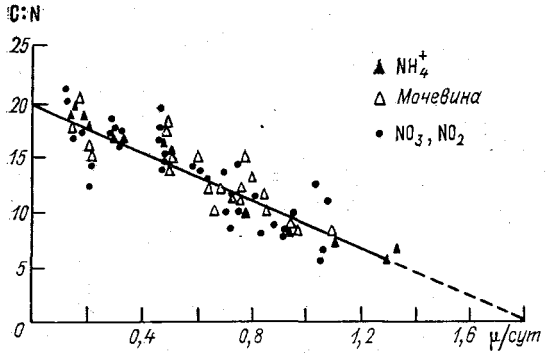


Рис. 5.5. Соотношение C : N и скорость роста клеток (μ) дюналиеллы (*Dunaliella tertiolecta*) в культуре при различной ограниченности источников азота. По [275].

рослей. Диатомеи и кремнежгутиковые поглощают большое количество растворенного кремния, откладывая его в виде гидрата окиси кремния при построении панцирей. Концентрация доступных соединений кремния в прибрежных водах и глубоких слоях пелагиали достаточно высока, и только в поверхностных водах пелагиали рост диатомей лимитируется недостатком кремния, истощая его запас в период вспышки планктона. Возможно, что видовая сукцессия — развитие после вспышки бескремниевых жгутиковых — объясняется именно нехваткой кремния.

Влияние температуры на рост водорослей может быть выражено эмпирической зависимостью [245]

$$\lg \mu = 0{,}0275T - 0{,}70, \qquad (5.2)$$

где μ — максимально возможная скорость роста, выражаемая обычно в удвоении числа клеток в день, T — температура (°C). Это уравнение, полученное на основе экспериментов с культурами, относящихся к разным таксономическим группам водорослей, справедливо в диапазоне температур 0—40 °C (при непрерывном освещении и оптимальном снабжении элементами минерального питания).

Интенсивность фотосинтеза, выражаемая, как правило, количеством поглощенного углерода единицей хлорофилла «а» в единицу времени, варьирует в широких пределах в зависимости от

видовых особенностей фитопланктеров, их физиологического состояния и условий среды. В связи с этим сравнение результатов, полученных разными специалистами не всегда по единой методике в естественных сообществах фитопланктона, чрезвычайно сложно. Лишь в самых общих чертах можно представить, как меняется интенсивность фотосинтеза фитопланктона в водах на разных географических широтах (более высокая интенсивность фотосинтеза в тропиках), в течение года в умеренных широтах и в зависимости от обеспеченности биогенными элементами (табл. 5.2). В олиготрофных водах интенсивность фитосинтеза может быть в 4—10 раз ниже, чем в эвтрофных.

Таблица 5.2

Максимальная интенсивность фотосинтеза сообществ фитопланктона. По [396] с дополнениями

Район (время наблюдений)	Глубина, м	Температура, °С	Максимальная интенсивность фотосинтеза, мг С/(мг $Хл_a$ · ч)
Арктика (лето)	0		1,0—1,5
Антарктика (фитопланктон и ледяная флора)		—1,6	2,3—2,6
Северные районы в целом (без стратификации)			2,9—3,4
Северо-западная часть Тихого океана (лето)	10	8—20	1,4—2,0
Умеренные воды (лето)	0		4,0—4,2
Умеренные воды (зима)	0		1,5
Тропические воды (в целом)			8,0
Тропическая часть Тихого океана (осень)		23—27	1,1—5,2
Тропическая часть Тихого океана (весна)			3,1—4,9
Тропическая часть Атлантики	10	20	3,0—4,0
Оясио			3—6
Куросио			0,3—0,7
Заливы и прибрежные зоны Японии			2—6
Токийский залив (цветение *Sceletonema*, лето)		20—25	9—17
Озера			
эвтрофные			2—6
мезотрофные			1,2
олиготрофные			0,1—1

5.2. Распределение фитопланктона в океане и других водоемах

Разнообразие экологических условий (соленость воды, температура, освещенность, содержание элементов минерального питания) определяет видовой состав и плотность фитопланктеров в различных водоемах.

Как уже было отмечено, число видов морского и пресноводного фитопланктона достаточно велико, и экология и состав его представителей весьма разнообразны. В общем фитопланктоном заселены самые разнообразные водоемы. Исключение составляют лишь резко термальные воды (с температурой выше 70—80 °С), водоемы с очень большим содержанием сероводорода, а также приледниковые воды, практически не содержащие элементов минерального питания, пещерные озера и те водные слои, где недостаток света лимитирует фотосинтетическую деятельность фитопланктона.

Важнейшими классами морского фитопланктона являются диатомовые и перидиниевые водоросли (динофлагеллаты). В некоторых условиях могут быть многочисленны представители криптофитовых, зеленых, сине-зеленых и золотистых водорослей.

Из диатомовых в морском фитопланктоне особенно часто встречаются центрические диатомеи — роды хетоцерос (*Chaetoceros*), ризосоления (*Rhizosolenia*), талассиозира (*Thalassiosira*), коретрон (*Corethron*), планктониелла (*Planktoniella*) и др. В пресноводных водоемах они либо отсутствуют совсем, либо крайне малочисленны.

Среди класса перидиней наиболее многообразны жгутиковые формы. При этом известковые жгутиковые (кокколитофориды) и кремнежгутиковые (силикофлагеллаты) встречаются главным образом в соленой воде. Другие роды пирофитовых водорослей распространены также и в пресноводных бассейнах, однако по числу видов морской фитопланктон значительно богаче.

Достаточно хорошо известно, что водные массы Мирового океана неоднородны и характеризуются определенным типом стратификации и циркуляции, следствием чего является неоднородность солености воды, распределения температуры, содержания элементов минерального питания и т. д. Достаточно разнообразные экологические условия определяют видовую специфику и численность морского фитопланктона.

В тропических водах наблюдаются наибольшее видовое разнообразие (и более низкая продуктивность), за исключением районов апвеллинга) и наиболее ярко выраженные морфологические особенности морского фитопланктона. Перидиниевые водоросли в значительной степени преобладают здесь над диатомовыми, многие пиридинеи (не только виды, но и целые роды) встречаются только в биотопе тропических вод. Чрезвычайно разнообразные кокколитофориды развиваются в таком количестве, что их известковые скелеты образуют особые известковые отложения. В общем немногочисленные, как и в других акваториях океана, цианеи в некоторых районах вызывают цветение воды, это главным образом *Oscillatoria erythraea*.

В полярных областях океана видовое разнообразие перидиниевых водорослей значительно меньше, чем в тропических, и здесь доминируют диатомеи, образующие большое количество органического вещества, которое является пищей зоопланктона.

Кокколитофориды в северных широтах встречаются редко, цианеи отсутствуют, но разнообразны и местами многочисленны силикофлагеллаты и некоторые виды зеленых водорослей.

В неритической (шельфовой) зоне, простирающейся от берега до материковой отмели, создаются отличные от пелагиали экологические условия. Это проявляется прежде всего в уменьшении прозрачности воды из-за присутствия минеральной и органической взвеси, в изменении солености (чаще в ее уменьшении) и температурного режима. Вследствие этого многие океанические виды фитопланктона исчезают или меняют форму, появляются специфические виды, в том числе и временнопланктонные (меропланктонные). В общем разнообразие биотопов и видовой состав неритической зоны значительно богаче и продуктивнее пелагической. В умеренных широтах в общем доминируют диатомовые и перидинеи, но среди них немало солоновато-водных видов, полностью отсутствующих в пелагиали. У некоторых видов шельфового фитопланктона хорошо выражена донная фаза (стадия покоя), что определяет четкую сезонную динамику их развития.

Фитопланктон опресненных внутренних морей по составу и продуктивности существенно отличается как от океанического, так и типичного неретического. Так, в фитопланктоне центральной части Балтики, соленость верхних слоев воды которой в 4,5—5 раз ниже океанической и составляет 7—8‰, океанические виды не встречаются, достаточно распространенные диатомовые относятся к солоноватоводным, перидинеи малочисленны, но большую роль играют пресноводные водоросли. Среди них особенно разнообразны цианеи — анабена (*Anabaena*), афонизоменон (*Aphanizomenon*), нодулярия (*Nodularia*), микроцистис (*Microcystis*) и др. Афанизоменон и нодулярия (а в южной части моря микроцистис) в летние месяцы часто образуют большие скопления, вызывающие цветение воды. В пресноводных условиях хорошо развиваются и зеленые водоросли (*Scenedesmus*, *Oocystis*, *Pediastrum* и др.) [54].

Пресноводный планктон отличается большим разнообразием зеленых и сине-зеленых водорослей. Среди зеленых встречаются одноклетные и колониальные вольвоксовые и протококковые виды хламидоманад, гониума, вольвокса, педиаструма, сценедесмуса, сфероцистиса и др. Видовое разнообразие диатомовых значительно меньше, но их продуктивность в общем не отличается от продуктивности в океане.

Род хетоцерос (*Chaetoceros*), чрезвычайно распространенный в морском фитопланктоне, в пресных водах отсутствует, а ризосолении (*Rizosolenia*) представлены лишь несколькими видами. Значительно беднее (качественно и количественно) представлены и перидинеи, они уступают океаническим по числу видов и продуктивности. Кремнежгутиковые отсутствуют, а кокколитофориды встречаются крайне редко. Другие же жгутиковые (хризомонады, уроглены, эвгленовые) представлены большим количеством видов и могут быть многочисленны.

Существенной особенностью пресноводного планктона является обилие в нем временнопланктонных водорослей, характеризующихся наличием донной или перифитонной фазы (фазы прикрепления к какому-нибудь предмету) в своем развитии. В крупных глубоких озерах фитопланктон меньше отличается от морского, чем в мелких. В Байкале, Великих озерах, Ладожском и Онежском озерах почти круглый год преобладают диатомовые водоросли. Это, естественно, не те виды, что встречаются в открытом океане, но по своей экологии они имеют много общего с фитопланктоном пелагических вод. Например, мелозира исландская (массовый вид Ладожского и Онежского озер) и мелозира байкальская (Байкал) после весенней вспышки не опускаются на дно в фазу покоя, как это наблюдается у других пресноводных видов в водоемах меньшего размера, а остается в толще воды, образуя на некоторой глубине межсезонные скопления. В этих озерах наблюдается и характерное для океана распределение продуктивности — очень низкие значения в центральной части и увеличение продуктивности у берегов, особенно в мелководных заливах и у устьев рек.

В самых крупных соленых озерах фитопланктон по видовому составу (особенно среди диатомовых) близок к морскому, хотя соленость вод здесь значительно ниже, чем в океане (11—13‰). В опресненных зонах этих озер доминируют пресноводные виды, но даже при солености 3—5‰ солоноватоводный фитопланктон морского происхождения довольно многообразен.

Сезонные сукцессии видового состава фитопланктона наиболее отчетливо выражены в небольших озерах умеренной зоны. В зависимости от типа озера в течение сезона могут доминировать диатомовые, цианеи или зеленые водоросли. Основными представителями зеленых водорослей являются протококковые, а в озерах с очень мягкой водой, находящихся под влиянием болот, многочисленны десмидиевые (*Cosmarium*, *Staurastrum*, *Closterium*, *Euastrum* и др.). В мелководных прудах и озерах нередко преобладают вольвоксовые (*Volvox*, *Chlamydomonas*, *Pandorina*, *Eudorina*). В тундре и северной тайге в озерах доминируют хризомонады (*Dinobryon*, *Uroglenopsis*, *Mallomonas*). Перидинеи, как уже отмечалось, представлены во всех водоемах, но малочисленны. В наиболее мелких водоемах (прудах), в том числе и в тропических, разнообразны эвгленовые.

В каждом водоеме в зависимости от его физических и химических особенностей в течение сезона преобладает одна или другая группа водорослей, а в периоды очень интенсивного развития доминирует всего один вид. Для временных водоемов (луж, ям) характерны мелкие вольвоксовые из рода хламидомонас, при массовом развитии которых вода нередко окрашивается в зеленый цвет.

Иногда в особую группу выделяют речной фитопланктон, который в крупных реках с медленным течением успевает размножиться в пределах ограниченного участка и создать особые эко-

системы. Однако, как правило, по видовому составу они проявляют сходство с фитопланктоном водоемов, расположенных выше, или боковых притоков. Видовой состав и распределение фитопланктона в разных водоемах, а также его изменения в пределах одного водоема определяется целым комплексом факторов.

Световая зависимость фотосинтеза разных видов фитопланктона варьирует в широком диапазоне. Особенно чувствительны к недостатку света зеленые водоросли и большинство цианей, т. е. те представители, которые развиваются главным образом в летний период и, как правило, только у самой поверхности воды.

Диатомовые менее требовательны к условиям освещенности, в связи с чем многие виды интенсивно развиваются на глубине 2—3 м в малопрозрачных водах озер и на глубине 10—15 м в морях и океанах.

Зона температурного оптимума для развития разных видов, как правило, не слишком широка. Например, у одного из представителей диатомей, мелозиры исландской (*Melosira islandica*), распространенной в водах Субарктики и озерах умеренных широт (Ладожском и Онежском), диапазон оптимальных температур составляет примерно 12 °С (от 1 до 13 °С), а максимальное размножение наблюдается от 6 до 8 °С.

Сезонная смена видового состава фитопланктона (сукцессия видов) определяется главным образом тем, что температурные оптимумы разных видов не совпадают. В целом за год видовая сукцессия в умеренных широтах может быть представлена следующим образом: криофильные виды → мезофильные → криофильные. Зимой подо льдом развитие фитопланктеров ограничено недостатком света, и вегетационный цикл начинается в марте—апреле с увеличением интенсивности солнечной радиации. Подо льдом развиваются многочисленные жгутиковые — криптомонас (*Cryptomonas*), хромулина (*Chromulina*), хризококкус (*Chryzococcus*), значительно повышается численность холодноводных видов диатомовых (*Melosira, Diatoma* и др.). Их развитие усиливается в конце весны после вскрытия льда, а в начале лета при температуре воды от 10 до 15 °С эти холодноводные виды прекращают вегетацию и их сменяют другие диатомеи — умеренно тепловодные. Это астерионелла (*Asterionella*), табеллярия (*Tabellaria*) и др. Одновременно повышается продуктивность зеленых водорослей и цианей, а также хризомонад, и во второй половине лета при температуре воды выше 15 °С она достигает максимума. В некоторых водоемах в это время наблюдается цветение воды, вызываемое активностью цианей (*Anabaena, Aphanizomenon, Microcystis, Gloeotrichia, Oscillatoria*) и зеленых водорослей (*Scenedesmus, Pediastrum, Oocystis*). Диатомовые летом, как правило, не играют ведущей роли и представлены тепловодными видами (*Flagilaria, Melosira grandula*). Осенью с понижением температуры (до 12—10 °С и ниже) вновь наблюдается увеличение продуктивности холодноводных диатомовых, однако в это время может сохраняться достаточно высокая активность цианей.

В морях умеренных широт весной также наблюдается максимальная продуктивность диатомей, летом же увеличивается видовое разнообразие и численность перидиневых, при этом общая продуктивность фитопланктона уменьшается.

Из химических факторов на видовую специфику и распределение фитопланктона наибольшее влияние оказывает соленость воды и, как уже было показано, в соленых и пресных водоемах видовой состав фитопланктона различен.

Концентрация солей азота и фосфора в большинстве водоемов очень мала, что в значительной степени лимитирует продуктивность фитопланктона. Роль цианей, способных ассимилировать молекулярный азот, незначительна и ограничена очень мелкими водоемами (и рисовыми полями). Наименее продуктивен фитопланктон приледниковых вод и водоемов, расположенных на кристаллических породах, в районах с большим количеством болот на водосборной площади (озера Карелии, Кольского полуострова, Северной Финляндии, Швеции, Норвегии). Продуктивность фитопланктона зависит от динамического режима вод. Многие виды пресноводных водоемов умеренных широт развиваются в планктоне лишь весной и осенью в периоды активного вертикального перемешивания воды (род *Melosira*). С его прекращением при прогреве верхнего слоя до 10—12 °С и образовании устойчивой стратификации эти виды из планктона выпадают. Другие водоросли (и прежде всего цианеи) не выносят даже слабого турбулентного перемешивания и развиваются только в спокойной воде. При сильно развитом вертикальном перемешивании может подавляться развитие даже относительно теневыносливых диатомовых, которые выносятся токами воды за пределы зоны фотосинтеза. Подъем глубинных вод обогащает поверхностные воды необходимыми для фотосинтеза элементами минерального питания, в связи с чем в зонах апвеллинга продуктивность фитопланктона может быть очень высока (например, в холодных водах Арктики и Антарктики).

Количество фитопланктеров находится в прямой зависимости от концентрации биогенных элементов в трофогенном слое и на нижней границе основного пикноклина (слоя с максимальным градиентом плотности), поэтому в тех областях, где биогенные элементы поступают за счет восходящих течений, турбулентной диффузии или речного стока, численность и продуктивность фитопланктона наиболее высока.

Изучение продуктивности фитопланктона в эвтрофной зоне и олиготрофных водах обнаруживает четкую корреляцию между содержанием хлорофилла и плотностью воды [452]. Увеличение концентрации хлорофилла с плотностью воды (бароклинный механизм) носит линейный характер (при концентрации 10—50 мг/м^2) (рис. 5.6), что подтверждает важную роль вертикального перемешивания и снабжения нитратами в первичной продуктивности.

Нейстон (сообщества мелких растений и животных, обитающих

только у самой поверхности воды в зоне поверхностной пленки) в общем является составной частью планктона, хотя многие его виды отличаются рядом морфологических и физиологических особенностей (чешуйчатые и слизистые парашюты и т. д.). Преимущества существования организмов на границе водной и воздушной сред проявляются в том, что нейстон в отдельных случаях развивается в больших количествах и покрывает воду сплошной пленкой [54].

Большинство бентосных (заселяющих дно водоемов) продуцентов, к которым относятся крупные водоросли, морские травы,

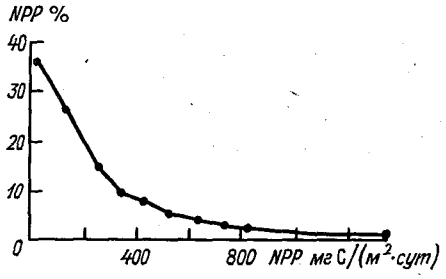


Рис. 5.6. Распределение *NPP* в Мировом океане. По [98].

а также фитопланктон, принадлежат к двум систематическим группам, которые редки и малочисленны в пресноводных водоемах: это красные и бурые водоросли. Кроме них, встречаются некоторые типичные для морей зеленые водоросли. Интенсивность развития бентосных водорослей зависит от освещенности, количества биогенных элементов, циркуляции воды, температуры. Для бентосных водорослей супралиторали (зоны «забрызга») лимитирующим рост фактором является также наличие воды, поскольку увлажнение происходит нерегулярно. Бентосные сообщества литорали и сублиторали, где широко распространен эпифитизм (обрастание эпифитами слоевищ других водорослей), могут состоять из нескольких ярусов и по своей структуре и продуктивности приближаться к наземным экосистемам.

5.3. Глобальные оценки первичной нетто-продуктивности

Первичная продуктивность фитопланктона (и в значительно меньшей степени фитобентоса) определяет первичную продуктивность всего Мирового океана.

Первичная продуктивность — это в первую очередь результат фотосинтетической фиксации углерода, сопровождающейся усвоением минеральных элементов. По мнению специалистов [100], гетеротрофное питание фитопланктона, которое также приводит к увеличению биомассы, должно расцениваться как создание вторичной продукции. То же относится и ко всем формам хемосинтеза

поскольку источником энергии для хемосинтезирующих организмов служит органика (или продукты ее разложения), созданная ранее в процессе фотосинтеза. Таким образом, определение первичной продуктивности в конечном итоге сводится к исследованию интенсивности нетто-фотосинтеза фитопланктона.

Начало изучения первичной нетто-продуктивности (*NPP*) относится к 20-м годам нашего столетия. Первые оценки Райли [417], согласно которым *NPP* составляла $(126 \pm 82) \cdot 10^{12}$ кг С/год, были явно не точны не только из-за методических погрешностей (использовался малочувствительный кислородный метод), но и неправильной интерпретации полученных данных, так как расчеты *NPP* для всего Мирового океана были сделаны на основании результатов исследований в шельфовой зоне. С 50-х годов началось интенсивное изучение *NPP*, когда Стиман-Нильсен впервые использовал радиоуглеродный метод определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона (значительно более точный по сравнению с кислородным). Его оценки, сделанные на основании экспедиционных данных, оказались на порядок меньше данных Райли $(12 \ldots 15) \cdot 10^{12}$ кг С/год [445]. Интенсивный сбор материала, продолжавшийся до 1960 г., позволил составить карту продуктивности Мирового океана [98], после чего основное внимание стало уделяться физиологической интерпретации полученных данных.

Существующие в настоящий момент различия в оценках *NPP* Мирового океана (табл. 5.3) обусловлены, по-видимому, с одной

Таблица 5.3

Первичная нетто-продуктивность Мирового океана

Источник	*NPP* 10^{12} кг С/год	Источник	*NPP* 10^{12} кг С/год
[417]	126±82	[484]	36
[445]	12—15	[404]	31
[97, 98]	20—25	[149]	20
[208]	29	[54]	23—36
[154]	38,4	[396]	20—25
[273]	19	[17]	44
[427]	20	[12]	7—10
[124]	13,5	[280]	18—36
[159, 160]	60—80	[234]	43,5
[10]	27	[245]	73 *
[477, 479]	25	[436]	53
[14]	25	[109]	187

* Только олиготрофные воды открытого океана.

стороны методическими разногласиями при сборе материала (схемы Стиман-Нильсена, Сорокина, Райтера и Енча), а с другой — естественной динамикой продуктивности фитопланктона. Вполне вероятно, что первая трудность будет со временем устра-

нена, а накопление данных о *NPP* приведет к менее дискуссионной оценке.

Среднее глобальное значение *NPP*, по мнению многих специалистов, составляет около $26 \cdot 10^{72}$ кг С/год или 30 % общей глобальной *NPP* биосферы [249], хотя разброс данных достаточно велик. Самая большая неопределенность относится к оценкам продуктивности олиготрофных вод открытого океана [100, 245], в то время как данные продуктивности и фитомассе эвтрофных и мезотрофных вод, полученные разными методами, достаточно хорошо согласуются между собой и погрешности в определениях *NPP* минимальны (табл. 5.4).

Таблица 5.4

Соотношение между основными характеристиками фитопланктона и его продукцией [100]

Показатель	Воды		
	олиготрофные	мезотрофные	эвтрофные
Продукция *NPP* (мг С/(м³·сут))	1 (1,5) / 0,1—10	10 (11) / 0,1—100	50 / 1—100
Численность *N* (кл/м³)	$2 \cdot 10^4$ / $2 \cdot 10^3$—10^5	$5 \cdot 10^6$ / 10^6—10^7	10^9 / 10^8—10^{10}
Биомасса $M_{фит}$ (мг С/м³)	0,01 (0,5) / 0,001—0,05	2,5 (5) / 0,5—5	500 / 50—5000
Концентрация хлорофилла (мг/м³)	0,15 (0,075) / 0,09—0,21	0,25 (0,22) / 0,15—0,35	5,5 / 2,5—8,5
$NPP/M_{фит}$	100 (3) / 100—200	4 (2,2) / 0,2—20	0,1 / 0,02—0,2
Дневное ассимиляционное число (*NPP*/хлорофилл)	7 (20)	40 (50)	9
NPP/*N*	$5 \cdot 10^{-5}$	$2 \cdot 10^{-6}$	$0,5 \cdot 10^{-7}$
Хлорофилл/*N*	$7,5 \cdot 10^{-6}$	$0,5 \cdot 10^{-7}$	$0,5 \cdot 10^{-8}$
$M_{фит}$/хлорофилл	0,07 (6,7)	10 (23)	90

Примечание. В числителе — средние значения (в скобках поправки на систематические ошибки), в знаменателе — диапазон изменений.

Погрешности, связанные с определением *NPP* открытого океана, могут существенно отразиться на ее глобальных оценках, так как доля продуктивности океанического планктона ($20 \cdot 10^{12}$ кг С/год) в глобальной *NPP* значительно больше, чем вклад продуцентов шельфа (около $6 \cdot 10^{12}$ кг С/год). В последние годы возникли острые дискуссии о значении *NPP* открытого океана и вновь

появилась тенденция к увеличению ее оценки [109, 245], поскольку были внесены коррективы в полученные ранее радиоуглеродным методом данные (учет отмерших клеток, внепланочных выделений и т. д.). В таком случае вариации *NPP* олиготрофных вод Тихого океана составляют от 1,3 до 8,7 (в среднем 5,5) мг С/(м^3·сут) или 130—870 мг С/(м^2·сут), что в 5,5 раз больше полученных ранее значений (примерно 1 мг С/(м^3·сут) [100]. Новые данные, полученные по измененной методике учета фиксации ^{14}С фотосинтези-

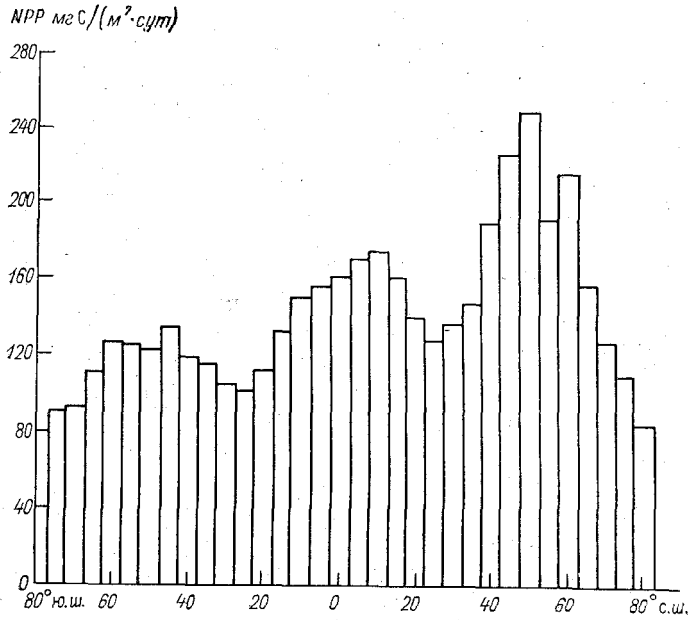


Рис. 5.7. Зональная изменчивость *NPP* Мирового океана. По [33].

рующими организмами (в том числе и пикопланктоном, мельчайшими клетками размером 0,02—2 мкм, представленными в основном цианеями) в олиготрофных водах Средиземного моря [109], свидетельствуют о более высокой интенсивности фотосинтеза. Однако этих данных пока еще явно недостаточно, и, по-видимому, преждевременно делать вывод о том, что первичная продуктивность океана значительно больше, чем продуктивность наземных растений. Определенная *NPP* косвенными методами, основанными на учете распределения кислорода в океане и расчетах потоков органического углерода, показывает, что ее значения лежат в диапазоне (27... 40)·10^{15} гС/год [27].

Распределение *NPP* Мирового океана [98—100] может быть выражено асимметричной кривой (рис. 5.7). Наиболее продуктивной является растительность бентоса. Фиксация углерода в этих

сообществах на порядок выше, чем у океанического фитопланктона, и составляет от 50 до 2000 г С/(м^2·год) (в среднем 500—1000 г С/(м^2·год)). Крупные бурые водоросли по продуктивности можно сравнить с тростниками болот умеренных широт (1200—18 000 г С/(м^2·год)) и тропическими лесами. Однако поскольку занимаемые ими площади малы, они играют второстепенную роль в образовании глобальной продукции.

Карты *NPP* Мирового океана О. И. Кобленц-Мишке [100], дополненные детальной информацией о юго-западной части Тихого океана, дали возможность получить средние широтные значения продуктивности морской биоты Атлантического, Северного Ледови-

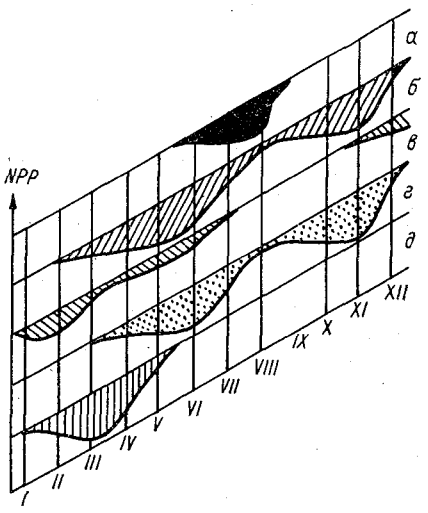


Рис. 5.8. Сезонные изменения *NPP* фитопланктона в акваториях на разных широтах. По [143].

а — арктическая зона, *б* — средние широты северного полушария, *в* — тропическая зона, *г* — средние широты южного полушария, *д* — Антарктика.

того, Индийского, Тихого океанов (см. рис. 5.7). С карт было снято 2500 значений, характеризующих *NPP* в узлах регулярной 5-градусной сетки [33].

Максимальные значения *NPP* с единицы площади приурочены к периферии крупномасштабных океанических круговоротов, где наблюдается активный подъем глубинных вод. Помимо максимума продуктивности в районе экваториального апвеллинга, существует меньший по величине, но отчетливый максимум в районе полярной дивергенции, и продукция биоты полярных широт вносит заметный вклад в суммарную *NPP*.

Минимальные значения *NPP* характерны для центров крупномасштабных круговоротов, где происходит опускание поверхностных вод и недостаток биогенных элементов лимитирует продуктивность.

В морях средних и высоких широт северного и южного полушарий обмен глубинных и поверхностных вод происходит зимой, в связи с чем к началу вегетационного периода планктон обеспечен элементами питания и светом. После массового размножения (рис. 5.8) содержание питательных элементов в поверхностных

водах быстро убывает, а при создавшейся устойчивой стратификации их поступление затруднено, что лимитирует развитие фитопланктона. Только осенью, когда исчезает промежуточный слой и в верхние слои снова начинают поступать элементы минерального питания, наблюдается второй максимум продуктивности фитопланктона, развитие которого в дальнейшем ограничивается уменьшением освещенности и понижением температуры в зимние месяцы.

В арктических и антарктических водах биогенные элементы в общем не лимитируют продуктивность, однако лишь в течение короткого лета освещенность бывает достаточной для его развития (см. рис. 5.8).

В тропических и субтропических морских районах сезонная динамика продуктивности фитопланктона выражена слабо.

Достаточно широко распространено мнение, что первичная продуктивность значительно — в 250 [149] — 366 [14] раз превышает массу фитопланктона. Только высокая продуктивность фитопланктона может обеспечить функционирование первого звена трофической цепи океана (фитопланктон→зоопланктон), поскольку масса зоопланктона в 16—25 раз больше массы фитопланктона. Вопрос о соотношении продуктивности и фитомассы планктона относится к числу наименее изученных, что объясняется методическими трудностями определения фитомассы. Для эвтрофных вод характерно превышение фитомассы над продуктивностью примерно в 10 раз, т. е. наблюдается такое же соотношение, как в наземных экосистемах.

Образование органического вещества в процессе хемосинтеза в некоторых районах может составлять до 100 мг С/(м^2·сут) [159]. Так в бухте Абарацубо хемавтотрофная фиксация углерода лишь в 5 раз ниже фотоавтотрофной [436]. В глобальных масштабах оценить уровень хемосинтеза и его роль в создании органического вещества пока еще не представляется возможным.

5.4. Превращения органического углерода в океане

Помимо автохтонного источника органического углерода (главным образом фотосинтеза), в океане существуют и некоторые другие (значительно меньшие по масштабу) возможности увеличения количества $C_{орг}$. Это поступление $C_{орг}$ с речным и подземным стоком и поступление с суши взвешенных частиц и эолового материала, содержащих органический углерод. В общем аллохтонное поступление составляет примерно 10^{12} кг С/год [149]. При этом с речным и подземным стоком в океан выносится $0{,}21 \cdot 10^{12}$ и $0{,}06 \cdot 10^{12}$ кг С/год соответственно, т. е. примерно $0{,}3 \cdot 10^{12}$ кг С/год. Эти результаты хорошо согласуются с оценками экспертов по проблеме интенсивности выноса $C_{орг}$ в океан с речным стоком: примерно $0{,}4 \cdot 10^{12}$ кг С/год [359, 374]. Поступающие с суши взвешенные частицы содержат $0{,}4 \cdot 10^{15}$ г С/год, а эоловый материал — примерно $0{,}3 \cdot 10^{12}$ кг С/год [149]. Вынос органического углерода с реч-

ным стоком оказывает влияние на биоту океана только в прибрежных районах. Исключением являются крупные реки (например, Амазонка), роль которых может существенно сказываться на гетеротрофной деятельности океана на площади 10^7 м^2 [481].

Авто- и аллохтонное органическое вещество постепенно преобразуется гетеротрофными организмами, при этом иногда разделяют пастбищные и детритные пищевые цепи. Зоопланктон представлен практически всеми таксономическими группами животных — *Protozoa* (малоресничные, тинтанниды, радиолярии, фораминиферы), *Coelenterata* (гидроидные и сцифоидные медузы), *Ctenophora* (гребневики), *Chaetognatha* (саггиты), *Annelida* (полихеты), *Arthropoda*, класс *Crustacea* (копеподы, кладоцеры, мизиды, эвфаузииды, остракоды, амфиподы, изоподы), подтип *Urochordata* (сальпы, аппендикулярии), *Mollusca* (гетероподы). Многие крупные беспозвоночные (полихеты, ракообразные, брюхоногие, двустворчатые, иглокожие) имеют планктонных личинок, а у позвоночных рыб личинки и икра входят в состав планктона.

Для открытого океана характерны длинные пищевые цепи с низкими значениями экологической эффективности, поскольку существует 3 или 4 уровня хищников [395]:

нанопланктон (мелкие жгутиковые)
↓
микрозоопланктон (растительноядные простейшие)
↓
макрозоопланктон (хищные планктонные ракообразные)
↓
мегазоопланктон (например, хетогнаты и эвфаузииды)
↓
планктофаги (например, светящиеся рыбы, сайра)
↓
ихтиофаги (кальмары, лососи, тунцы и др.)

В бентосных сообществах пищевая цепь значительно короче: нанопланктон→растительноядный бентос (моллюски, устрицы, полихеты и др.)→бентофаги (треска и др.). В районах апвеллинга (Перу, антарктические воды) цепь может быть еще короче: фитопланктон→планктофаги (анчоус и др.) или фитопланктон→мегазоопланктон (*Euphasia superba*)→планктофаги (киты и др.), причем в ней всего один-два трофических уровня. Оценивая экологическую эффективность на каждом трофическом уровне и учитывая, что она является максимальной, если ведущую роль играют взаимодействия между фитопланктоном и растительноядным зоопланктоном, и минимальной, если велико значение хищников второго и третьего порядков, можно рассчитать среднюю эффективность определенного типа сообщества (табл. 5.5). Экологическая эффективность дает возможность также определить потенциальную продукцию рыб, что в общем подтверждается практикой.

Гетеротрофные микроорганизмы, не учтенные в приведенных выше схемах, функционируют на всех уровнях деструкции органического вещества в океане.

Таблица 5.5

Экологическая эффективность и продуктивность морских сообществ [427]

Сообщество	*NPP* г С/(м²·год)	Число трофических уровней	Эффективность, %	Продукция рыб, мг С/(м²·год)
Океаническое	50	5	10	0,5
Шельфа	100	3	15	340
Зоны апвеллинга	300	1,5	20	36 000

В эвфотической зоне в результате биологического поглощения в пищевых цепях органические вещества обычно используются полностью. Когда скорость использования питательных веществ превышает скорость их поступления в результате диффузии и адвекции, концентрация этих веществ уменьшается. Часть органики удаляется из эвфотической зоны с детритом фитопланктона и фекальными пеллетами зоопланктона, поскольку их плотность несколько больше воды и в стабильных условиях они постепенно опускаются на дно. В результате поверхностные воды вплоть до нижних границ

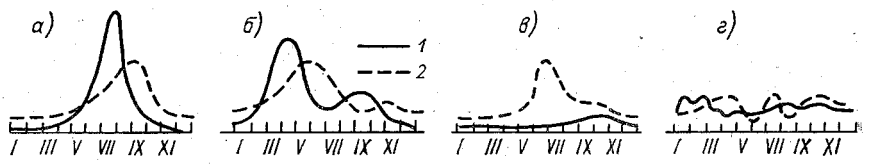


Рис. 5.9. Сезонные изменения биомассы фитопланктона (*1*) и зоопланктона (*2*) на разных широтах. По [293, 396].

а — Арктика, *б* — Северная Атлантика, *в* — северная часть Тихого океана, *г* — тропики.

эвфотической зоны в основном бедны биогенами. В большинстве случаев в эвфотической зоне преобладают пастбищные пищевые цепи (фотосинтезирующие растения→растительноядные животные→плотоядные животные), и после увеличения или уменьшения массы фитопланктона обнаруживается увеличение или уменьшение количества зоопланктона (рис. 5.9). Ракообразные (например, криль, *Euphasia superba*) хорошо приспособлены к поеданию фитопланктона и сами в свою очередь являются пищей китов, некоторых видов тюленей, пингвинов, многих видов океанических птиц и рыб. Экологическая эффективность переноса энергии на уровне фитофагов составляет не менее 20 %, а на более высоких уровнях колеблется от 10 до 15 %. Общая эффективность океанической пищевой цепи составляет 10 %, пищевой цепи шельфа — 15 %, зон апвеллинга — 20 % [436].

Образование детрита из морских макрофитов происходит вне пастбищной пищевой цепи, и этот детрит потребляется в основном микроорганизмами. В прибрежных районах полуразложившийся растительный детрит часто составляет значительную часть взве-

шенного органического вещества и является источником питания животных и микроорганизмов. Мертвое органическое вещество и фекальные пеллеты могут использоваться микроорганизмами, особенно в дисфотической и афотической зонах, что приводит в конечном итоге к полной минерализации и утилизации растительного материала. Растворенное органическое вещество, концентрация которого мала, перерабатывается только бактериями.

Образованию органических веществ в водных средах способствуют два естественных процесса. Первый — разложение растительного или животного материала. В результате изменения проницаемости клеточных мембран и действия автолитических ферментов теряется от 15 до 50 % биомассы. Продукты распада включают аминокислоты, углеводы, пептиды, кето- и жирные кислоты. Более стойкие компоненты (целлюлоза, хитин и др.) разлагаются только бактериями. Второй процесс — прижизненные выделения растений и животных.

Наиболее дискуссионным является вопрос о величине прижизненных выделений (эксудатов) фитопланктона. По данным разных специалистов, эксудаты составляют от 4 до 68,9 % общего фотосинтетического поглощения углерода [245, 350, 436, 490].

Выделение растворимых веществ зависит от интенсивности света и возраста клеток; интенсивность выделения выше при интенсивном освещении и у клеток фитопланктона, собранных в конце цветения [182]. В стационарной фазе роста фитопланктона, когда наблюдается частичный лизис клеток, уровень эксудации, по-видимому, наиболее высок, что подтверждается увеличением числа бактерий [191, 436].

Высвобождающееся при фотосинтетической фиксации органическое вещество содержит углеводы (в том числе и полисахариды), полипептиды, аминокислоты, органические кислоты (в том числе и гликолевую), глицерин, некоторые ферменты и др.

Гетеротрофное поглощение органического вещества может идти двумя путями — в процессе факультативной гетеротрофии автотрофов и путем ассимиляции бактериями и другими облигатными гетеротрофами. Второй путь, безусловно, играет ведущую роль. Количество бактерий, дрожжевых и плесневых грибов чрезвычайно велико, и в результате их деятельности происходит ряд сложных превращений, которые включают растворение и осаждение органических и неорганических соединений, а также образование таких неогранических соединений, как сероводород и метан, когда гетеротрофное разложение происходит в анаэробных условиях. Численность бактерий и других микроорганизмов зависит от концентрации растворенного органического вещества, при отсутствии растворимых субстратов они прикрепляются к взвешенным материалам (органическим и неорганическим), и можно считать, что в водной среде в разложении участвуют три типа гетеротрофных бактерий: 1) свободноживущий бактериопланктон с хорошо развитой системой перемещения, способный эффективно потреблять органические соединения; 2) бактерии, прикрепленные к поверхностям раздела

между жидкой и твердой или газообразной фазами; 3) колониальные бактерии, образующие агрегаты, включающие органические вещества.

Продукты бактериального разложения, остатков растений и животных, а также органическое вещество, поступающие с суши, являются источниками растворенного органического вещества (РОВ), который составляет основную массу $C_{орг}$ в океане. В понятие «РОВ» включают истинные растворы и коллоиды $C_{орг}$, а также небольшую группу частиц размером от 0,45 до 1 мкм. РОВ является промежуточной субстанцией между живыми организмами и биогенным неорганическим веществом. Многочисленные экспериментальные данные показывают, что среднее содержание РОВ в Мировом океане изменяется сравнительно мало и составляет 1,36±0,20 мг/л или 5 кг С над 1 м^2 поверхности океана [149]. Концентрация РОВ с глубиной уменьшается, особенно в верхних 200—400 м, и в глубоком океане может быть незначительной, причем РОВ распределяется либо гомогенно, либо гетерогенно, что в отдельных регионах обусловлено главным образом течениями.

Согласно глобальным оценкам, РОВ составляет (1,8... 2)×$\times 10^{15}$ кг С [149, 155], т. е. в водах океана в растворенном состоянии находится такое же количество $C_{орг}$, как в почвах континентов, о чем было сказано ранее (см. главу 4). Время релаксации ($\tau_{РОВ}$) $C_{орг}$ в верхних слоях океана (до 200 м) составляет около 1 года, а в более глубоких водах (глубже 200—300 м) — 1500—1900 лет [149]. Для расчета $\tau_{РОВ}$ использовано соотношение ежегодного поступления РОВ ($1{,}08 \cdot 10^{12}$ кг С/год; из них основную массу составляет продукция фитопланктона — $0{,}9 \cdot 10^{12}$ кг С/год, остальное же — сток РОВ с поверхности суши и поступление взвешенного $C_{орг}$ с суши) и его содержания в океане ($(1{,}6... 2) \cdot 10^{15}$ кг) на глубине более 200—300 м. Совершенно очевидно, что уточнения в оценках *NPP* фитопланктона могут отразиться и на оценке $\tau_{РОВ}$, поскольку основное поступление вновь образовавшегося РОВ связано с деятельностью фитопланктона. Однако следует полагать, что изменения не должны быть значительными, поскольку в раствор поступает примерно 3 % общей первичной продукции фитопланктона [154, 155]. Радиоуглеродные исследования возраста глубинных вод океана показывают, что время пребывания углерода значительно. Так, по данным Уильямса и др. [443], на глубинах 1900 м к западу от Калифорнии оно составляет 3350—3470 лет, а в Черном море на глубине 2000 м — 2000±200 лет [369].

Высокое значение $\tau_{РОВ}$ свидетельствует о его значительной устойчивости. Это частично объясняется самой природой растворенного органического вещества, значительную часть которого составляют фульвокислоты. По последним данным, из $0{,}3 \cdot 10^{12}$ кг С, ежегодно выносимого реками с суши в океан в органическом веществе, примерно $(0{,}16... 0{,}19) \cdot 10^{12}$ кг или 50—60 % представлено фульвокислотами [32]. Кроме того, устойчивости РОВ способствует низкая температура и высокое давление в глубинных водах. Устойчивость РОВ к разложению определяет малую изменчивость содер-

жания органического углерода и кислорода в глубинных водах океана.

Несмотря на то что РОВ образуется в основном в процессе фотосинтеза фитопланктона, может не наблюдаться никакой корреляции между количеством РОВ и *NPP*, так как концентрация РОВ зависит также от аллохтонного поступления $C_{орг}$, минерализации органического вещества и выноса его течениями. На дне глубокого океана и в котловинах Тихого океана в отдельных случаях наблюдаются повышенные концентрации РОВ, что обусловлено растворением экзоскелетных образований организмов и высвобождением органики, ранее не доступной для минерализации микроорганизмами.

Живые клетки фито- и зоопланктона, остатки организмов, органическое вещество скелетных образований, частицы терригенных и эоловых поступлений, а также осажденное, сорбированное из раствора и агрегированное органическое вещество входят в понятие «взвешенное органическое вещество» океана (ВОВ). Размер этих частиц более 1 мкм. В органические остатки, как правило, вкраплены микроорганизмы, в результате чего в отдельных случаях создается полунезависимая от окружающей среды экосистема. Бактерии могут способствовать возникновению более крупных агрегатов и образовывать колонии без матрикса, что также относится к разряду ВОВ.

Содержание ВОВ в океане значительно ниже, чем РОВ, и составляет в среднем 53,1±26,4 мкг/л. Максимальные концентрации характерны для неритических областей (шельфов, континентальных склонов и прилегающих частей котловин), минимальные приурочены к пелагическим областям тропических и субтропических широт. В общем уменьшение концентрации ВОВ может быть представлено следующим рядом: зоны прибрежных апвеллингов > подводные окраины континентов > краевые ложа > центральные халистотические области океана.

Наиболее высокие средние значения ВОВ обнаруживаются в поверхностном слое 0—50 м. Ряд станций зафиксировал повышенное содержание ВОВ на глубинах 40—100 м, в слое, примыкающем к термоклину, где концентрируются зоопланктон и бактерии и подвергается деструкции значительная часть органического вещества. Уменьшение концентрации ВОВ с глубиной выражено достаточно четко, особенно от поверхности до глубины 200 м [149].

В отличие от РОВ, установлена прямая корреляция между ВОВ и первичной продуктивностью фитопланктона. Это означает, что вертикальный транспорт ВОВ происходит быстрее, чем горизонтальный перенос течениями или диффузией.

Доля углерода ВОВ в общем содержании $C_{орг}$ колеблется от 0,3 до 19,3 %, т. е. изменяется в 50—100 раз. Максимальные значения характерны для высокопродуктивных районов, а низкие — для районов с низкой продуктивностью и глубинных вод. Для Тихого океана в целом содержание ВОВ составляет примерно 1,5 % общего количества $C_{орг}$, а для поверхностных его вод — 4,8±2,9 %.

Органический углерод живых организмов ((2,5...2,8) $\cdot 10^{12}$ кг) — лишь небольшая часть ВОВ (от 0,5 до 28 %), при этом в областях шельфов, эвтрофных водах и районах апвеллинга доля живого вещества значительно больше, чем в пелагиали (примерно 0,5 %).

Глобальное количество ВОВ составляет (24... 27) $\cdot 10^{12}$ кг $C_{орг}$, а с учетом частиц размером от 0,45 до 1 мкм — примерно 30 $\cdot 10^{12}$ кг $C_{орг}$ [149, 418]. Около 50 % этого количества содержится на глубине более 1000 м, где бактериальная активность низка и окисление органического вещества идет крайне медленно. Примерно такое же количество ((15... 20) $\cdot 10^{12}$ кг $C_{орг}$) не минерализуется и постепенно опускается на дно.

В водах над ложем океана содержится примерно 82 % ВОВ над склоном — около 17 % и в шельфовых водах — только 1 %.

Динамически равновесные массы РОВ, ВОВ и углерода живого вещества в целом для океана соотносятся как 100 : 1,7 : 0,6. Эта «пирамида масс» органического вещества является результатом динамического равновесия процессов синтеза и деструкции органического вещества и отражает различную устойчивость отдельных форм органического вещества к разложению.

Время релаксации $C_{орг}$ в живых организмах, по-видимому, составляет примерно 1 год, а время релаксации ВОВ — 10—25 лет. Это означает, что ежегодно дна океана достигает (1... 3) $\cdot 10^{12}$ кг С (примерно 5—15 % *NPP* фитопланктона и поступления органического вещества с суши).

Основная масса органического вещества продуцентов и в первую очередь диатомовых водорослей на 90 % и более подвергается деструкции, не достигая глубины 100 м. Диатомеи с цитоплазмой не встречаются глубже 200—350 м. Планктонные фораминиферы с цитоплазмой в больших количествах можно обнаружить на глубинах 0—200 и 0—500 м, хотя некоторые фораминиферы и птероподы достигают глубин 1500—2000 и 4000 м соответственно. Мертвые организмы зоопланктона разлагаются быстро и редко опускаются на большие глубины, не разрушаясь. В целом, однако, роль пассивного опускания на дно незначительна.

Большая часть ВОВ представлена агрегатами меньшего размера и характеризующимися меньшей скоростью оседания, чем планктон, простейшие и фекальные пеллеты. Изотопные исследования с ^{210}Pb и ^{230}Th показали, что в глубинных морских водах скорость осаждения взвеси составляет примерно 0,08 м/сут [464]. На границе раздела вода — дно подвергается деструкции основная масса органического вещества и захороняется в осадках органический углерод, связанный с кремнистым, карбонатным и терригенным материалом (скелеты диатомей, радиолярий, силикофлагеллат).

Преобразование РОВ в ВОВ происходит под действием микробиологической активности бактерий. Кроме того, возможно образование ВОВ химическим путем на поверхностях раздела вода — атмосфера, в пузырьках, кристаллах солей и минеральных частицах [417, 418].

В пелагиали выедание фитопланктона фитофагами достигает более 90 % суточной продукции. В прибрежных районах, а также в бухтах и заливах потребляется меньшая часть фитопланктона (несколько процентов), остальная же растворяется и минерализуется, пополняя резервуар ВОВ, а также отлагается на дне. Уменьшение эффективности выедания с увеличением концентрации пищи обусловлено обратной зависимостью между скоростью фильтрации животных и концентрации пищи и более медленным развитием фитофагов по сравнению с фитопланктоном [405].

Затраты на дыхание ракообразных (основных потребителей фитопланктона) составляют 40—50 % усвоенной пищи или 25—40 % потребляемого $C_{орг}$. Это означает, что с первого гетеротрофного уровня на последующие возвращаются 75—60 % потребленного органического вещества. Чем сложнее пищевая сеть, тем меньшее количество $C_{орг}$ достигает дна. Это особенно справедливо для мелководий, где может достигать дна и захораниваться часть органического вещества первичных продуцентов. В действительности в результате зоопланктонного транспорта (суточные, сезонные и возрастные миграции) органическое вещество поступает на глубины, которых не достигает фитопланктон и остатки зоопланктона. В результате после отмирания зоопланктон накопляет резервы РОВ и ВОВ. По-видимому, в океане действуют все три механизма поступления органического вещества на дно — пассивное опускание (и более активное погружение в зонах даунвеллингов), новообразование ВОВ из РОВ и зоопланктонный транспорт.

Изучение закономерностей распределения $C_{орг}$ в донных осадках показывает, что содержание $C_{орг}$ в осадках зависит в основном от следующих факторов: 1) биологической продуктивности и поступления на дно автохтонного органического вещества; 2) гранулометрического состава осадков и условий захоронения, которые зависят от гидродинамического режима, рельефа дна, агрегирования осадочного материала бентосом, скорости поступления крупной речной взвеси и продуктов абразии; 3) условий жизни бентоса (количества поглощаемого органического вещества, газового режима среды обитания, физиологических возможностей гетеротрофов) [149]. По мере удаления от побережья обнаруживается закономерное уменьшение количества $C_{орг}$. Помимо циркумконтинентальной зональности распределения $C_{орг}$, существует широтная зональность — в Тихом океане она выражена наличием двух высокоширотных зон (бореальной и приантарктической) и одной экваториальной зоны повышенных концентраций $C_{орг}$. В Атлантическом и Индийском океанах широтная зональность выражена слабее.

Средние скорости аккумуляции абсолютных масс $C_{орг}$ в осадках различного типа колеблются от 0,0002—0,0005 до 0,0360—0,0525 г/см^2 за 1000 лет. Минимальные средние скорости накопления $C_{орг}$ характерны для красных глубоководных глин, а максимальные — для терригенных осадков. В общем в осадках Мирового океана захороняется в среднем $85 \cdot 10^{12}$ кг $C_{орг}$ за 1000 лет, причем около $^1/_3$ этого количества отлагается на дне морей.

Изучение баланса $C_{орг}$ в океане показывает, что на поверхности дна и в самом верхнем слое осадков подвергается деструкции в ходе биохимических и химических реакций, частично растворяется и переходит в резерв глубинного органического вещества примерно $(0{,}9\ldots 2{,}9)\cdot 10^{12}$ кг $C_{орг}$/год, или 91—97 % ВОВ, достигающего дна. Доля захороненного $C_{орг}$ от количества первичной продукции и поступления аллохтонного вещества с суши (коэффициент фоссилизации) в целом для океана составляет 0,40 %. Коэффициент фоссилизации во внутренних, окраинных морях и областях подводной окраины континентов в среднем выше, а в осадках ложа океана значительно ниже, чем в среднем для океана (в подводных окраинах — 0,73 %, на ложе океана — 0,11 %) [149]. По другим оценкам [50], коэффициент фоссилизации $C_{орг}$ составляет 2,15 % для подводной окраины и 0,05 % для ложа океана. Несмотря на противоречивость этих оценок, совершенно очевидно, что степень сбалансированности системы синтез — деструкция в области ложа океана (в толще вод океана и верхнем слое осадков) значительно больше, чем в пределах подводной окраины. Различная степень общей сбалансированности в результате биологических, климатологических и литолого-геохимических процессов приводит к различиям в концентрациях и абсолютных массах органического углерода в осадках океана.

5.5. Глобальный цикл углерода

Уточнение размеров основных резервуаров $C_{орг}$ (табл. 5.6), потоков углерода между этими резервуарами и определение времени

Таблица 5.6

Основные резервуары органического углерода на планете

	10^{12} кг С	Источник
	Биосфера	
Наземная фитомасса	560	[180, 391]
Наземная зоомасса	0,5	[10, 475]
Почвенный углерод (гумус, торф, детрит)	2000	[94]
Биомасса океана (фитомасса+ +зоомасса)	3	[208, 391]
Растворенный органический углерод+взвесь	1800—2000	[149, 155]
	Литосфера	
Ископаемое топливо	7 660	[453]
уголь	6 800	[453]
нефть	210	[453]
газ	170	[453]
другие виды	480	[453]
Осадочные породы океана и континентов	12 400 000	[23]

пребывания в них углерода τ дают возможность получить представление о характере и интенсивности превращений соединений углерода на нашей планете.

В настоящее время можно с уверенностью говорить только о размерах углеродного резервуара атмосферы, поскольку известна его общая масса и на станциях глобального мониторинга достаточно точно определяется концентрация CO_2. По данным на начало 1984 г., в атмосфере содержалось в виде углекислого газа 728×10^{12} кг С. Размеры других резервуаров, как уже упоминалось ранее, определены менее точно, часто неизвестна мера определенности сделанных оценок, а в отдельных случаях в данных имеются принципиальные разногласия. Согласно В. Г. Богорову [14], фитомасса океана (фитопланктона и фитобентоса) составляет $1{,}7 \cdot 10^{12}$ кг (сырая масса), а биомасса консументов (зоопланктона, зообентоса и нектона) — $32{,}5 \cdot 10^{12}$ кг, т. е. зоомасса в 20 раз превышает фитомассу. Однако в других работах было получено обратное соотношение фито- и зоомассы (в среднем фитомасса в 8,5 раз больше зоомассы) [208, 475, 477 и др.]. Этот вопрос имеет большое экологическое значение, но в данном случае сам факт приводится только как пример противоречивости имеющихся данных. Суммарные оценки биомассы океана (фитомассы+зоомассы) примерно совпадают и составляют около $3 \cdot 10^{12}$ кг С. Это значение и использовано при составлении сводной таблицы содержания органического углерода в резервуарах планеты (см. табл. 5.6).

Даже при неточности некоторых данных можно установить, что основная масса органического углерода сосредоточена в осадочных породах океана и континентов ($12{,}4 \cdot 10^{18}$ кг С или 99,90 % глобального количества $C_{орг}$), в биосфере содержится не более 0,04 % всего количества углерода, в ископаемом топливе — 0,06 %. В биосфере органический углерод распределен почти равномерно между континентами (57,4 %) и океаном (42,6 % суммарного количества в биосфере), причем, как уже отмечалось ранее, в океане практически весь $C_{орг}$ находится в растворенном состоянии. На континентах основное количество С заключено в почве (44,8 %), а в фито- и зоомассе наземных растений содержится немногим более 12 %.

Гигантский резервуар органического углерода осадочных пород малоподвижен, и его роль проявляется только в геологическом масштабе времени.

Уже первые попытки исследовать глобальный баланс углерода на Земле [83, 375] показали, что самые большие потоки CO_2 в атмосфере и океане обусловлены биологическими процессами — его поглощением при фотосинтезе и выделением при деструкции органического вещества.

Глобальный круговорот углерода включает процессы, протекающие с различной скоростью, и иногда его разделяют на несколько циклов, из которых можно выделить четыре цикла — автотрофный, гетеротрофный, метаморфический и эрозионный. Поскольку процессы ассимиляции углерода и диссимиляции органического вещества протекают практически одновременно, вероятно, следует

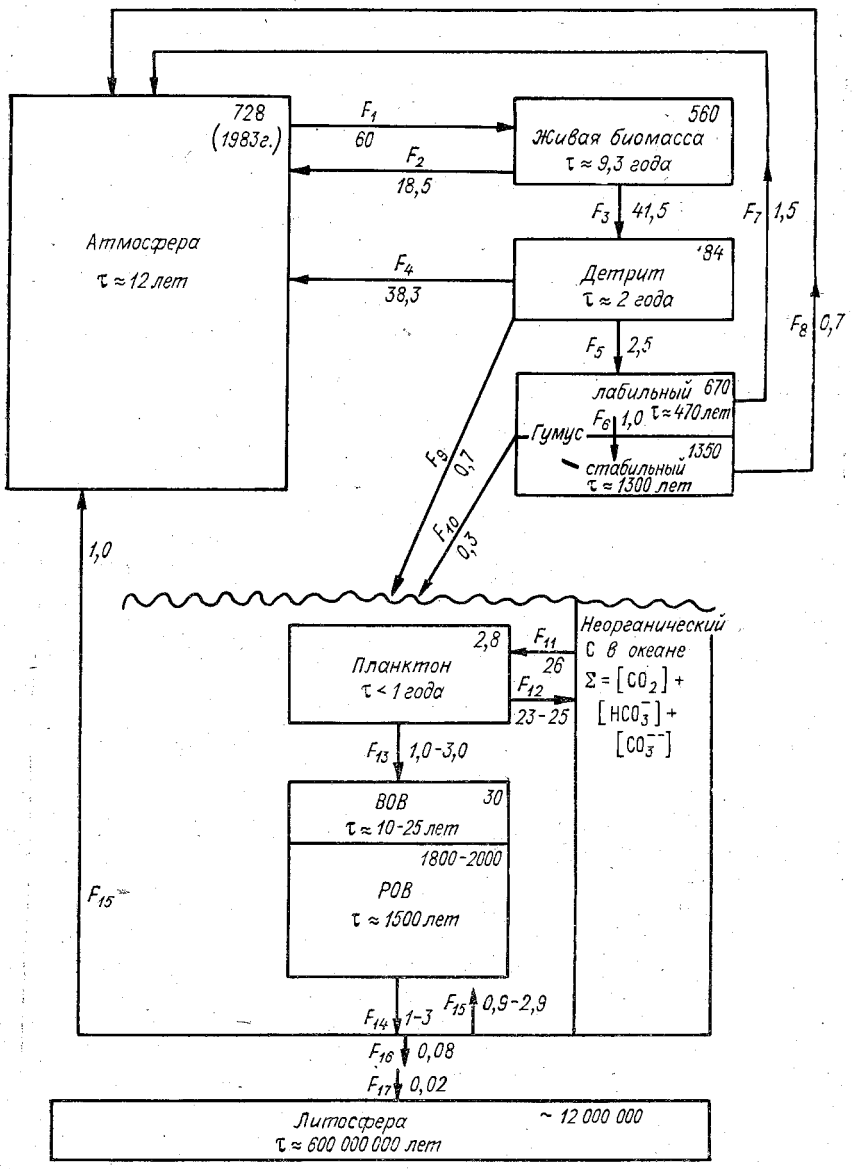


Рис. 5.10. Цикл органического углерода.

F_1 — *NPP* наземных экосистем, F_2 — дыхание корней, F_3 — поступление с опадом, F_4 — минерализация детрита, F_5 — новообразование гумусовых веществ, F_6 — чистый вывод гумусовых веществ, F_7 и F_8 — минерализация гумуса, F_9 и F_{10} — вынос речным стоком и эоловая пыль, F_{11} — *NPP* фитопланктона и фитобентоса, F_{12} — минерализация в толще воды, F_{13} — образование ВОВ и РОВ; F_{14} и F_{15} — поступление на дно и минерализация, F_{16} — захоронение в верхних слоях литосферы; F_{17} — захоронение в более глубоких слоях литосферы. Резервуары (справа в рамке) в 10^{12} кг С, потоки в 10^{12} кг С/год.

рассматривать автотрофный и гетеротрофный циклы как единое целое (рис. 5.10).

Автотрофно-гетеротрофный цикл является самым значительным, хотя и представляет собой только часть глобального углеродного цикла (см. [269, 392] и др.).

В метаморфическом цикле идет постепенное преобразование органического вещества, часть его выносится подземными водами и возвращается в гидросферу и атмосферу, другая же (совсем незначительная), отложившаяся в виде гумуса, сапропелей, угля, антрацита, графита и др., может быть частично возвращена только в ходе эрозионного цикла и при дегазации земной коры.

В настоящее время ювенильный CO_2, образующийся при высоких температурах из карбонатов (извести и доломитов) и имеющий временный или постоянный выход на поверхность земли (вулканы, фумаролы и т. д.) составляет очень малую долю в общем потоке углерода в атмосферу. Однако, этот CO_2 является главным источником углерода в геологическом цикле и может привести к изменению концентрации атмосферного CO_2 как в глобальном, так и в региональном масштабе.

Небиогенное поглощение углекислого газа происходит при выветривании карбонатных и силикатных пород на суше. Образовавшиеся при выветривании ионы выносятся реками в океан, где осаждаются в виде карбонатов на дне, частично выделяя CO_2. В общем значимость небиогенного поглощения CO_2 за короткий интервал времени крайне мала — не более нескольких сотых процента от общего поглощения углерода.

Более ранние исследования углеродного цикла [83], а также полученные в посление годы материалы дают возможность сделать вывод о том, что наиболее интенсивные превращения углерода на Земле обусловлены деятельностью биоты. Фотоавтотрофное поглощение CO_2 в общем компенсируется его выделением в процессе деструкции синтезированного органического вещества, происходящем главным образом на поверхности почв и в верхнем слое океана. Небольшая часть органики ((3... 5)$\cdot 10^{12}$ кг С/год) поступает в резервуар гумуса, где ее превращения происходят значительно медленнее (в течение более чем 1000 лет). Совсем незначительное количество метаморфизированного органического вещества в конечном итоге аккумулируется и захоранивается на сотни миллионов лет в осадочной оболочке континентов, шельфа, материкового склона и ложа океанов в соединениях, содержащих не полностью окисленный углерод. Это означает, что биота при отсутствии антропогенных воздействий поглощает углерод из атмосферы, т. е. является нетто-стоком CO_2, но скорость такого нетто-стока очень мала — $0{,}02\cdot 10^{12}$ кг С/год.

Приведенные значения некоторых компонент углеродного цикла (см. рис. 5.10) несколько отличаются от оценок других авторов, что объясняется получением в последнее время более достоверных данных об основных резервуарах углерода и потоках между ними.

Часть II

СОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОТИЧЕСКИХ СОСТАВЛЯЮЩИХ УГЛЕРОДНОГО ЦИКЛА И РОЛЬ БИОТЫ В УВЕЛИЧЕНИИ CO_2 АТМОСФЕРЫ

ВВЕДЕНИЕ

Для прогноза антропогенных изменений содержания атмосферного углекислого газа и климата потребовалось детальное изучение всех составляющих углеродного цикла. При этом было установ-

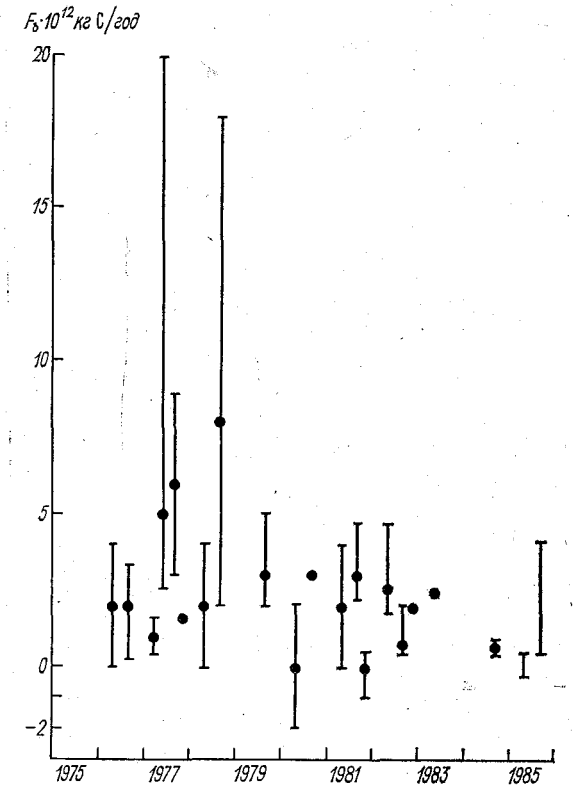


Рис. 6.1. Оценки нетто-поступления углерода в атмосферу ($F_б$) при антропогенных изменениях наземной биоты.

лено, что одной из наиболее сложных сторон такого исследования является определение роли биоты в увеличении C_{CO_2}, Не менее сложным оказалось и установить, какова реакция растительности на увеличение концентрации углекислого газа.

Для многих специалистов сам факт увеличения CO_2 в атмосфере явился неожиданным, поскольку уже давно известна почти линейная зависимость интенсивности фотосинтеза растений от содержания CO_2 в диапазоне от 0 до 0,1—0,5 %. В связи с этим можно было предположить, что увеличением фотосинтеза и биомассы должен компенсироваться рост CO_2, обусловленный эмиссией от сжигания ископаемого топлива.

В 70-х годах нашего столетия при выявлении корреляций между ростом содержания CO_2 в атмосфоре и сжиганием ископаемого топлива было установлено, что в атмосфере остается не более половины CO_2 антропогенного происхождения, и высказывалось мнение, что наземная биота является нетто-стоком углерода из атмосферы. Однако вскоре появились и другие суждения. Оценки годовых нетто-потоков углерода между наземными экосистемами и атмосферой, сделанные за последнее десятилетие, отличаются очень сильно (рис. 6.1), причем не только по величине, но и по знаку — от $-2 \cdot 10^{12}$ до $20 \cdot 10^{12}$ кг С/год. До сих пор дискутируется вопрос о характере функционирования биоты — является ли она в настоящее время нетто-стоком или нетто-источником углерода для атмосферы.

Глава 6

АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РЕЗЕРВУАРАХ $C_{орг}$ КОНТИНЕНТАЛЬНОЙ БИОТЫ И ПОЧВ

6.1. Изменения площадей и биомассы лесов

Ранее было отмечено, что большие погрешности в определениях глобального резервуара углерода континентальной фитомассы не дают возможности выявить изменения, происходящие в нем в ходе естественных процессов или под влиянием деятельности человека. К тому же подобных оценок крайне мало и они являются результатом в основном биологических исследований. Значительно полнее информация о динамике лесных площадей и их биомассы — поскольку древесина имеет большую коммерческую ценность, приходится проводить систематические инвентаризации лесного фонда. Учитывая, что в лесах сосредоточено не менее 85 % всего углерода наземных экосистем, значительные изменения их биомассы могут отразиться на величине всего углеродного резервуара биосферы.

Вырубка лесов, диктуемая потребностью человека в древесине и необходимостью расчистки площадей под сельскохозяйственные угодья, началась очень давно (для некоторых районов несколько тысяч лет тому назад). По расчетам некоторых специалистов, за это время наземными резервуарами было потеряно $(800 \ldots 900) \times 10^{12}$ кг $C_{орг}$, в том числе $350 \cdot 10^{12}$ кг С наземной фитомассы [58,

390], поступившего в атмосферу и океан в виде CO_2. Таким образом, если считать, что запас углерода в лесах умеренной зоны равен 100 т/га, то было вырублено $3{,}5 \cdot 10^9$ га лесов. По другим оценкам, около 0,5 млн га лесов подверглась деструкции за исторический период, а за последние 200—300 лет площадь лесов уменьшилась в два раза [144]. Рост темпов лесозаготовок и лесные пожары привели к обширной деструкции прежде всего в лесах умеренной зоны. В некоторых европейских странах сохранилось 5—30 % первоначальной лесной площади [40]: в Англии примерно 5 %, в Италии, Греции, Испании, Франции, Бельгии, Нидерландах — от 8 до 20 %, в ФРГ — 28 %, в Финляндии и Швеции — около 60 %. Неосвоенные леса уцелели только в северных районах Финляндии и Норвегии, главным образом вследствие экономической невыгодности заготовок маломерной древесины.

Леса умеренной зоны США также подверглись интенсивным вырубкам, в результате чего значительная часть естественных лесов была истреблена уже в XVIII—XIX вв. В Новой Англии вырубка началась до 1700 г. в прибрежных районах и в поймах рек и интенсивно продолжалась до 1825—1900 г. [344]. В 1890 г. биомасса лесов достигла минимума (табл. 6.1) и через 80 лет после длительного периода лесовосстановления составляла лишь половину девственных лесов в 1600 г. [289].

Таблица 6.1

Изменение площади, биомассы и первичной продуктивности лесов Новой Англии [289]

Год	Площадь, 10^{10} м^2	Биомасса, 10^{12} кг	Первичная продуктивность, 10^9 кг
1600	16,0	4,9	210,0
1890	9,5	1,8	2,4
1970	13,5	2,4	180,0

Если попытаться оценить роль изменения биомассы в углеродном балансе, то леса Новой Англии за последние три столетия следует рассматривать как слабый нетто-источник углерода. Поток в атмосферу с 1620 г. эквивалентен 0,6 млн$^{-1}$ CO_2 [187]. Однако можно предложить, что на протяжении этого отрезка времени леса функционировали и как источник, и как сток углерода. По мере изменения возраста лесов Новой Англии изменялось и соотношение аккумулированного углерода и его потерь. И, по-видимому, с 1950 г. эти леса фукционируют как слабый нетто-сток.

Значительное уменьшение лесных площадей и биомассы с 1750 г. отмечено в юго-восточных районах США. В середине XVIII в. лесная площадь там равнялась $200 \cdot 10^6$ га (примерно 90 % общей площади) с запасом углерода в них $30 \cdot 10^9$ т. К середине XX в. девственные леса почти полностью исчезли, и эти площади оказались занятыми либо вторичными лесами, либо сельскохозяй-

ственными угодьями, содержащими значительно меньше углерода, чем первичные леса. При изменении лесистости этой территории примерно на 20 % общее содержание углерода уменьшилось более чем в 3 раза. В 1967 г. в лесах содержалось только $7{,}5 \cdot 10^{12}$ кг С, т. е. потери углерода за этот период составляли $22{,}5 \cdot 10^{12}$ кг. С учетом же выделения углерода при гниении корней, подстилки, разложении гумуса общее уменьшение углерода оценивали в $43{,}8 \times 10^{12}$ кг или $0{,}26 \cdot 10^{12}$ кг/год, т. е. леса юго-восточного района США за этот период можно рассматривать как значительный источник углерода для атмосферы [187].

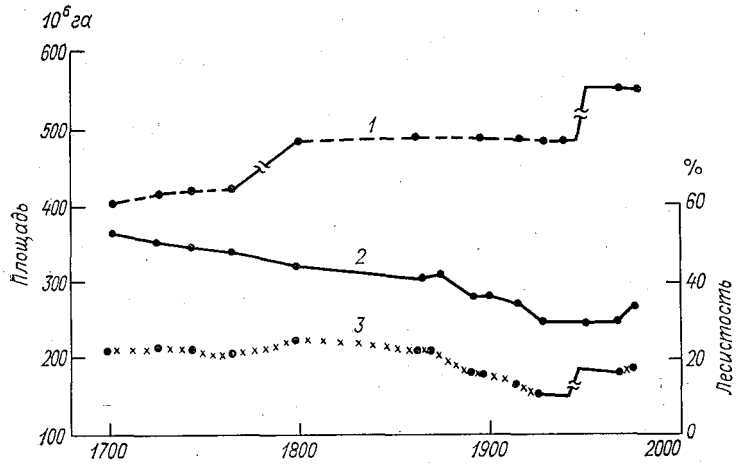


Рис. 6.2. Изменения площади лесов и лесистости Европейской части России.

1 — общая площадь Европейской части (без Финляндии, Польши, Кавказа), *2* — лесистость, *3* — площадь лесов.

Интенсивные рубки на территории Европейской части России начались в 60—70-х годах XIX в. На основании достаточно полной информации об изменении лесного фонда Московского государства с конца XVII в. [170] можно видеть, что с 1696 и 1861 г. колебания в размерах лесной площади незначительны (рис. 6.2). Уменьшение же лесистости за это время (примерно на 10 %) явно обусловлено изменением площади Европейской части России за счет присоединения новых земель — в основном малолесных. До 1860 г. за счет вырубок весьма заметно менялась лишь лесистость центральных районов (Московской, Владимирской, Калужской, Рязанской, Ярославской, Костромской и других губерний). За 150 лет лесистость здесь уменьшилась на 10—20 %, в других же районах изменения были менее значительны, а в северных районах их не наблюдалось совсем (рис. 6.3). В общем же расширение посевной площади и пастбищ на Европейской части России в XVIII—XIX вв. шло в значительно большей степени за счет освоения малолесных районов (главным образом, распашки степей), чем трансформации

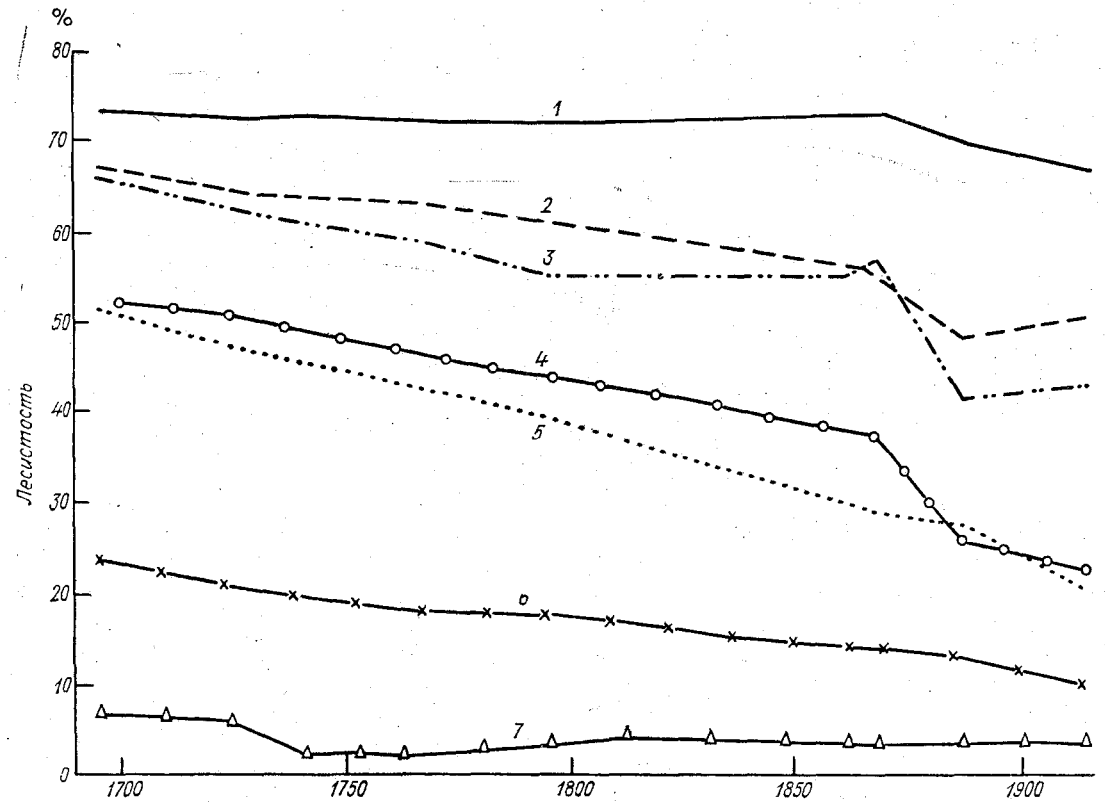


Рис. 6.3. Изменение лесистости некоторых регионов Европейской части России с 1696 по 1914 г.

1 — северо-восточный, *2* — северо-западный, *3* — восточный, *4* — западный, *5* — центральный, *6* — юго-западный, *7* — юго-восточный,

лесных земель. Так, площадь лесов с конца XVII в. и до 1888 г. уменьшилась только на $30 \cdot 10^6$ га, а площадь пашни за это же время возросла на $130 \cdot 10^6$ га, сенокосов — на $25 \cdot 10^6$ га (рис. 6.4).

С конца 60-х годов XIX в. во всех лесных регионах России в связи с ростом населения и развитием промышленности наблюдалось заметное уменьшение лесных площадей, которое продолжалось до 1925 г. За 57 лет было вырублено более $50 \cdot 10^6$ га. Таким образом, в истории лесопользования России в конца XVII в. и до первой четверти XX в. ясно прослеживаются по крайней мере два этапа: первый — с 1696 по 1868 г., когда уменьшение лесных площадей было незначительным, и второй — с конца 60-х годов XIX в., характеризующийся интенсивной вырубкой почти во всех районах страны. За весь этот период в атмосферу должно было поступить не менее $3{,}5 \cdot 10^{12}$ кг С ($1{,}0 \cdot 10^{12}$ кг С в 1868—1900 гг. и $2{,}5 \cdot 10^{12}$ кг С в 1900—1925 гг.). Менее всего от вырубок пострадали северные области — Архангельская, Вологодская, Олонецкая.

Оценки углеродного баланса лесных экосистем умеренной зоны за период 1860—1900 гг. [344, 372, 451] в настоящий момент

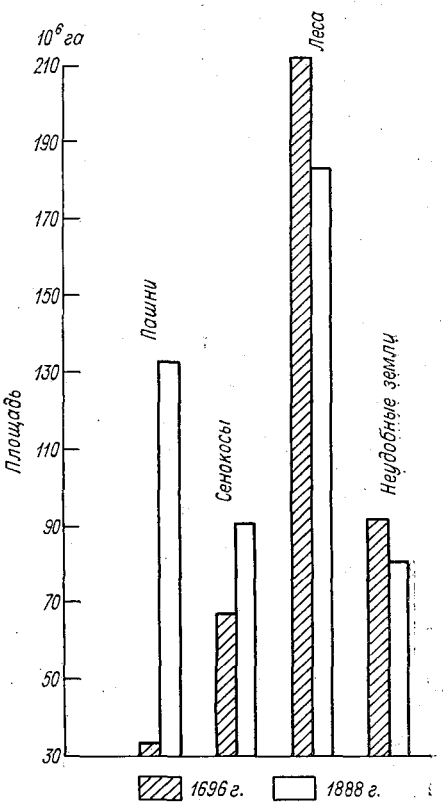


Рис. 6.4. Изменение площадей угодий Европейской части России с 1696 по 1888 г.

различаются только количественно, в общем же эти экосистемы, по-видимому, следует рассматривать как нетто-источник углерода для атмосферы (от $0{,}6 \cdot 10^{12}$ до $1{,}3 \cdot 10^{12}$ кг С/год), т. е. поступление С при деструкции органики в атмосферу превышало его фотосинтетическое поглощение в связи с интенсивной вырубкой.

В начале XX в. и особенно после второй мировой войны во многих странах были начаты большие работы по лесовосстановлению, что, по-видимому, не могло не сказаться на общем балансе углерода лесных экосистем. Основной же причиной изменения их углеродного баланса, очевидно, следует признать некоторое уменьшение интереса к лесам как к энергетическому источнику. Увеличение добычи ископаемого топлива неизбежно должно было сократить

потребности в древесине и способствовать если не сокращению темпов рубки, то по крайней мере — уменьшению ее интенсивности. Во многих регионах умеренной зоны наблюдается регенерация лесов на вырубленных ранее площадях, и они постепенно превращаются в нетто-сток углерода для атмосферы. По оценкам Арментано и Ральстона [188], с 1900 по 1950 г. этот сток составлял примерно 10^{12} кг С/год, по мнению же других специалистов [451], поступление и выделение углерода в лесах умеренной зоны было уравновешено, т. е. их влияние на баланс углерода в биосфере было равно нулю. Трансформация тропических лесов в этот период, по-видимому, была не слишком существенной вследствие незначительного вмешательства в них человека.

Отметим, что 50—80-е годы XX в. представляют собой особый этап в лесохозяйственной деятельности почти всех стран мира. Прежде всего наблюдается сравнительно благополучная ситуация в лесах умеренной зоны. В странах социализма, а также в развитых капиталистических странах очень интенсивные работы по лесовосстановлению дали возможность либо стабилизировать размер лесных площадей, либо их увеличить, несмотря на рост потребностей в древесине и увеличение объема ее заготовок. С 1950 по 1973 г. расширение площади лесов в среднем составляло $70 \cdot 10^7$ м^2/год, что, безусловно, сказалось на продуктивности лесов и накоплении биомассы (табл. 6.2). Несмотря на вариабельность

Таблица 6.2

Изменения площадей и содержания углерода в лесах умеренной зоны некоторых стран за последние десятилетия [187]

Страна или регион	Общий запас древесины, 10^9 м^3		Изменение содержания С, 10^{12} кг	Увеличение площади лесов с 1950 по 1973 г., 10^7 м^2
	1950-е годы	1970-е годы		
Бельгия, Нидерланды, Люксембург	—	—	—	31
ФРГ	0,63	1,02	0,12	56
Дания	0,06	0,05	0,01	40
Франция	0,80	1,31	0,15	454
Италия	0,30	0,35	0,00	443
Финляндия	1,49	1,4—1,5	0,00	—
Швеция	1,82	2,36	0,16	100—150
Восточная и Центральная Европа	2,86	4,55	0,51	—
СССР	58,70 (1951 г.)	73—79	4,29—6,0	—
Япония	1,90 (1963 г.)	2,09	0,57	—
Канада	11,80	19,70	2,37	—
США	13,28 (1945 г.)	22,70	2,83	—
Соединенное Королевство	—	—	—	590

данных для некоторых стран, анализ баланса углерода в лесах основных стран умеренной зоны показывает, что в последние десятилетия в лесных биогеоценозах углерода аккумулируется больше, чем теряется. Общее накопление углерода в древесине промышленно используемых лесов составляет (11... 12,8) $\cdot 10^{12}$ кг примерно за 20 лет (с 1953 по 1975 г.). С учетом же малоценной с хозяйственной точки зрения древесины, а также продукции корней, кроны и т. д. нетто-поглощение углерода в лесах умеренной зоны составит (1... 1,2) $\cdot 10^{12}$ кг С/год [187]. Противоречивость данных об изменении лесного фонда СССР (табл. 6.3) привела, по-видимому, к некоторому завышению величины изменения содержания углерода в лесных экосистемах за период с 1950 по 1970 г. В действительности оно составляет не (4... 6) $\cdot 10^{12}$ кг С за 20 лет, как это приводится в сводке Арментано и Хетта [187], а только 2,2 $\cdot 10^{12}$ кг С (см. табл. 6.3). В таком случае нетто-поглощение углерода лесами умеренной зоны за 50—70-годы составит (0,8... 0,9) $\cdot 10^{12}$ кг С/год. Некоторое занижение данной Арментано оценки поглощения углерода лесами умеренной зоны, по-видимому, не играет существенной роли, и эти леса должны рассматриваться в настоящее время как нетто-сток углерода для атмосферы.

Таблица 6.3

Изменение фитомассы лесов СССР с 1956 по 1980 г.

Год (источник)	Площадь, 10^{10} м^2	Общий запас древесины, 10^9 м^3	Общая фитомасса (деревья), 10^{12} кг
1956 [161]	680,90	75,09	42,93
1973 [115]	710,20	82,00	47,44
1980 [39]	791,60	84,20	48,76

Бореальные леса также представляют собой в настоящее время нетто-сток углерода для атмосферы с интенсивностью его аккумуляции (0,03... 0,3) $\cdot 10^{12}$ кг С/год. По-видимому, до тех пор, пока температурный режим остается на современном уровне, процессы разложения органики заметно не активизируются и не будут существенно влиять на поступление углерода в атмосферу. Однако можно ожидать, что в будущем характер функционирования бореальных лесных экосистем может измениться. Прогнозируемое повышение температуры приведет к интенсификации процессов разложения, даже если темп лесозаготовок будет оставаться на современном уровне. В северной тайге вмешательство в естественные процессы особенно опасно, так как оно может вызвать необратимое уничтожение северных лесов и создать условия, при которых лесные площади становятся чистым источником CO_2.

Другим существенным моментом, характеризующим период 1960—1980 гг., является изменение ситуации в тропических лесах. За весь исторический период площадь тропических лесов

сократилась на 300 млн. га и при этом не менее чем на $^2/_3$ за последние 30 лет [334].

По данным, представленным XX Генеральной лесной ассамблее [219], ежегодное уменьшение площади тропических дождевых лесов составляет не менее 1 % их площади (а в некоторых странах — 5 %) или $10 \cdot 10^{10}$ м^2. В результате подсечного земледелия, размах которого не контролируется государственными органами, и других хозяйственных мероприятий площадь ежегодно деградируемых лесов составляет (17... 20) $\cdot 10^{10}$ м^2 [194, 376, 377].

Быстрыми темпами разрушаются лесные массивы в равнинных районах Филиппин, Малайзии, Бангладеш, Индии, Центральной Америки, Западной Африки, на низменностях Колумбии, в южном и восточном секторах Бразильской Амазонии, Тихоокеанского побережья Эквадора. Несколько медленнее антропогенному воздействию подвергаются тропические дождевые леса Папуа-Новой Гвинеи, Камеруна, Бирмы, Тихоокеанского побережья Колумбии. Практически отсутствуют изменения в лесах Западной Амазонии, Гайаны, Суринама, Французской Гвианы, Заира [376].

Деградируют и сокращаются также муссонные и мангровые леса. Есть опасения, что к концу века в Таиланде, Шри-Ланке, Непале и на Филиппинах они полностью исчезнут [108]. Подсечное земледелие и расчистка лесов для создания пастбищ, в процессе которых большая часть биомассы сжигается на месте, являются одной из основных причин уменьшения лесных площадей. Однако с каждым годом растет интерес к древесине тропических лесов как сырью для деревообрабатывающей и целлюлозно-бумажной промышленности, о чем свидетельствует увеличение заготовки и экспорта древесины (табл. 6.4). Исследование динамики заготовки древесины во всем мире показывает (табл. 6.5), что

Таблица 6.4

Заготовка древесины во влажных тропических лесах и доля экспорта древесины в общем экспорте стран [355]

Континент	Заготовка, 10^6 м^3		Экспорт, % общего экспорта	
	1950 г.	1980 г.	1950 г.	1980 г.
Африка	4,7	20	32	60
Латинская Америка	15,5	32	5	13
Южная и Юго-восточная Азия	14,3	93	14	70

в 1950—1970-х годах интенсивность ее роста составляла $53 \cdot 10^6$ м^3/год или 4,07 % в год (по отношению к 1950 г.), т. е. была приблизительно такой же, как прирост использования ископаемого топлива — 4,59 % в год. При среднем по земному шару соотношении объема заготовок в 1970 г. к 1950 г. 1,8 в развивающихся странах оно было значительно выше — 2,5. В тропиках

Таблица 6.5

Динамика заготовки древесины в мире [24, 25, 39, 40, 113]

Группа стран и страна	Леса, млрд. га (1971 г.)		Заготовка древесины, 10^9 м^3						
	Все леса	Эксплуатируемые	1950	1960	1970	1975	1980	1985	2000
Страны мира	3,71	1,51	1,30	1,90	2,37	2,60	2,70	3,27	4,32
социалистические	0,93	0,44	0,31	0,59	0,63				
экономически развитые капиталистические	0,86	0,39	0,62	0,73	0,80				
развивающиеся	1,92	0,68	0,37	0,58	0,94				
СССР	0,75	0,40	0,21	0,37	0,38		0,39		
США	0,29	0,19	0,28	0,30	0,34				
Европейские	0,15	0,12	0,27	0,32	0,33				

в 1970 г. было заготовлено более половины всей древесины — около $1,3 \cdot 10^9$ м^3 — при общей заготовке $2,4 \cdot 10^9$ м^3. Следует отметить, что в 1975 г. уровень заготовки соответствовал приросту древесины ($2,6 \cdot 10^9$ м^3/год), после чего его превысил. Значительное превышение вырубки над приростом характерно в настоящее время для тропических лесов всех континентов, за исключением Южной Америки. Особенно плохо обстоит дело в тропической Азии, где на душу населения приходится всего 15 м^3 древесины на корню (при среднем по земному шару запасе 75 м^3 на душу населения [207, 208].

Объем заготовок, как правило, отстает от потребностей в древесине (примерно на 3 %). Уже в 1960 г. дефицит деловой древесины составлял $17 \cdot 10^6$ м^3 [125], а в 1980 г.— $75,6 \cdot 10^6$ м^3. Однако, несмотря на растущие потребности в древесине, в последние годы прогнозы на конец XX в. основываются главным образом на реальных запасах мирового лесного фонда и предусматривают объем заготовок древесины не $7,6 \cdot 10^9$ м^3/год (290 % прироста), а $(3,3 \ldots 4,8) \cdot 10^9$ м^3/год [113, 125]. Даже при таких умеренных прогнозах ежегодно должно вырубаться $30 \cdot 10^6$ га, и, по-видимому, по меньшей мере половина этих площадей будет находиться в тропической зоне.

Наиболее дискуссионным остается вопрос о роли тропических лесов в углеродном цикле. Следует их рассматривать как сток или источник углерода? Однозначное решение этой проблемы крайне необходимо, поскольку, как было сказано выше, в тропических лесных экосистемах находится около половины всего углерода лесов планеты.

Сторонники представления о тропических лесах как об источнике углерода считают, что сведение лесов сокращает запас углерода в растительности, а сжигание и разложение растительных

остатков увеличивает содержание CO_2 в атмосфере. По мнению Вудвелла, между поступлением и потреблением CO_2 возникает дисбаланс, поскольку 95 % биомассы вырубленных в тропинках лесов попадает в атмосферу в виде CO_2, в то время как скорость естественного возобновления и интенсивность ассимиляции вторичных лесов недостаточны для компенсации такого мощного источника углерода.

Согласно более поздним гипотезам [215, 216, 294], тропические экосистемы представляют собой скорее нетто-сток углерода из атмосферы. Основанием для этого служит быстрая естественная смена древесных пород и высокая степень поглощения CO_2 в тропиках. Скорость возобновления тропических лесов значительно варьирует, возрастая с увеличением влажности. Во влажных районах даже экстремальное использование лесов человеком не препятствует стоку углерода, так как до 40 % биомассы остается на месте в виде неиспользованной древесины и почвенной органической массы. В сухих областях уничтожение лесов создает условия для увеличения концентрации CO_2 в атмосфере. Для влажных тропических экосистем существует еще одно обстоятельство, которое позволяет рассматривать их даже в сбалансированном климаксном состоянии как сток углерода. По данным специалистов [212, 384, 466], в грунтовых водах под влажными тропическими экосистемами концентрация органических веществ довольно высока (в среднем от 1,8 до 72 мг/м^3). Многолетние наблюдения в заповеднике Ликвилло (Пуэрто-Рико) дали возможность определить, что со стоком рек тропические леса поставляют в океан около $220 \cdot 10^9$ кг С/год [346, 347]. Особенно существенны для баланса экстремальные случаи, когда в период тропических ливней река может вынести в океан за сутки до 70 % общего количества осадков и 10 % годового стока воды, т. е. климаксные леса осуществляют сток органического вещества в водные экосистемы, где углерод может быть надолго законсервирован в виде осадочных пород. Эту точку зрения нельзя принять безоговорочно, так как объем пресной воды, поступающей в океан, невелек по сравнению с объемом самих океанов, а осадочные породы могли создаваться в течение миллионов лет при относительной малой аккумуляции.

Будет ли тропическая экосистема действовать как источник или сток углерода, во многом зависит от характера лесопользования. Только в зрелом лесу существует баланс между количеством углерода, фиксированного в процессе фотосинтеза, и количеством углерода, превратившегося в CO_2 в результате окисления. Площади таких лесов постоянно сокращаются.

Количественные оценки изменения всей биомассы в тропических лесах весьма сложны из-за недостатка данных, и даже для периода 1963—1973 гг. имеются лишь весьма приблизительные и явно заниженные значения уменьшения площадей тропических лесов (примерно $65 \cdot 10^{10}$ м^2) и запаса древесины ($16{,}5 \cdot 10^{12}$ кг сухого органического вещества) [24, 25].

Для периода в 1973 по 1980 г. оценки более достоверны: лесная площадь уменьшилась за это время на $113 \cdot 10^{10}$ м^2 (примерно на $16 \cdot 10^6$ га/год). Эти расчеты сделаны на основании данных инвентаризации за 1973 [25] и 1980 гг. [328].

Вероятно, эта цифра значительно ближе к действительности, чем явно заниженные оценки изменения площадей на 1970—1980 гг. [108]. Так, по оценкам Майерса [376, 377], интенсивность вырубки за этот периода составляла (16... 20) $\cdot 10^{10}$ м^2/год. При такой вырубке в атмосферу за счет окисления вырубленной биомассы должно было поступать (1,3... 1,6) $\cdot 10^{12}$ кг С/год (при содержании углерода в растениях 12 кг/см^2 и при условии, что $^2/_3$ вырубленной биомассы довольно быстро окисляется и только $^1/_3$ попадает в продукты длительной консервации). Однако исследования, проведенные в тропических лесах экспертами ФАО и ЮНЕП, показывают, что в 1976—1980 гг. интенсивность вырубки не превышала $10 \cdot 10^{10}$ м^2/год, а в 1981—1985 гг. составляла около $11{,}3 \cdot 10^{10}$ м^2/год (табл. 6.6), вследствие чего нетто-поток углерода

Таблица 6.6

Вырубка тропических лесов в 1981—1985 гг. [169, 295, 327, 328]

Регион	Площадь лесов, 10^{10} м^2	Интенсивность вырубки	
		10^{10} м^2/год	%
Америка	896	5,6	0,63
Африка	703	3,7	0,52
Азия	336	2,0	0,60
Всего	1935	11,3	0,58

в атмосферу оценивался в (0,8... 0,9)$\times 10^{12}$ кг/год. За последние 30 лет (с 1950 по 1983 г.) нетто-поступление углерода составлило (26... 30) $\cdot 10^{12}$ кг, т. е. было равно по величине его аккумуляции в биомассе лесов умеренной и бореальной зон.

Значительные расхождения в оценках Майерса и экспертов ФАО/ЮНЕП отражают прежде всего различные подходы к решению проблемы вырубки тропических лесов — научный и хозяйственный. Совершенно очевидно, что последствия вырубки тропических лесов на больших площадях вызывают серьезную тревогу всех специалистов, так как существует вполне реальная угроза исчезновения многих видов, потери уникального генофонда и т. д. В связи с этим вполне оправдана точка зрения Майерса, пытавшегося максимально учесть все изменения в площадях, подвергающихся вмешательству человека. Однако решение задач сельского и лесного хозяйства в развивающихся странах тропического пояса, где проживает около $^1/_3$ всего населения планеты (1,6 млрд. человек), требует конкретных сведений о размерах вырубки, характере трансформации вырубленных площадей и т. д.,

что и побудило провести совместные исследования ФАО и ЮНЕП в рамках Глобальной системы мониторинга окружающей среды в 1979—1981 гг. По-видимому, именно эти оценки следует в первую очередь использовать при расчетах потока углерода в атмосферу, обусловленного антропогенным возмущением континентальной биоты.

В последние годы, как уже было сказано в главе 4, были получены данные, свидетельствующие о более низкой концентрации углерода в растениях тропической зоны [218]. Если использовать в расчетах эти данные, то за последние годы нетто-поток углерода в атмосферу за счет окисления вырубленной биомассы должен был составить примерно $0{,}43 \cdot 10^{12}$ кг/год, а не $(0{,}9 \ldots 1{,}3) \times 10^{12}$ кг/год. Совершенно очевидно, что в 1950—1980 гг. вырубка тропических лесов существенно отразилась на общем балансе углерода лесных экосистем. Если леса умеренной и бореальной зон функционировали как нетто-сток (около $1{,}0 \cdot 10^{12}$ кг С в год), то тропики были явным нетто-источником углерода для атмосферы. Сам по себе этот факт, по-видимому, не должен вызывать сомнений, однако в количественных оценках стоков и источников углерода имеются существенные разногласия.

Выделение CO_2 при окислении биомассы — не единственный источник углерода при вырубке тропических лесов. По мнению многих специалистов, трансформация лесных площадей в сельскохозяйственные, когда при распашке окисляется значительная часть органики, также может привести к поступлению углерода в атмосферу.

6.2. Антропогенные воздействия на почвенный резервуар углерода

В ненарушенных антропогенным воздействием экосистемах процессы аккумуляции и минерализации органического вещества почв практически сбалансированы и содержание в них органического углерода относительно постоянно. Антропогенное воздействие и прежде всего замена естественных биоценозов агроценозами нарушает углеродный баланс почв вследствие изменения круговорота питательных веществ и их ежегодного баланса. Важной статьей расхода в балансе становится минерализация гумуса с выделением в атмосферу CO_2 в результате чего почвы быстро теряют значительное количество органики.

По некоторым данным [112], с 1882 по 1952 г. 15 % всех обрабатываемых в мире земель стали непригодными для эксплуатации, а 38,5 % наполовину утратили свой гумусовый горизонт. Дерново-подзолистые почвы за последние 50 лет потеряли 12—47 % гумуса в слое 0—20 см [106], темно-каштановые за более короткий период — более 20 % исходного количества углерода [5]. За 10 лет (с 1970 по 1980 г.) содержание гумуса в пахотных почвах СССР уменьшилось в Нечерноземной зоне, Восточной Сибири и на Дальнем Востоке — на 0,5 %, в Центрально-черноземном рай-

оне — на 0,15 %, в Поволжье — на 0,2—0,5 % [135]. Потери гумуса в пахотном слое при сельскохозяйственном использовании черноземов в среднем составляют 0,01—0,02 % в год или 0,5—7,5 т/га [172]; за 30 лет темно-серые почвы потеряли 25 т/га гумуса, что составляет 20 % исходного содержания [5].

Особенно заметно процессы минерализации гумуса преобладают над процессами его синтеза в начальный период освоения целинных земель, так как при смене луговой (или лесной) растительности зерновыми культурами уменьшается общее количество поступающего в почву органического вещества. При невысоком уровне агротехники этот процесс может продолжаться до 50 лет. Наиболее интенсивно идет минерализация гумуса при вырубке лесов и распашке лесных почв в тропической и субтропической зонах, где этот процесс значительно преобладает над процессом синтеза гумусовых веществ. Сплошные рубки, а также система подсечно-огневого земледелия во всех типах местообитаний влажных тропиков способствует не только интенсификации минерализации гумуса, но и смыву аккумулятивных горизонтов [173]. Уже в первый год культивации теряется от 25—30 до 95 % органического вещества почв [184, 258, 259, 287, 470].

Интенсивная минерализация обусловлена увеличением микробиологической активности почв. Результаты многолетних микробиологических экспериментов на мощных черноземах показывают, что при распашке не только увеличивается численность многих групп микроорганизмов, но и появляются новые, в частности такой фиксатор молекулярного азота, как азотобактер [61, 62].

Деградация почвы выражается в разрушении ее структуры и плотности, увеличении скорости минерализации гумуса при недостаточном поступлении органических веществ, содержащихся в растительных остатках, потерях элементов питания, а также в увеличении ее токсичности в результате накопления алюминия, марганца, железа. Кроме того, увеличивается опасность эрозий, на орошаемых почвах возникает угроза вторичного засоления. Интенсивность этих процессов в разных зонах различна, но их характер в общем одинаков [111].

Доля потерь углерода зависит от интенсивности культивации, урожая возделываемых культур, количества и качества внесенных удобрений. При правильной агротехнике даже длительная культивация может не приводить к уменьшению содержания углерода в почвах (табл. 6.7).

Высокая культура земледелия (в частности, применение правильных севооборотов, органических и минеральных удобрений) значительно снижает потери гумуса при вовлечении земель в сельскохозяйственное производство. Так, потери гумуса черноземными почвами за 30 лет культивации составили на пашне без применения удобрений 2590 г/м^2, с применением минеральных удобрений — 990 г/м^2, с применением органических — 400 г/м^2 [166], т. е. уменьшились в 2,5—6,5 раз.

Таблица 6.7

Изменение содержания $C_{орг}$ (% исходного) и дерново-подзолистой почве после ее 50-летнего освоения [106]

Культура	Контроль	Удобрение	
		калий, фосфор	навоз
Пар бессменный	53	68	82
Монокультура ржи	88	94	124
Севооборот	76	80	94

Однако общая тенденция разрушения органики и структуры почв неоднократно отмечалась многими исследователями. В настоящее время водная и ветровая эрозия наблюдаются на площади 2 млрд. га, что составляет 15 % площади сельскохозяйственных земель [57].

Дать глобальную оценку потерь углерода почвами земного шара очень сложно, поскольку данных систематических многолетних наблюдений за содержанием отдельных элементов, в том числе и углерода, в культивируемых почвах слишком мало. Информация о площадях, ставших непригодными для сельского хозяйства за длительный промежуток времени, лишь частично может использоваться для оценки количества потерянного почвами и поступившего в атмосферу углерода, поскольку в категорию «непригодных земель» включают опустыненные территории и земли, подвергшиеся вторичному засолению.

Как следует из табл. 6.8, глобальные оценки потерь почвенного углерода значительно различаются. Согласно анализу имею-

Таблица 6.8

Глобальные оценки потерь почвенного углерода (10^{12} кг/год) за последние 100 лет

Источник	Потери, С	Источник	Потери, С
[107]	2,2	[202]	1—2
[80]	2,3—2,9	[106]	1,2—1,3
[205]	1—5	[58]	1,3
[415]	0,3	[389]	0,9

щихся данных, одной из причин этих различий является расхождение исходных значений $C_{орг}$ почвенного резервуара. Так, Ривел и Манк [415] в своих расчетах исходили из значения в $700 \cdot 10^{12}$ кг С и оценили потери углерода как $0{,}3 \cdot 10^{12}$ кг/год (примерно 15 % увеличения его содержания в атмосфере, обусловленного поступлением антропогенного CO_2). В 1976 г. Бон, по оценке которого глобальное содержание $C_{орг}$ составляло

$3000 \cdot 10^{12}$ кг, установил, что уменьшение $C_{орг}$ в минеральных почвах достигает (1... $2 \cdot 10^{12}$ кг/год [202].

Информация о площадях, подвергающихся эрозии и дефляции, а также о значениях нативного содержания органики в почвах ($192 \cdot 10^2$ г/м^2 гумуса или $115 \cdot 10^2$ г/м^2 С) дали возможность советским почвоведам оценить изменения углерода в почвах. При ежегодном уменьшении вследствие эрозии и дефляции от (6...7)$\times 10^{10}$ до (20... 25)$\cdot 10^{10}$ м^2 [106] теряется от 1,2 до (2,3... 2,9)$\times 10^{12}$ кг С/год. По мнению Горшкова и др. [58], за 100 лет продолжительная культивация при низкой культуре земледелия привела к полной потере и истощению $20 \cdot 10^{12}$ м^2 сельскохозяйственных площадей ($524 \cdot 10^{12}$ кг гумуса или $300 \cdot 10^{12}$ кг С было потеряно; из них $384 \cdot 10^{12}$ кг гумуса — за счет эрозии и дефляции, $140 \cdot 10^{12}$ кг — при истощении почв длительной культивацией).

Поскольку глобальные оценки потерь почвенного углерода очень противоречивы, были сделаны новые расчеты, в основу которых нами были положены данные о размерах сельскохозяйственных площадей, концентрации углерода в разных типах почв и результаты длительных наблюдений за уменьшением содержания углерода в почвах при культивации, а также номограммы П. П. Гончара-Зайкина и О. С. Журавлева [55], составленные на основе расчетов по модели динамики содержания гумуса в почве.

По данным на конец 70-х годов [148], распахано 10,8 % площади суши, свободной от вечных льдов ($1444 \cdot 10^{10}$ м^2), т. е. коэффициент земельного использования составляет в среднем по земному шару 0,11. Во внетропическом поясе обрабатывается $0{,}61 \cdot 10^{13}$ м^2, в тропическом и субтропическом — $0{,}85 \cdot 10^{13}$ м^2.

Если предположить, что все органическое вещество пахотного горизонта почв тропического и субтропического поясов полностью минерализуется при 10-летней культивации, то суммарные потери почвенного $C_{орг}$ составят $5{,}4 \cdot 10^{13}$ кг, из них $4{,}6 \cdot 10^{13}$ кг в тропическом и субтропическом поясах и $0{,}8 \cdot 10^{13}$ кг — во внетропических (табл. 6.9). Учитывая, что около 50 % этих потерь компенсируется

Таблица 6.9

Потери почвенного углерода при сельскохозяйственном использовании земель

	Пояс		Всего
	тропический и субтропический	внетропический	
Современная обрабатываемая площадь, 10^{13} м^2	0,85	0,61	1,46
Содержание углерода гумуса в пахотном горизонте, 10^{13} кг	4,6	4,5	9,1
Потери углерода гумуса за 10 лет, 10^{13} кг	4,6	0,8	5,4
Увеличение обрабатываемой площади, 10^{13} м^2	1,05	0,16	1,21
Потери углерода гумуса за 10 лет распашки новых земель, 10^{13} кг	4,6	0,2	4,8

гумификацией растительных остатков [135], реальное уменьшение $C_{орг}$ составляет $2{,}7 \cdot 10^{13}$ кг за 10 лет или в среднем $2{,}7 \cdot 10^{12}$ кг С/год, что соответствует 2 % в год от исходного процентного содержания углерода в гумусе почв. Однако эта оценка является скорее гипотетическим максимальным значением, характеризующим потери органического углерода почв только в том случае, если бы все почвы были распаханы одновременно. Экспериментальные же данные показывают, что при длительной культивации реальное уменьшение гумуса составляет примерно 0,4—0,5 % в год от начального его содержания и носит экспоненциальный характер. При плохой агротехнике содержание гумуса пони-

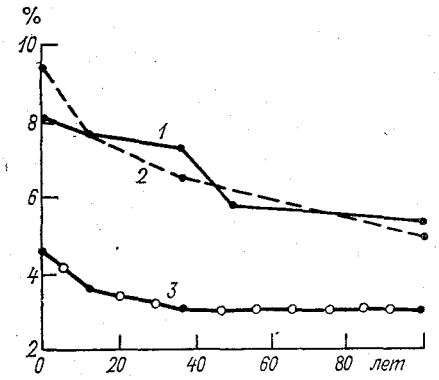


Рис. 6.5. Уменьшение содержания гумуса (%) в целинных черноземных и каштановых почвах при длительной культивации. По данным [61, 62].

1 — мощный чернозем (0—25 см), *2* — мощный чернозем (0—12 см), *3* — темно-каштановая почва (0—25 см).

жается до определенного уровня, после чего стабилизируется. Например, при распашке целинных черноземов и темно-каштановых почв интенсивная потеря органического вещества происходит в первые 40—50 лет, а затем потери составляют не более 0,01 % в год (рис. 6.5).

Известно, что почвы субтропического и суббореального поясов культивируются давно. За последние три десятилетия в большинстве высокоразвитых стран размеры посевных площадей стабилизировались и составляют $0{,}91 \cdot 10^{13}$ м^2 с общим запасом углерода в пахотном горизонте $6{,}5 \cdot 10^{13}$ кг. Потери же органического углерода в этих районах в настоящее время равняются примерно $0{,}13 \cdot 10^{12}$ кг С/год (0,2 % в год от содержания углерода в пахотном горизонте). Сюда же можно добавить и потери углерода за счет культивации земель бореального пояса, где общая площадь культивированных земель равна $0{,}13 \cdot 10^{13}$ м^2, а запас углерода в пахотном горизонте составляет $10{,}2 \cdot 10^{12}$ кг. Суммарное уменьшение $C_{орг}$ в этих почвах не превышает $0{,}02 \cdot 10^{12}$ кг/год (0,2 % запаса в пахотном горизонте).

В последние годы расширение обрабатываемых площадей происходит в основном за счет трансформации лесных земель в сельскохозяйственные в тропическом регионе. По последним данным [281, 309], около 6 млн. га (из 11,2 млн. га вырубаемых ежегодно лесных площадей) поступает в кратковременное или долгосрочное

использование под сельскохозяйственные культуры. Предполагая, что в течение года окисляется практически весь $C_{орг}$ пахотного горизонта (3,8 кг/м^2), можно оценить потери $C_{орг}$ на трансформированных площадях (0,2... 0,3)$\cdot 10^{12}$ кг С/год. В таком случае интенсивность уменьшения количества почвенного углерода за последние годы составляет (0,4... 0,5)$\cdot 10^{15}$ г/год.

С середины прошлого столетия до 1950 г. во всех странах мира наблюдалось значительное расширение сельскохозяйственных угодий. Однако, по статистическим данным, и за последую-

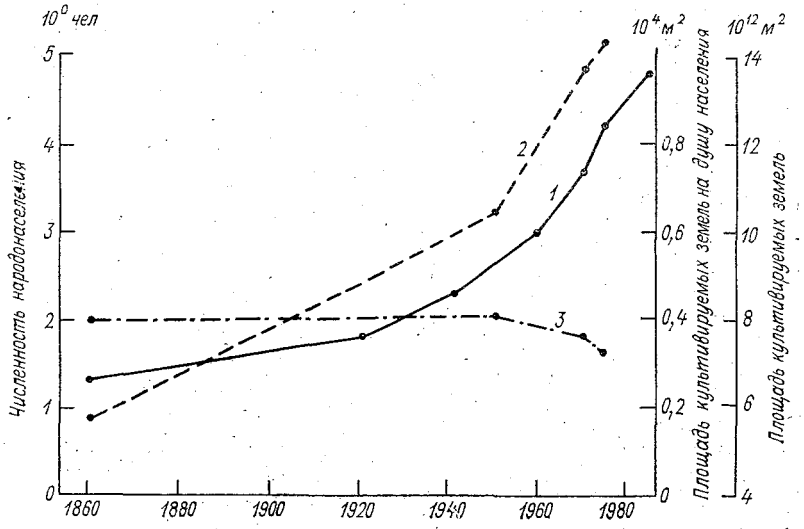


Рис. 6.6. Рост народонаселения и изменение обрабатываемых площадей земного шара.

1 — рост народонаселения, по [128]; *2* — увеличение площади культивируемых земель, по [148, 415]; *3* — изменение площадей культивируемых земель на душу населения.

щий период (с 1940 по 1975 г.) площадь обрабатываемых земель увеличилась более чем в 1,5 раза. Доля этих земель, приходящаяся на душу населения, постепенно сокращается, что обусловлено еще более интенсивным ростом населения земного шара (рис. 6.6). В настоящее время на каждого жителя планеты приходится 0,4 га пахотной земли. По прогнозам демографов, к 2000 г. численность населения Земли должна достичь 6,5 млрд. человек, а доля пахотной земли на душу населения — уменьшиться до 0,23 га. Для удовлетворения потребностей растущего населения в продуктах питания и сырье для промышленности в сельскохозяйственном производстве будут использоваться новые земли. Увеличение площади пахотных земель намечается проводить в основном за счет распашки кормовых угодий и лесов. По модели рациональной структуры земельных угодий суши

Н. Н. Розова и М. Н. Строгановой [148], намечается увеличить площадь обрабатываемых земель на $1{,}22 \cdot 10^{12}$ м^2, т. е. практически вдвое, что, несомненно, должно повлечь за собой потери $C_{орг}$ вследствие минерализации гумуса. Расчеты показывают, что в течение первых 10 лет потери $C_{орг}$ будут составлять около $4{,}8 \cdot 10^{12}$ кг/год, если не учитывать его компенсацию при гумификации растительных остатков, а с ее учетом они достигнут $2{,}4 \cdot 10^{12}$ кг/год. При этом основная часть углерода будет поступать при минерализации почв (примерно 95 %) в тропическом и субтропическом поясах и только около 5 % ($0{,}1 \cdot 10^{12}$ кг С/год) во внетропическом. Подобные расчеты сделаны исходя из предположения, что все резервные площади будут распаханы одновременно. Весьма вероятно, что полученные значения завышены, так как крайне велика неопределенность некоторых параметров, связанных с преобразованием $C_{орг}$ в тропических почвах. В общем неизвестна скорость трансформации лесных земель в сельскохозяйственные, поскольку во многих странах система подсечно-огневого земледелия не контролируется государственными органами. Кроме того, далеко не всегда потери $C_{орг}$ почв при распашке земель так велики. В частности, тщательные исследования динамики углерода в почвах полуострова Малайзия скорее свидетельствуют о незначительных изменениях $C_{орг}$ в почвах агроэкосистем, возникших на месте лесов (табл. 6.10).

Таблица 6.10

Среднее содержание $C_{орг}$ (10^3 г/м^2) в лесных экосистемах и агроэкосистемах на местах вырубленных лесов в постоянно влажных тропиках полуострова Малайзия [56]

	Наземная часть	Почва
Заболоченные леса на торфяных болотах	10	76
Мангры	13	30
Дождевые леса		
сильно нарушенные	13	7
слабо нарушенные	16	7—8
ненарушенные	22—26	8
Агроэкосистемы		
плантации каучуконосов	11	8
масличные или кокосовые пальмы	2	10
посевы риса и других культур, пастбища	0,5—2	8

Учитывая, что в последние 30 лет леса умеренной и бореальной зон функционировали как нетто-сток углерода из атмосферы с интенсивностью поглощения $(0{,}6 \ldots 0{,}7) \cdot 10^{12}$ кг/год (с учетом поступления углерода из почв, подвергающихся антропогенному воздействию), а тропические леса были, по-видимому, нетто-источником CO_2, суммарное нетто-поступление углерода из биоты с 1950 по 1980 г. оценивается как $(0{,}6 \ldots 0{,}7) \cdot 10^{12}$ кг/год или при-

мерно $20 \cdot 10^{21}$ кг. Однако если принять во внимание последние оценки концентрации углерода Браун и Люго [218], то можно определить, что этот поток практически равен нулю.

Большинство современных анализов [235, 286, 298, 299, 358, 365] показывает, что в настоящее время суммарное поступление углерода из биоты составляет $(0{,}6 \ldots 2{,}6) \cdot 10^{12}$ кг/год и обусловлено главным образом трансформацией тропических лесных экосистем.

6.3. Определение потоков углерода в атмосферу при антропогенных изменениях наземной фитомассы и почв за последние 120 лет

Определение количества углекислого газа, поступившего в атмосферу при антропогенном возмущении биоты и сжигании ископаемого топлива за длительный интервал времени, является чрезвычайно важной и сложной проблемой. В последние годы было показано, что выявить эмиссию CO_2 при сжигании ископаемого топлива (F_{ff}) значительно легче, чем поток, обусловленный антропогенными возмущениями биоты ($F_б$).

Оценки F_{ff} сделаны на основании данных о развитии мировой энергетики [240, 312, 422—424], и результаты достаточно хорошо согласуются между собой. Установлено, что с 1860 по 1981 г. в атмосферу поступило $167{,}6 \cdot 10^{12}$ кг С.

Оценки $F_б$ крайне противоречивы. Самым логичным методом определения $F_б$ было бы сравнение глобальных оценок фитомассы наземных растений, сделанных в разные периоды времени. Однако, как уже было сказано ранее, таких данных крайне мало и они не дают возможности обнаружить антропогенные изменения фитомассы.

Анализ землепользования в глобальном масштабе затруднен недостатком данных по ряду стран, что вносит большие погрешности в результаты инвентаризации прошлых лет, вследствие чего при их сравнении с более поздними данными можно сделать неправильные выводы. Так, при сопоставлении материалов мировых инвентаризаций за 1920 г. [494] и 1970 г. [402, 442] оказалось, что площадь лесов Африки за истекшие 50 лет удвоилась.

Однако на основании подробных данных по некоторым странам и отдельным регионам (Европейской части России, юго-восточных и северо-восточных районов США) можно представить, что значительная вырубка лесов с развитием промышленности и ростом населения привела во второй половине прошлого столетия к обширной деструкции лесных экосистем умеренной зоны. В результате функционирования их как нетто-источника углерода из биосферы с интенсивностью $(0{,}6 \ldots 1{,}3) \cdot 10^{12}$кг/год [344, 372, 451] в атмосферу должно было поступить за 40 лет (с 1860 по 1900 г.) $38 \cdot 10^{12}$ кг С, т. е. $0{,}95 \cdot 10^{12}$ кг С/год.

Как уже было отмечено, благодаря проведению интенсивных работ по лесовосстановлению в начале XX в. и особенно после

второй мировой войны леса умеренной зоны постепенно превращаются в нетто-сток углерода из атмосферы. По оценкам одних специалистов, интенсивность такого нетто-стока составляла 10^{12} кг/год [188], по мнению других, результирующий поток равнялся нулю, так как поступление и выделение углерода в лесах умеренной зоны было уравновешено. Поскольку в некоторых странах начало XX в. характеризовалось интенсивной вырубкой, продолжавшейся до 1925 г., можно предположить, что имело место нетто-поступление углерода, максимальная интенсивность которого не превышала $0{,}5 \cdot 10^{12}$ кг/год (или $25 \cdot 10^{12}$ кг С за 50 лет).

За период с 1860 по 1983 г. $F_б$ составлял $(60 \ldots 85) \cdot 10^{12}$ кг С,

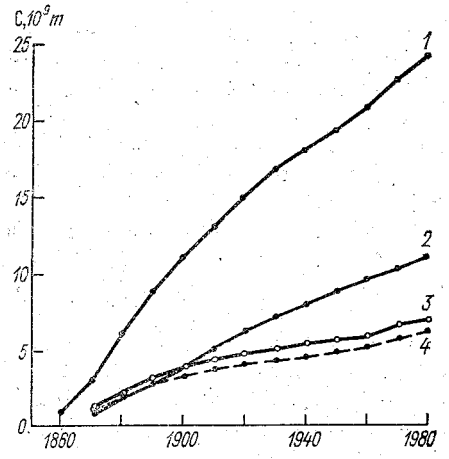


Рис. 6.7. Потери углерода почвами внетропической зоны при длительном культивировании.

1 — все почвы, *2* — черноземные, *3* — каштановые, *4* — бурые и серые лесные.

при этом поток углерода из почв (рис. 6.7) был равен $^1/_3$—$^1/_4$ $F_б$ $((15 \ldots 20) \cdot 10^{12}$ кг С), а за счет окисления вырубленной фитомассы поступило $(46 \ldots 60) \cdot 10^{12}$ кг С.

В последние годы были сделаны попытки определить $F_б$ другими методами. Биотический поток может быть выявлен по изменению концентрации CO_2 в атмосфере, если известна интенсивность эмиссии CO_2 при сжигании ископаемого топлива и есть достаточно точные представления об интенсивности поглощения углекислого газа водой океанов. Однако задача в данном случае осложняется тем, что непосредственные наблюдения за C_{CO_2} на станциях глобального мониторинга были начаты только в конце 50-х годов, а о так называемой доиндустриальной концентрации (C_{CO_2} в середине XIX в.) можно судить только на основании косвенных данных, в том числе по данным ледяных кернов. Созданная в нашей лаборатории модель углеродного цикла с использованием метода дробных производных учитывает взаимодействие атмосферы и океана и деятельность континентальной биоты [28]. Результаты расчетов по модели показывают, что $F_б$ с 1860 по 1980 г. составляет $(60 \ldots 100) \cdot 10^{12}$ кг С.

Иной метод определения биосферного потока CO_2, основанный на использовании определения изменения содержания редкого стабильного изотопа углерода ^{13}C в годичных кольцах древесины, был предложен в 1978 г. Стайвером [451]. Метод основан на учете эффекта изотопного фракционирования, происходящего в процессе фотосинтетического поглощения атмосферного углекислого газа, а также при метаболизме первичных продуктов фотосинтеза, о чем было подробно рассказано ранее (см. главу 1). Преимущественная ассимиляция более легкого углекислого газа ($^{12}CO_2$) растениями приводит к тому, что органика растений (а также ископаемое топливо — уголь, нефть, газ) обеднена изотопом ^{13}C. В свою очередь поступление углекислого газа из биоты и при сжигании ископаемого топлива в атмосферу вызывает уменьшение относительной концентрации изотопа ^{13}C в атмосферном углекислом газе.

Изменения изотопного состава углекислого газа в атмосфере фиксируются в годичных кольцах древесных растений (секвойи, дугласии, арчи, араукарии, дуба и др.), а в океане — в кольцах роста кораллов. Измеряя отношение $^{13}C/^{12}C$ в годичных кольцах, можно получить длительный временной ряд (до 150 лет и более) этого отношения и использовать его для оценки изменения содержания CO_2 в атмосфере и исследования $F_б$ за последние 100—150 лет.

Непосредственных измерений ^{13}C в атмосфере проведено очень мало, и начаты они были лишь в 1956 г. Согласно этим измерениям, для современной атмосферы $\delta^{13}C_a = -7{,}5$ ‰. Континентальная биота содержит, как уже указывалось выше, меньше ^{13}C, для нее $\delta^{13}C = -24 \ldots -26$‰. По данным, приведенным в работе Тэнза [421], $\delta^{13}C$ каменного угля, нефти и газа составляет —24,1; —26,5; —41 ‰ соответственно.

Уже первые работы по определению ^{13}C в годичных кольцах древесины [42, 262, 451] показали, что значения $\delta^{13}C$, полученные по годичным кольцам разных деревьев, не всегда согласуются между собой, что сильно затрудняет сопоставление результатов этих измерений с глобальными изменениями $\delta^{13}C$ в атмосфере. Анализ причин несогласованности отдельных результатов установил, что содержание ^{13}C в древесине зависит не только от изменений, происходящих в атмосфере, но может индуцироваться также локальными внешними условиями и внутренними особенностями объекта исследований. В частности, при достаточно высоком фоне почвенного дыхания в исследуемой древесине обнаруживаются более низкие концентрации ^{13}C, что делает деревья сомкнутых сообществ мало пригодными для подобного рода исследований.

Попытки получить более надежные данные измерений ^{13}C в годичных кольцах древесины продолжаются до настоящего времени. Тщательная селекция имеющегося материала — отбор образцов только из отдельно стоящих деревьев, использование только α-целлюлозы в качестве аналитического материала и т. д. [262,

263, 399, 401] — дала возможность отобрать около 50 деревьев из различных районов северного полушария для получения статистически надежных данных. Они удовлетворительно согласуются с результатами непосредственных измерений $\delta^{13}C$ в атмосфере. Полученные эмпирические данные дают возможность установить, что с 1780 по 1800 г. отношение $^{13}C/^{12}C$ можно считать постоянным, а с 1800 по 1979 г. суммарное изменение составило около 2 ‰.

Изменения содержания ^{13}C наблюдались за период 1850—1978 гг. и в верхнем квазиоднородном слое океана. По данным Нозаки и др. [382], полученным по кольцам роста кораллов, суммарное изменение $\delta^{13}C = -0{,}5$ ‰.

Для оценки $F_б$ была разработана модель углеродного цикла с учетом распределения основного изотопа углерода ^{12}C и редкого стабильного изотопа ^{13}C между атмосферой и океаном. В основе модели лежит описание газообмена между атмосферой и океаном и проникновения неорганического углерода из верхнего перемешанного слоя океана в глубинные слои. Принципы построения модели и характеристика основных параметров подробно изложены в работах Бютнер и др. [29], а также Турчинович и Вагера [164]. В модели учитывается фракционирование изотопа ^{13}C при растворении углекислого газа морской водой, а также в процессе химических реакций при образовании ионов HCO_3^- и CO_3^{--}. Концентрация растворенного неорганического углерода в морской воде определяется суммой концентраций растворенного углекислого газа, бикарбонатного и карбонатного ионов и рассчитывается с помощью гидрохимических констант для карбонатной системы [140]. В результате фракционирования изотопов в системе химических реакций суммарный неорганический углерод становится изотопически тяжелее атмосферного.

Значение потока CO_2 из биоты получено путем сравнения результатов расчетов по модели для двух изотопов с имеющимися эмпирическими данными: данными мониторинга CO_2 в атмосфере (1958—1980 гг.), непосредственными измерениями $\delta^{13}C_a$ в атмосфере, данными об изменении $\delta^{13}C$, полученными по годичным кольцам древесины и данными об изменении содержания $\Delta^{13}C_в$ в поверхностных водах океана по кольцам роста кораллов.

Для периода 1950—1980 гг. интенсивность промышленного поступления CO_2 в атмосферу задавалась по Ротти, а для периода 1860—1950 гг. — по Килингу [291]. Существенное значение при решении поставленной задачи имеет концентрация (или парциальное давление) CO_2 в атмосфере в середине XIX в. (в так называемый доиндустриальный период). Вопрос о значении концентрации атмосферного углекислого газа в середине XIX в., как уже отмечалось, до сих пор вызывает дискуссии. Подробное изложение разных способов определения этой величины можно найти в ряде работ (см. [27, 181, 204]). Полученные нами результаты хорошо согласуются с эмпирическими данными при начальном значении парциального давления CO_2 в атмосфере около 280 млн$^{-1}$ [96].

Следует отметить, что, несмотря на неопределенность значения некоторых параметров модели, расчеты подтверждают предположение о том, что с 1860 по 1980 г. углекислый газ в атмосферу поступал не только за счет промышленных выбросов (сжигания ископаемого топлива), но и за счет уменьшения углеродного резервуара континентальной биоты. Поступление CO_2 в атмосферу в результате вырубки лесов, распашки и трансформации лесных земель в сельскохозяйственные зависит от скорости, с которой происходит диффузия растворенного неорганического углерода из верхнего слоя океана в глубинные слои (V_{md}). При малых скоростях обмена ($V_{md}=2{,}5\cdot10^{-5}$ см/с) согласование расчетов с эмпирическими данными наблюдается при $F_б=(60...75)\times\times10^{12}$ кг С за 120 лет, что соответствует средней скорости выброса за эти годы $(0{,}5...0{,}63)\cdot10^{12}$ кг С/год. При больших скоростях обмена углеродом в океане ($V_{md}=5\cdot10^{-5}$ см/с) $F_б$ возрастает до $90\cdot10^{12}$ кг С, что составляет $0{,}75\cdot10^{15}$ г С/год за этот же период.

Уточнения некоторых параметров модели [31] дает возможность определить $F_б$ с начала XIX в. до его середины значением $10\cdot10^{12}$ кг С, а за период с 1860 по 1981г. — $(68\pm14)\cdot10^{12}$ кг С.

Полученные оценки удовлетворительно согласуются с результатами работы Пенга [401], если принять во внимание, что автор использовал несколько меньшие значения промышленных выбросов и рассматривал только период 1800—1980 гг.

В последнее десятилетие значение $F_б$ неоднократно определялось различными специалистами (табл. 6.11). Разброс имеющихся данных за один и тот же интервал времени (около 120 лет) крайне

Таблица 6.11

Нетто-поступление углерода (10^{12} кг) в атмосферу при антропогенном воздействии на наземные экосистемы

Источник	Поток С	Период
[206]	40—120	1800—1975
[415]	70—80	1860—1970
[439] *	133—195	1860—1974
[262] *	70	1860—1974
[451] *	120	1850—1950
[472] *	170	1800—1935
[287]	180	1860—1980
[224]	151	1860—1970
[372]	148	1860—1970
[489]	180	1860—1980
[399] *	240	1850—1975
[401] *	144	1800—1980
[96]	60—90	1860—1983

* Данные, полученные с использованием измерений ^{13}C в годичных кольцах.

велик — от $75 \cdot 10^{12}$ кг [206, 415] до $240 \cdot 10^{12}$ кг С [399]. Наши результаты, полученные тремя независимыми методами ($(60 \ldots 90) \cdot 10^{12}$ кг С), соответствуют минимальным значениям в этом широком диапазоне. Заметим, однако, что в последние годы явно наметилась тенденция к уменьшению сделанных ранее оценок. Так, некоторые из них уменьшены примерно в 2,5 раза [399, 401], другие — почти в 10 раз: от $(18 \ldots 20) \cdot 10^{12}$ кг С/год [488] до $(0{,}5 \ldots 4{,}2) \cdot 10^{12}$ кг С/год [298].

Наличие большого разброса в существующих оценках $F_б$ крайне затрудняет получение ответа на вопрос о влиянии биотических факторов на изменения концентрации CO_2 в будущем. Следует отметить, что наши оценки получены тремя независимыми методами и поэтому в пределах указанного здесь небольшого интервала значений — $(60 \ldots 90) \cdot 10^{12}$ кг С за 120 лет — являются, по-видимому, вполне достоверными.

Сопоставление биогенного потока с интенсивностью эмиссии CO_2 при сжигании ископаемого топлива показывает, что $F_б$ составляет 35—50 % промышленных выбросов за 120 лет (с 1860 по 1983 г.), а за последние 30 лет — не более 15 %. Это означает, что увеличение концентрации CO_2 в атмосфере, ежегодно фиксируемое на станциях глобального мониторинга, обусловлено в первую очередь поступлением CO_2 при промышленном сжигании угля, нефти, газа и другого топлива.

Глава 7

РОЛЬ БИОТЫ В УВЕЛИЧЕНИИ КОНЦЕНТРАЦИИ АТМОСФЕРНОГО УГЛЕКИСЛОГО ГАЗА В СОВРЕМЕННУЮ ЭПОХУ

7.1. Изменения концентрации CO_2 в атмосфере в прошлом и рост C_{CO_2} в современной атмосфере

Изучение истории изменений концентрации углекислого газа в атмосфере Земли представляет большой интерес как с общебиологической, так и с климатологической точки зрения. Непрерывные наблюдения за C_{CO_2} точными методами охватывают, как известно, очень короткий период — начиная с 1958 г., в связи с чем в настоящее время используются различные подходы для реконструкции C_{CO_2} за длительные и более короткие интервалы времени (табл. 7.1). Вполне естественно, что точность методов не одинакова, и, как правило, она тем меньше, чем отдаленнее период реконструкции.

Расчеты, основанные на установлении зависимости изменения средней глобальной температуры от массы углекислого газа в атмосфере, и исследование связей массы CO_2 со скоростью формирования карбонатных осадков дают возможность реконструировать

Таблица 7.1

Некоторые подходы к определению содержания CO_2 в атмосфере за различные интервалы времени

Основа метода	Интервал времени
Анализ зависимости температуры от массы CO_2 [23]	4 млрд. лет
Анализ связей массы CO_2 атмосферы и скорости формирования карбонатных осадков [20, 23]	Последние 570 млн. лет
Геохимические модели углеродного цикла [192, 330]	Последние 110 млн. лет
Изотопный анализ С и O_2 в глубоководных осадках [437, 438]	От 340 000 до 1000 лет до н. э.
Анализ C_{CO_2} в ледяных кернах [379, 380, 434]	От 50 000 лет до н. э. до 1980 г.
Моделирование цикла С с привлечением данных о ^{13}C в годичных кольцах древесины и кольцах роста кораллов [238, 451, 452]	От 10 000 лет до н. э. до 1980-х годов
Анализ спектров поглощения радиации атмосферой (архив Смитсоновской обсерватории) [446, 447]	1902—1962 гг.
Анализ C_{CO_2} на станциях глобального мониторинга [266, 267, 312, 313, 324]	С 1958 по 1980-е годы

изменения C_{CO_2} от раннего докембрия (рис. 7.1) и — более точно — за весь фанерозой [23]. Результаты этих исследований показывают, что на протяжении всей истории Земли происходило сначала быстрее (до позднего протерозоя), а затем более медленное по сравнению с начальным уменьшение содержания углекислого газа. В фанерозое C_{CO_2} в среднем было выше в 4 раза, чем

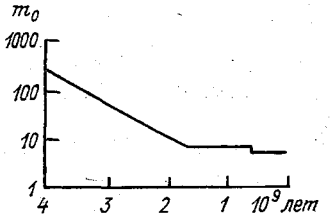


Рис. 7.1. Изменение относительной массы углекислого газа в атмосфере (m_0) за 4 млрд. лет. По [23].

в современную эпоху,— 0,13 %, а колебания этой величины (с общей тенденцией к уменьшению) находились в диапазоне от 0,3 % (ранний карбон) до 0,03 % (современная эпоха).

Результаты М. И. Будыко и А. Б. Ронова [23] достаточно хорошо согласуются с данными исследований, проведенными другими методами, восстанавливающими динамику содержания углекислого газа за последние 110 млн. лет, в частности с результатами моделирования геохимического цикла углерода [192, 330].

Изотопный анализ углерода и кислорода в карбонатных отложениях дает возможность реконструировать изменения C_{CO_2} за интервал времени 340 000—1000 лет до н. э. [437, 438]. Поскольку этот метод включает некоторые модельные расчеты, он также

в большей степени является косвенным, чем метод непосредственного определения C_{CO_2} в пузырьках воздуха, экстрагированных из ледяных кернов Антарктиды и Гренландии. Результаты анализов двух основных исследовательских центров — Института физики Бернского университета и Лаборатории гляциологии и геофизики окружающей среды в Гренобле позволяют реконструировать изменения C_{CO_2} в атмосфере за последние 52 000 лет (рис. 7.2). Несмотря на некоторые расхождения в абсолютных значениях [379, 380, 434], полученных двумя центрами при анализах, на основании этих данных можно установить, что в конце последнего лед-

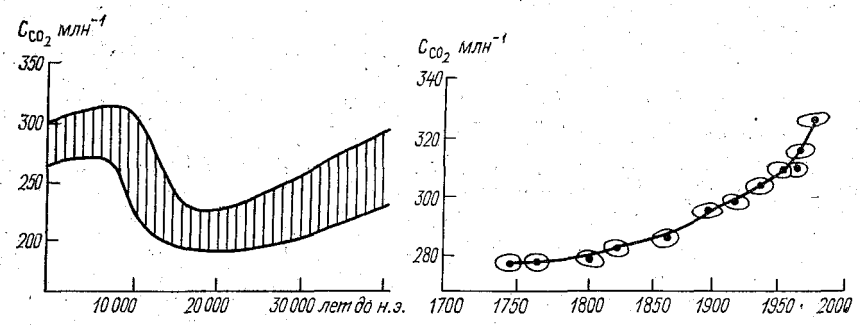


Рис. 7.2. Изменение C_{CO_2} по данным измерений содержания углекислого газа в пузырьках воздуха ледяных кернов. По [379, 380].

никового периода (10 000 лет до н. э.) концентрация CO_2 достаточно быстро увеличивалась от 200 до 280 млн$^{-1}$, а в межледниковье (40 000—30 000 лет до н. э.) уменьшилась от 250—270 до 180—200 млн$^{-1}$ [379]. Анализ C_{CO_2} в ледяных кернах показывает также, что уровень атмосферного углекислого газа оставался относительно постоянным с конца последнего оледенения и, по мнению специалистов [387], естественные колебания C_{CO_2} в ледниковый период были значительно больше — 0,5—1,0 млн$^{-1}$/год, чем в послеледниковый период (примерно 0,1—0,5 млн$^{-1}$/год). В течение последней 1000 лет колебания C_{CO_2} составляли 10 млн$^{-1}$ за 100 лет или 0,1 млн$^{-1}$/год.

Последние данные анализа C_{CO_2} из антарктических кернов, полученные бернской группой [380], показывают, что наиболее вероятное значение C_{CO_2} в 1800 г. составляло 280($\pm$5) млн$^{-1}$. Это намного выше (примерно на 15 млн$^{-1}$) результатов измерений CO_2 из других антарктических кернов, исследованных в Гренобле [410], и полученных ранее данных по ледникам Гренландии. Отсюда можно сделать вывод о том, что с учетом всей имеющейся информации, полученной этим методом, концентрация CO_2 в 1800 г. составляла от 260 до 285 млн$^{-1}$.

Моделирование углеродного цикла с привлечением аналитических данных о $\delta^{13}C$ в годичных кольцах древесины [263, 399, 451,

452] дает возможность определить изменения C_{CO_2} за период с 10 000 лет до н. э. по настоящее время. Результаты, полученные этим методом, свидетельствуют о значительно больших колебаниях C_{CO_2} в атмосфере за последние 2000 лет (0,1—0,5 млн$^{-1}$/год), чем данные ледяных кернов. Вполне вероятно, однако, что эти колебания, кроме естественных флуктуаций уровня CO_2 в атмосфере, отражают колебания, обусловленные физиологическими особенностями древесных растений, из которых берутся образцы для изучения распределения стабильных изотопов углерода. Определенный прогресс, достигнутый в последнее время в понимании механизмов изотопного фракционирования в процессах фотосинтетического поглощения углекислого газа и метаболизма продуктов фотосинтеза в изменяющихся климатических условиях (водного и температурного режимов, минерального питания, влияния загрязняющих веществ и т. д.) [43, 260], дает основание полагать, что в будущем расшифровка информации, заключенной в годичных кольцах древесины, представит более реалистичную картину изменений C_{CO_2} в атмосфере. В настоящее время для уменьшения в сигнале флуктуаций ^{13}C, обусловленных физиологическими особенностями объекта и локальными условиями местообитания, прибегают к тщательной селекции материала исследований, о чем уже было сказано ранее.

Увеличение C_{CO_2} с середины XIX в. подтверждается не только данными исследований ледяных кернов [380], $\delta^{13}C$ в годичных кольцах древесины и кольцах роста кораллов [204, 213, 214], но и данными исследования спектров поглощения солнечной радиации атмосферой [446]. Последний метод дает возможность реконструировать изменения C_{CO_2} начиная с 1902 г. с точностью до 6 млн$^{-1}$. Для 1935 г. среднее значение C_{CO_2} составляет 297,7 ($\pm$5,6) млн$^{-1}$, для 1941 г. — 298,4 ($\pm$6,3) млн$^{-1}$, для 1948 г. — 305,3 ($\pm$4,6) млн$^{-1}$; с 1935 по 1940 г. C_{CO_2} увеличилось на 0,6$\pm$0,3 млн$^{-1}$/год [446].

Непосредственные определения парциального давления CO_2 (главным образом химическими методами) начались сравнительно давно, но первоначальные результаты были крайне противоречивы. Так, Шиле получил в 1782 г. значение 6000 млн$^{-1}$, Гарднер и Гумбольдт в 1804 г. — 1000 млн$^{-1}$, Дальтон в 1805 г. — 680 млн$^{-1}$, и только в 50—70-х годах прошлого столетия Буссенго, Шульце, Тиссандье, Рислером, Леви и др. был получен результат, близкий к современным оценкам (300—400 млн$^{-1}$). Более поздние работы дали право с полным основанием считать, что C_{CO_2} в атмосфере в общем составляет от 260 до 300 млн$^{-1}$, причем Леви и Шульце, проводившие многолетние измерения в обсерватории Монсури (1876—1910 гг.) и под Ростоком (1863—1870 гг.), установили наличие суточных и сезонных изменений C_{CO_2}. Наиболее высокие значения были получены Пальмквистом в 1893 г. — 312 млн$^{-1}$ и Трюшо в 1877 г. — 330 млн$^{-1}$. По данным Люндегорда [348], C_{CO_2} в Скандинавии колебалось в отдельные годы первой четверти XX в. от 280 до 330 млн$^{-1}$.

Совершенно очевидно, что противоречивость данных, полученных разными методами и в разных местах наблюдений, где определенную роль могли играть локальные условия, чрезвычайно затрудняет установление среднего значения C_{CO_2} для характеристики атмосферы конца прошлого столетия. В последние годы было сделано несколько попыток на основе современных статистических анализов пересмотреть результаты наблюдений прошлых лет, главным образом тех, которые были получены в процессе длительных исследований. Килинг [308] внес коррективы в данные Брауна и Эскомба, проводивших измерения под Лондоном с 1898 по 1901 г. и получивших среднее значение C_{CO_2} 297 млн$^{-1}$. Он использовал синоптические карты тех лет и исключил значения C_{CO_2}, в которых должно было отразиться влияние ветров, дующих со стороны Лондона. Определив систематическую ошибку, Килинг получил более низкие, чем авторы наблюдений, средние значения C_{CO_2} для периода на рубеже прошлого и настоящего веков: 286—290 млн$^{-1}$.

Результаты продолжительных наблюдений в Монсури, начатых в 1876 г. Леви, также были тщательно откорректированы [444], и на совещании экспертов в Боулдере, Колорадо, в 1983 г., где обсуждалась проблема изменений концентрации углекислого газа от доиндустриальной эпохи (1800 г.) до настоящего времени, специалисты пришли к заключению, что наиболее вероятные значения C_{CO_2} во второй половине XIX в. составляют 260—280 млн$^{-1}$ [204].

Как уже упоминалось в главе 2, на двух станциях — Мауна-Лоа и Южный полюс — в марте 1958 г. по программе Международного геофизического года были организованы постоянные наблюдения за C_{CO_2} с помощью высокоточных недисперсионных инфракрасных газоанализаторов [312, 313]. С этого момента имеется практически непрерывный (пропуски существуют только в июне и октябре 1958 г. и в феврале — апреле 1964 г.) ряд наблюдений за C_{CO_2} на станции Мауна-Лоа.

С 1968 г. в рамках программы геофизического мониторинга изменений климата Национального управления по исследованию океана и атмосферы США (НУОА/ГМ) начаты измерения C_{CO_2} еще на ряде станций, число которых в 1982 г. достигло 23. На этих станциях проводится дискретный отбор проб воздуха (1—2 раза в неделю) в кюветы с последующим анализом смеси на содержание CO_2, CH_4 и других компонентов в Лаборатории геофизического мониторинга в Боулдере, Колорадо. Сравнение результатов, полученных по программе НУОА/ГМ, с данными непрерывных наблюдений на станции мыс Барроу, Американское Самоа и Мауна-Лоа в 1976—1977 гг. демонстрирует практическую идентичность данных измерений [266, 267, 324], причем максимальные отклонения не превышали $\pm 0{,}5$ млн$^{-1}$.

В 1983 г. для выявления возможных инструментальных источников погрешностей в существующих программах наблюдений проведено сравнение результатов 10-летних измерений C_{CO_2} на

станции Мауна-Лоа. В общем отличия не превышали ±0,15 млн$^{-1}$ [271].

Результаты изучения пространственно-временнóго распределения C_{CO_2} прежде всего показали, насколько удачным оказался выбор станции Мауна-Лоа для получения средних глобальных значений C_{CO_2}. Средние годовые значения на этой станции лишь на 0,37 (±0,15) млн$^{-1}$ превышают рассчитанное по всем станциям среднее значение. Если же для сравнения использовать значения C_{CO_2}, полученные в декабре каждого года, то различия составляют не более —0,13(±0,68) млн$^{-1}$ [266, 324]. Максимальные средние годовые значения C_{CO_2} наблюдаются севернее 70° с. ш. при наличии вторичного максимума в тропическом поясе. Разли-

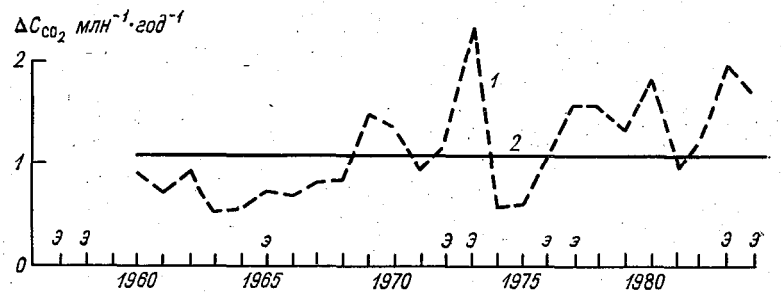


Рис. 7.3. Изменение скорости роста C_{CO_2} (ΔC_{CO_2}) на станции Мауна-Лоа (*1*) и средний рост C_{CO_2} за годы наблюдений (*2*).

Э — периоды интенсивного ЭНЮК: 1957—1958, 1972—1973, 1982—1983 гг.; *э* — периоды умеренного ЭНЮК: 1953, 1965, 1976—1977 гг.

чия в значениях C_{CO_2} между полюсами составляют около 2,9 млн$^{-1}$, причем в годы Эль-Ниньо они увеличиваются до 3,5—3,6 млн$^{-1}$.

Увеличение средних годовых значений C_{CO_2} наблюдается на всех станциях глобального мониторинга и обусловлено главным образом поступлением в атмосферу CO_2 при сжигании ископаемого топлива. Рост C_{CO_2} отмечался из года в год и составил в среднем для станции Мауна-Лоа за 27 лет наблюдений (с 1958 по 1985 г.) 1,074 млн$^{-1}$/год. Однако скорость роста C_{CO_2} из года в год не является постоянной. Вариации за весь период наблюдений составляли от 0,5 до 2,26 млн$^{-1}$ (рис. 7.3).

В середине 70-х годов Бакастоу [189] высказал предположение, что наиболее высокий рост C_{CO_2} в отдельные годы обусловлен наличием южных колебаний течения Эль-Ниньо (ЭНЮК), когда не только у побережий Эквадора и северной части Перу, но и в восточных и центральных частях экваториальной зоны океана в течение продолжительного времени отмечались аномально высокие температуры воды. Сигнал ЭНЮК удалось выявить в сериях наблюдений C_{CO_2} на станциях Мауна-Лоа и Южный полюс в 1965, 1969, 1972 и 1976 гг. [189, 271, 324]. Позднее

некоторые утверждения Бакастоу подвергались критике [267, 324], однако выявление связей ЭНЮК с ростом C_{CO_2} привлекло к себе большое внимание. В период аномально интенсивных ЭНЮК (1972—1973 и 1982—1983 гг.) установлен наиболее высокий рост концентрации CO_2. Так, на станциях глобального мониторинга в 80-х годах был зафиксирован очень незначительный рост C_{CO_2} в середине 1982 г. (рис. 7.4), после чего отмечалось резкое повышение этой величины, достигшее в середине 1983 г. примерно 2 млн$^{-1}$ (в глобальном масштабе). Поскольку в последние 5 лет эмиссия CO_2 при сжигании ископаемого топлива была относительно постоянной и составляла около $5 \cdot 10^{12}$ кг С/год [313, 425],

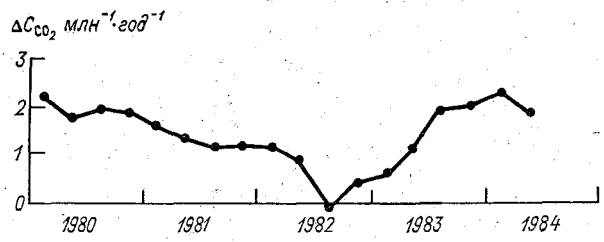


Рис. 7.4. Изменения средней глобальной скорости роста C_{CO_2} (ΔC_{CO_2}) на станциях НУОА/ГМ в 1980—1984 гг. По [267, 324].

значительный рост C_{CO_2} после установленного минимума, по-видимому, обусловлен влиянием ЭНЮК, когда аккумулированные при похолодании экваториальных вод массы CO_2 возвращаются в атмосферу [266, 324]. Данные рейсов 1982—1983 гг. также свидетельствуют о росте C_{CO_2}, сопровождающем ЭНЮК. Прежде всего отмечены возмущения нормальной сезонной миграции CO_2 между полушариями вблизи экватора и смещение южного максимума градиента CO_2 к югу от его нормального положения в осеннее время. Увеличение скорости роста C_{CO_2} (после минимума) наблюдалось сначала в южных тропических широтах в начале 1983 г. (2—3 млн$^{-1}$/год), а затем, несколькими месяцами позже, в тропиках северного полушария. К середине 1984 г. скорость роста C_{CO_2} вернулась к нормальным значениям (1,5($\pm$0,3) млн$^{-1}$/год), что характерно для последнего десятилетия [324], и это можно рассматривать как сигнал прекращения аномалии Эль-Ниньо.

Влияние ЭНЮК на широтное распределение C_{CO_2} явно обнаруживается при сравнении данных наблюдений на станциях глобального мониторинга за 1979—1983 гг. Градиент C_{CO_2} (1—2 млн$^{-1}$), обнаруживаемый в экваториальной части в 1979—1981 гг. и приписываемый экваториальному апвеллингу вод Тихого океана и поступлению CO_2 в результате вырубки тропических лесов, в 1982 г. практически отсутствовал. В 1983 г. меньший по значению градиент установлен значительно южнее обыч-

ного положения, что, по-видимому, обусловлено влиянием ЭНЮК. Сам по себе факт изменения положения экваториального максимума, подкрепленный результатами изотопных исследований [313], свидетельствует о том, что экваториальный апвеллинг является наиболее вероятной причиной более высоких значений C_{CO_2} в экваториальной области, в то время как роль вырубки тропических лесов здесь несущественна.

7.2. Анализ тренда амплитуд сезонной динамики C_{CO_2} и изменение продуктивности континентальной биоты

Как уже отмечалось ранее (см. главу 2), сезонные изменения концентрации CO_2 в атмосфере связаны с фазовым сдвигом в годовом цикле фотосинтез — деструкция континентальной биоты, при отсутствии которого и одинаковом уровне фотосинтеза и деструкции амплитуда сезонного хода C_{CO_2} должна была бы равняться нулю. Мы уже говорили о том, что абсолютная величина амплитуды C_{CO_2} и ее широтная зависимость определяются сезонными изменениями нетто-продуктивности экосистем (*NEP*), т. е. связаны с расположением основных фотосинтезирующих массивов и наличием (или отсутствием) паузы в метаболизме в течение года. Однако изменение первичной продуктивности и обусловленная этим более (или менее) интенсивная деструкция органики в конкретных условиях могут обеспечить изменение сезонной амплитуды концентрации углекислого газа (ΔP_a).

Использование стандартных биологических методов при изучении глобальной продуктивности наземных растений не дает возможности определить наличие ее изменений вследствие антропогенных возмущений биоты и атмосферы. В связи с этим большой интерес могут представлять косвенные методы, применение которых помогло бы решению этой проблемы. Одним из них может быть анализ тренда амплитуд сезонного хода парциального давления CO_2, измеренного на станциях глобального мониторинга в течение ряда лет.

В последние годы неоднократно обсуждался вопрос об изменении абсолютной величины ΔP_a за последние два десятилетия и весь период наблюдений. Данные станции Мауна-Лоа в этом отношении представляют наибольший интерес в связи с тем, что на этой станции имеется наиболее длинный ряд наблюдений за C_{CO_2} (рис. 7.5). В работе Холла и др. [285] по данным о 15 сезонных циклах после исключения среднего тренда, обусловленного общим ростом концентрации CO_2 в атмосфере, каких-либо изменений амплитуды и формы кривой ΔP_a обнаружено не было. Анализ Бакастоу [189], выполненный на основе данных наблюдений на станции Мауна-Лоа за 1959—1980 гг. с привлечением данных судна погоды *P* (50° с. ш.) за 1970—1980 гг., показал, что амплитуда годового хода ΔP_a увеличивается со временем в среднем на 0,5 % в год. Если период 1959—1975 гг. рассматривать отдельно,

то тренда амплитуды не получается, что согласуется со сделанными ранее выводами Холла. Мы провели статистический анализ всех данных, полученных на станции Мауна-Лоа и судне погоды *P* и использованных в работе Бакастоу и Килинга [189]. Было установлено, что среднее квадратическое отклонение совокупности точек, приведенных на рис. 7.6, составляет ±0,22 %

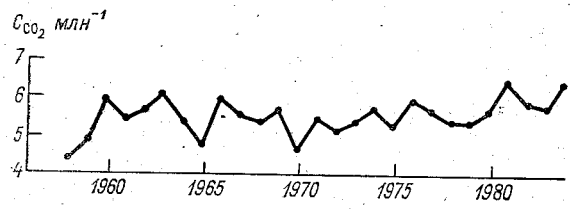


Рис. 7.5. Амплитуда сезонных изменений C_{CO_2} на станции Мауна-Лоа.

в год [30]. Дисперсия тренда ΔP_a такова, что вероятность его положительных значений составляет около 85 %.

Ввиду того что величина тренда ΔP_a находится пока на грани статистической обеспеченности, была сделана попытка оценить

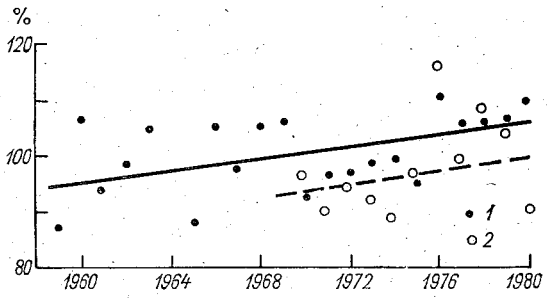


Рис. 7.6. Относительные изменения (%) сезонных амплитуд концентрации CO_2 по данным станции Мауна-Лоа (*1*) и судна погоды *P* (*2*).

возможность изменения ΔP_a по данным об антропогенных изменениях продуктивности растений суши. Фазовый сдвиг между процессами фотосинтеза и деструкции определяется сезонным ходом температур поверхности и приземного слоя воздуха и не зависит от антропогенных воздействий, в то время как продуктивность континентальной биоты может изменяться. При фиксированном фазовом сдвиге изменение годового хода ΔP_a должно быть связано с изменениями продуктивности. Были рассмотрены основные факторы, влияющие на изменения глобальной продуктивности — увеличение интенсивности мирового земледелия, уничтожение и восстановление лесов, а также увеличение интенсив-

ности фотосинтеза, обусловленное ростом концентрации CO_2 в атмосфере.

Мы располагаем сведениями о том, что сельское хозяйство в развитых зернопроизводящих странах за последние десятилетия сильно интенсифицировалось: с 1960 по 1977 г. производство зерна увеличилось на 48 % (от $0{,}8 \cdot 10^{12}$ до $1{,}3 \cdot 10^{12}$ кг/год). По данным о производстве зерна легче получить оценку увеличения продуктивности, поскольку известно, что доля зерна составляет около 25 % зеленой массы (в среднем по зерновым культурам), содержание углерода в зеленой массе составляет примерно 50 % сухой массы, а зерновые культуры — это 60 % всех сельскохозяйственных культур. Как было установлено, с 1960 по 1980 г. продуктивность агрофитоценозов возросла на $1{,}8 \cdot 10^{12}$ кг С/год (от $2{,}4 \cdot 10^{12}$ до $4{,}2 \cdot 10^{12}$ кг С/год, или на 3 % глобальной продуктивности наземных растений), что должно было бы увеличить ΔP_a на 0,16 % в год. Эти расчеты не учитывают эффекта перераспределения биомассы в разных частях растений высокоурожайных сортов (см. главу 3), в связи с чем значение продуктивности может быть преувеличено.

В лесных экосистемах умеренной зоны, где, как было сказано ранее, наблюдается рост лесных площадей и биомассы, также, возможно, с 1950 по 1980 г. имело место увеличение первичной продуктивности на $0{,}68 \cdot 10^{12}$ кг С/год. В тропических же лесах она должна была уменьшиться за это же время на $3{,}5 \cdot 10^{12}$кг С/год вследствие интенсивной вырубки. Суммарное уменьшение продуктивности лесов может быть оценено как $2{,}8 \cdot 10^{12}$ кг С/год, а за последнее 20-летие — как $2 \cdot 10^{12}$ кг С/год, что должно было бы уменьшить ΔP_a на 0,18 % в год. Таким образом, суммарное антропогенное воздействие на наземные экосистемы, очевидно, не должно было повлиять на ΔP_a.

Наличие положительного тренда ΔP_a, вероятность которого, как уже было сказано, составляет около 85 %, может быть связано с реакцией на увеличение концентрации атмосферного углекислого газа. Эффект влияния повышенных концентраций CO_2 на растения окончательно не выяснен, о чем будет сказано далее. Однако результаты эколого-физиологических исследований показывают, что у отдельных видов повышение концентрации CO_2 приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза и листовой поверхности, а в растительных сообществах — к изменению их ареалов, видового состава и повышению первичной нетто-продуктивности [340, 341]. По имеющимся оценкам [118, 387] реакции продуктивности на рост парциального давления CO_2 на 7,5 % (увеличение, отмеченное с 1959 по 1980 г.), максимально возможный прирост глобальной продуктивности может составить 2,5 %. Этот эффект может обеспечить положительный тренд сезонных изменений ΔP_a не более 2 %.

По всей вероятности, тренд ΔP_a, полученный по данным станции Мауна-Лоа и судна погоды *P*, нельзя считать установленным, что обусловлено недостаточной длиной ряда наблюдений и

трудностью определения амплитуды C_{CO_2} при наличии межгодового увеличения ΔP_a. Как уже было сказано, скорость увеличения средних годовых значений C_{CO_2} не является постоянной (см. рис. 7.5), она испытывает значительные флуктуации как от года к году, так и в пределах годового цикла. При определениях сезонных значений ΔP_a неизбежно должны возникать дополнительные погрешности.

По мнению некоторых специалистов, увеличение абсолютных значений амплитуды C_{CO_2} на станции Мауна-Лоа ощутимо только за последние 15 лет (около 0,07 млн$^{-1}$/год), а за весь период наблюдений (начиная с 1958 г.) значимого тренда обнаружено не было [433]. Весьма возможно также, что увеличение амплитуды C_{CO_2} с 1976 г. обусловлено значительным уменьшением этой величины в годы аномально интенсивного ЭНЮК. Исключение при анализе данных, полученных в годы ЭНЮК, приводит к тому, что реальных изменений ΔP_a не наблюдается [324]. Так, на станции Южный полюс с 1957 по 1982 г. зарегистрировано уменьшение годового хода ΔP_a.

Отсутствие значимого тренда ΔP_a и приведенные выше расчеты свидетельствуют о том, что в настоящий момент нет оснований говорить об изменениях глобальной продуктивности наземной фитомассы за последние 30 лет.

Метод изучения глобальной продуктивности по изменению амплитуды C_{CO_2} представляется весьма перспективным. Он основан на изучении взаимосвязи сезонной динамики C_{CO_2} и динамики *NEP* в отдельных растительных сообществах (см. главу 2), а также на установлении соотношений сезонных изменений глобальной фитомассы (ее фотосинтезирующей части) и сезонных изменений C_{CO_2} на станциях глобального мониторинга. Использование на метеорологических спутниках спектральных радиометров НУОА, обладающих высокой разрешающей способностью, дало возможность определить динамику зеленой части фитомассы за 19-месячный период на разных широтах и найти корреляцию запасов фитомассы (точнее так называемого спектрального индекса растений) с месячными изменениями C_{CO_2} на мысе Барроу (50—80° с. ш.), станции Мауна-Лоа (10—30° с. ш.) и глобальных значений индекса со средними глобальными сезонными изменениями C_{CO_2} [465].

7.3. Реакция отдельных растений и растительных сообществ на увеличение концентрации углекислого газа

Исследования зависимости между интенсивностью фотосинтеза и концентрацией двуокиси углерода начали проводиться еще в XIX в. Основное значение наиболее ранних работ состоит в установлении самого факта ограничивающего влияния на фотосинтез CO_2, содержащегося в «нормальном» воздухе, и возможности увеличения интенсивности фотосинтеза за счет увеличения кон-

центрации CO_2. Примерно с 1910 г., с первых работ Блекмана и Смита [142], началось изучение углекислотных кривых фотосинтеза у растений различных видов и систематических групп, которое продолжается до настоящего времени. Уже на первых этапах исследований, главным образом на водных растениях и водорослях, было выяснено, что при низких концентрациях CO_2 повышение интенсивности фотосинтеза происходит пропорционально концентрации, затем наблюдается перегиб кривой, который тем сильнее, чем быстрее происходит насыщение углекислым газом. Такую же закономерность позднее наблюдали у водорослей Остерлинд, Стиман-Нильсен, Розенберг, Уиттингам, Ичимура и Сайдзе и др., у высших водных и наземных растений — Люндегорд, Гувер и др., Синг и Ляль, Штокер и др., Стиман-Нильсен, Тиман и др., у древесных лиственных и хвойных растений — Дэкер и Томас.

Насыщающие концентрации CO_2 являются наиболее существенным показателем зависимости фотосинтеза от CO_2 и различаются в зависимости от систематического положения растения и условий произрастания. Концентрации CO_2, необходимые для насыщения фотосинтеза, варьируют в довольно широком диапазоне. До 1951 г. насыщающие концентрации были установлены для очень немногих растений, и в обзоре Рабиновича [142] среди наиболее важных экспериментальных определений углекислотных кривых насчитывается всего 19 работ, из которых только 7 относятся к высшим растениям. Наиболее хорошо исследованным видом к этому времени была пшеница, для которой при оптимальном освещении получены довольно близкие значения насыщающих концентраций: 1500—1800 млн$^{-1}$. Такое же значение (1800 млн$^{-1}$) было получено Сингом и Лялем для сахарного тростника и льна.

Незначительно отличались от перечисленных также данные Штокера и др. для *Impatiens sultani* и *Plectranthrus fruticosus* (2100 млн.$^{-1}$), тогда как для *Cordeum hydridum* (по их же данным) и *Oxalis acetosella* насыщение фотосинтеза обнаруживается уже при концентрации CO_2 1000 и 900 млн$^{-1}$.

В некоторых случаях даже опыты, проведенные при концентрациях CO_2, лежащих ниже порога насыщения, могут дать представление о его величине.

Гастра [265] исследовал зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации CO_2 у 4 видов культурных растений (сахарной свеклы, репы, шпината и томата) при увеличении концентрации в 5 раз по сравнению с нормальной (1500 млн$^{-1}$) и нашел, что оптимум фотосинтеза достигается при концентрации CO_2 1000 млн$^{-1}$, если температура воздуха составляет 21—24 °С.

Список растений, для которых известны сейчас насыщающие концентрации CO_2, значительно пополнился в 1960 г. благодаря детальному исследованию М. М. Пономаревой [138], которая получала экспериментальные кривые зависимости фотосинтеза от C_{CO_2} для 38 видов, относящихся к самым различным систематическим и экологическим группам. Все исследованные виды были разделены ею на 6 групп в зависимости от насыщающей концен-

трации CO_2 (от 600 до 4500 млн$^{-1}$). Результаты этого исследования показали, что виды, имеющие одинаковые значения насыщения, очень сильно отличаются по систематическому положению и экологическому типу. Так, например, у теневыносливой бегонии и светолюбивого кедра насыщение наблюдалось при концентрации CO_2 1000 млн$^{-1}$, а у теневыносливого самшита и светолюбивого ясеня при 4000 млн$^{-1}$. Интересно отметить, что интенсивность фотосинтеза при насыщающей концентрации CO_2 также сильно варьировала в зависимости от вида (от 0,2 г/(м^2·ч) у самшита до 5,5 г/(м^2·ч) у томата). Было показано также, что насыщающая концентрация не зависит от возраста самого растения, но в большинстве случаев уменьшается по мере роста и дифференциации листа. Из полученных Пономаревой результатов следует довольно интересный для обсуждаемой нами проблемы вывод: при оптимальном освещении даже растения с самой низкой степенью насыщения (примерно 600 млн$^{-1}$) не получают из атмосферного воздуха достаточного для максимального фотосинтеза количества CO_2.

Однако более поздние исследования показали, что у многих пустынных растений с редуцированными листьями, например у саксаула, насыщение фотосинтеза наступает при еще более низкой концентрации CO_2 — 400 млн$^{-1}$, а реальная интенсивность фотосинтеза приближается к потенциальной [142].

За последние годы увеличилось также число экспериментов с древесными растениями, для которых найдена зависимость фотосинтеза от C_{CO_2}. Кох [322] исследовал интенсивность фотосинтеза у 5 видов деревьев при различной освещенности и разных значениях C_{CO_2} — от 300 до 4500 млн$^{-1}$ и установил, что насыщающая концентрация CO_2 у тополя составляла примерно 3000 млн$^{-1}$, у бука и сосны — 2400 млн$^{-1}$, у ели и пихты — 1600 млн$^{-1}$. Характер кривой при этом почти не зависел от интенсивности освещенности.

При малых значениях C_{CO_2} интенсивность фотосинтеза линейно зависит от концентрации CO_2. Эти наблюдения относятся в равной мере к светолюбивым и теневыносливым растениям [142, 403], а также к представителям разных таксономических групп. Так, отмечалась прямо пропорциональная зависимость ассимиляции CO_2 при его концентрациях до 300 млн$^{-1}$ у ели и до 500 млн$^{-1}$ у некоторых представителей семейства злаков (*Glyceria maxima*, *Phalaris arundinaceae*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca sulcata*) [274].

Исследование зависимости фотосинтеза от C_{CO_2} не исчерпывается установлением присущего данному виду значения насыщающей концентрации. Не меньший интерес представляет установление влияния концентрации CO_2 на форму световых кривых фотосинтеза. Известно, что при высоком содержании CO_2 световое насыщение фотосинтеза происходит при более высокой освещенности и уровень насыщения также повышается [142]. Гастра [265], используя концентрации углекислого газа от 170 до 1500 млн$^{-1}$, исследовал световые кривые шпината и наглядно про-

демонстрировал характерную закономерность: чем выше содержание CO_2 в воздухе, тем дольше продолжается линейная зависимость фотосинтеза от освещенности. Другие исследователи наблюдали аналогичный ход световых кривых на примере *Muscanthus sachariflorus* [274], арктических видов Таймыра [74] и пустынных растений [36]. Все растения Кызылкумов при естественном содержании CO_2 сохраняли плато светового насыщения при 30 000—60 000 лк, тогда как при увеличении концентрации углекислого газа многие из них вообще не достигали светового насыщения. У большинства растений юго-восточных Каракумов при повышенной концентрации CO_2 насыщение фотосинтеза также наблюдалось только при высокой освещенности (4,2 Дж/(см^2·мин)), а чаще не наблюдалось совсем даже при полном солнечном освещении [36]. Следовательно, увеличение содержания CO_2 приводит к исчезновению светового плато у растений с потенциально высоким уровнем светолюбия, в то время как у теневыносливых видов оно сохраняется и при насыщающей концентрации.

Рост концентрации CO_2 существенно влияет и на зависимость фотосинтеза от температуры. При естественном содержании CO_2 температурная кривая фотосинтеза определяется сбалансированностью процессов ассимиляции и диссимиляции, искусственный рост концентрации вызывает заметное подавление дыхания, которое, таким образом, перестает значимо воздействовать на интенсивность фотосинтеза. Как показывают экспериментальные данные, в таких случаях максимальная и оптимальная температуры фотосинтеза повышаются. Еще Люндегорд [348] обнаружил, что при повышении концентрации CO_2 в 40 раз по сравнению с естественной оптимальная температура для картофеля повышается на 10 °С (от 20 до 30 °С), а максимальная — на 5 °С (от 40 до 45 °С), аналогичный сдвиг наблюдался и у томатов: от 20 до 35 °С и от 40 до 46 °С. Установлено, кроме того, и значительное увеличение максимальной интенсивности фотосинтеза. По данным Гастра [265], при нормальном содержании CO_2 фотосинтез значительно меньше зависел от температуры. На этом основании было высказано предположение, что при световом насыщении фотосинтез в первую очередь ограничивается диффузией CO_2 к хлоропластам. При насыщении процесса и светом, и углекислым газом интенсивность фотосинтеза определяется скоростью темновых реакций, что и приводит к сильно выраженной температурной зависимости.

В определенных условиях некоторое влияние на фотосинтез могут оказывать также колебания содержания CO_2, наблюдаемые в течение дня.

Как было показано ранее (см. главу 2), под пологом леса количество углекислого газа после полудня достигает минимума в результате активного использования его для фотосинтеза. В свою очередь такое уменьшение содержания CO_2 в воздухе может повлечь за собой уменьшение интенсивности фотосинтеза во второй половине дня. По-видимому, возможно уменьшить измене-

ния фотосинтеза в течение дня путем искусственного увеличения концентрации CO_2 и поддержания ее на постоянном уровне.

Давно известно, что растения, выращенные при повышенном содержании CO_2 в атмосфере, характеризуются большей интенсивностью фотосинтеза, урожайностью и приростом. Примеры такого влияния CO_2 приводит Рабинович [142], согласно которому урожай большинства сельскохозяйственных культур при повышении концентрации CO_2 увеличивается на 50—100 %, а фотосинтез — максимально в 3 раза. Аналогичные данные получены в последние годы для хвойных, выращиваемых в теплицах. Так, было установлено, что интенсивность фотосинтеза сосны увеличивается в зависимости от освещенности на 50—100 %; прирост молодых особей ели европейской при повышении концентрации CO_2 в 3 раза увеличился в 4 раза, а биомасса — в 2 раза [403].

Таким образом, имеются все основания предполагать, что глобальное повышение концентрации атмосферного CO_2 создаст более благоприятные условия для роста и фотосинтеза высших растений в результате реализации их потенциальных фотосинтетических способностей и более эффективного использования солнечной энергии. Имеющиеся данные о повышении под влиянием CO_2 оптимальной и максимальной температур фотосинтеза позволяют считать, что связанное с ростом концентрации CO_2 потепление климата также не должно стать причиной уменьшения фотосинтетической активности.

В последние годы многие из полученных ранее результатов исследований зависимости фотосинтеза от концентрации CO_2 были критически пересмотрены главным образом в связи с тем, что эксперименты в основном были непродолжительны. Это объясняется прежде всего техническими трудностями проведения подобного рода длительных экспериментов при изучении полного цикла роста и развития растений и прежде всего необходимостью использования дорогостоящих фитотронов с контролируемыми условиями освещенности, режима CO_2, влажности [237]. При анализе существующих данных оказалось весьма сложным установить, какова реакция отдельных видов растений и растительных сообществ в целом на длительное воздействие повышенных концентраций CO_2.

В настоящее время некоторые результаты показывают, что C_3- и C_4- растения по-разному реагируют на высокие концентрации CO_2 [307]. Интенсивность фотосинтеза и сухой массы C_4-растений относительно стабильны при изменении C_{CO_2}, однако наблюдаются изменения скорости траспирации. У растений, характеризующихся только C_3-типом метаболизма, установлены изменения интенсивности транспирации, фотосинтеза, сухой массы, анатомического и морфологического строения. У сельскохозяйственных растений в обогащенной углекислым газом атмосфере при оптимальном уровне других факторов пропорционально увеличиваются биомасса корней, стеблей и листьев. При этом рост биомассы корней обусловлен главным образом увеличением их

длины (а у корнеплодов — объема) при очень незначительном повышении плотности тканей, плотность тканей стеблей также увеличивается незначительно, в то время как длина и диаметр существенно возрастают. Для листьев характерно небольшое увеличение как поверхности (за счет увеличения числа клеток мезофилла), так и плотности, что, вероятно, является следствием накопления крахмала [178]. Ингибирование роста растений при низкой влажности почв, засоленности, воздействии загрязняющих веществ менее ощутимо в условиях повышенных концентраций CO_2.

Исследований длительного воздействия повышенных концентраций CO_2 на дикорастущие виды крайне мало [386] и еще меньше информации о реакции целых растительных сообществ [190]. Только в одном регионе — арктической тундре — в настоящее время получены экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что рост C_{CO_2} в атмосфере на несколько процентов увеличивает аккумуляцию углерода в экосистеме [195, 196], однако многие механизмы этого явления, связанные главным образом с реакцией дыхания почвы и растений на повышенные концентрации CO_2, пока еще не выяснены.

Перспектива глобального потепления заставляет с вниманием отнестись к сравнительно небольшой группе C_4-растений, произрастающих в определенных экологических условиях (высокая освещенность, высокая температура, низкая влажность). Эти C_4-растения, как уже отмечалось в главе 1, отличаются от описанных выше видов прежде всего почти полным отсутствием реакции на изменение концентрации CO_2. При высокой температуре (47 °С) и полном солнечном освещении их фотосинтез не лимитируется количеством CO_2 [193], а насыщение CO_2 всегда наблюдается при более низких значениях. Другими характерными для этой группы особенностями метаболизма являются, как уже отмечалось в главе 1, низкий углекислотный компенсационный пункт, почти полное отсутствие фотодыхания, высокая интенсивность фотосинтеза, высокий температурный оптимум (30—47 °С) фотосинтеза и еще более высокий температурный максимум (57 °С). Существование у этих растений двух типов хлоропластов позволяет более эффективно использовать CO_2 и энергию электрон-транспортных процессов.

Тем не менее бытующее и сейчас представление о C_4-пути фиксации CO_2 как о единственном обеспечивающем высокую интенсивность фотосинтеза не совсем верно. Среди растений, характеризующихся превращениями CO_2 только в цикле Кальвина, имеется немало видов с интенсивностью фотосинтеза не меньшей, чем у C_4-растений, и в то же время некоторые C_4-виды характеризуются слабым фотосинтезом и низкой скоростью роста [228].

Тот факт, что C_4-механизм фотосинтеза встречается у эволюционно далеких видов, существующих в сходных экологических условиях, и может отсутствовать у одного из родственных видов, различающихся по своему географическому происхождению,

фотоавтотрофов, а при ее понижении эти условия ухудшаются и интенсивность фотосинтеза уменьшается. Представляется весьма вероятным, что наиболее значительные колебания концентрации углекислого газа в атмосфере оказывали заметное влияние на эволюцию растений и особенно фотосинтетического аппарата. Можно предположить, что первые представители C_4-растений появились в результате наиболее значительного понижения C_{CO_2} примерно в середине третичного периода.

Палеоботанические данные свидетельствуют о существовании C_4-растений в плиоцене. Однако хорошо известно, что ископаемые остатки растений для животных, как правило, обнаруживаются в отложениях более поздних периодов по сравнению со временем их возникновения. Это объясняется неизбежной неполнотой палеонтологической летописи, особенно для ранних стадий существования новых групп. Таким образом, поскольку наиболее резкое понижение концентрации CO_2 в третичное время произошло в олигоцене, можно предположить, что первые C_4-растения возникли также в этом отделе третичного периода. Если в дальнейших палеоботанических исследованиях будут найдены более древние представители C_4-растений, наше предположение найдет подтверждение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование глобального цикла органического углерода приобрели сейчас большое значение в связи с необходимостью прогноза изменений C_{CO_2} в атмосфере. Учитывая, что наименее изученными являются биотические составляющие углеродного цикла, возникла необходимость в более достоверном определении поступления и стока $C_{орг}$ в атмосферу и другие резервуары. Обработка обширного эмпирического материала дала возможность уточнить современные значения биотических составляющих, рассчитать их изменения и объяснить основные закономерности круговорота углерода за последнее столетие.

Цикличность превращений $C_{орг}$ связана прежде всего с фотоавтотрофным поглощением углекислого газа растениями и микроорганизмами, в результате которого из атмосферы ежегодно извлекается около 8 % содержащегося в ней углерода (примерно $60 \cdot 10^{12}$ кг/год). Это самый большой поток углерода, поступающего из атмосферы в биоту. Примерно такое же количество углерода возвращается обратно в процессе деструкции органического вещества. Лишь незначительная часть органики не окисляется полностью и, метаморфизируясь, захоранивается в литосфере. Время пребывания углерода в отдельных резервуарах биосферы неодинаково. Так, в наземной фитомассе оно составляет в среднем 9 лет, в верхнем слое почвы (подстилке) — 2 года (от 0,3 до 25 лет). В основном же почвенный резервуар углерода малоподвижен и скорость круговорота углерода в нем превышает 1000 лет.

В наземной фитомассе и почвах содержится значительное количество углерода биосферы (если не сравнивать его с запасами недоокисленного органического углерода в осадочных породах) — около $2600 \cdot 10^{12}$ кг. Изменения в этих резервуарах, обусловленные антропогенными воздействиями, вероятно, могли бы повлиять на содержание CO_2 в атмосфере.

Данные инвентаризации мирового лесного фонда дают возможность проследить за изменениями лесных площадей и запасов древесины на протяжении последних 120 лет и тем самым получить представление об изменениях во всем резервуаре наземной биоты, так как в лесах сосредоточено более 85 % глобальной фитомассы. Установлено, что за последние 30 лет в лесах умеренной и бореальной зон биомасса увеличилась, на основании чего можно

рассчитать скорость аккумуляции углерода в биоте (10^{12} кг/год). Ранее, в периоды интенсивной эксплуатации, эти леса представляли собой нетто-источник углерода, и за 90 лет — с 1860 по 1950 г.— в атмосферу должно было поступить не менее (40... 60) $\times$ $\times 10^{12}$ кг С.

До 1950 г. воздействие человека на тропические леса было незначительным, а в последнее 30-летие вследствие ежегодной деструкции 10—16 млн. га площадей тропических лесов нетто-поток углерода из биоты составил около $45 \cdot 10^{12}$ кг ($31 \cdot 10^{12}$ кг С за счет окисления вырубленной биомассы и $13{,}5 \cdot 10^{12}$ кг С при окислении почвенной органики в процессах трансформации лесных площадей в сельскохозяйственные).

Совершенно очевидно, что вырубка тропических лесов будет продолжаться, и весьма вероятно, что в ближайшем будущем можно ожидать во многих районах полного исчезновения первичных лесов, которые будут заменены сельскохозяйственными угодьями, лесными пастбищами, вторичными лесами и саваннами. Предполагается, что в перспективе увеличение пахотного мирового фонда до $2{,}5 \cdot 10^9$ га (16,6 % площади суши) может быть осуществлено за счет территорий, занятых тропическими лесами и саваннами, и эти земли будут составлять основную часть пахотного фонда мира (примерно 40 %). Некоторое увеличение даст также таежно-лесная зона. В связи с этим лесные площади должны уменьшиться к концу XX в. на $6 \cdot 10^8$ га, причем наибольшие потери приходятся на тропическую зону ($4.2 \cdot 10^8$ га), а также на бореальную и таежную ($1{,}8 \cdot 10^8$ га) [147]. Прогнозы уменьшения лесных площадей Б. Г. Розанова [147], основанные на расчетах расширения пахотных земель, достаточно хорошо согласуются с прогнозами специалистов лесного хозяйства, которые базируются на изменениях лесного фонда, обусловленных ростом потребностей в древесине. Как уже было сказано выше, к концу века должно ежегодно вырубаться $30 \cdot 10^6$ га лесных площадей. По данным ФАО, к 2000 г. предполагается несколько уменьшить темп сведения лесов в тропической зоне по сравнению с последним 10-летием. Тем не менее площадь сплошных и выборочных рубок за год составит $15{,}7 \cdot 10^6$ га (0,8 % площади тропических лесов). К 2000 г. будет вырублено $150 \cdot 10^6$ га сомкнутых и $76 \cdot 10^6$ га разреженных лесов. Восстановление и облесение площадей индустриальными и неиндустриальными методами идет значительно медленнее (с интенсивностью примерно $1{,}1 \cdot 10^6$ га/год), т. е. вновь облесенные площади составляют только одну десятую часть вырубленных. Тропические экосистемы, по-видимому, будут оставаться источником углерода для атмосферы.

В последние годы появились некоторые основания для более оптимистической оценки будущего тропических лесов. Многие исследования [216, 217, 345, 347, 460] показывают, что далеко не все вырубки превращаются в безлесные пространства. Во влажных зонах достаточно быстро идет естественное возобновление и появившиеся на месте вырубленных вторичные леса являются

стоком углерода для атмосферы. Кроме того, в рамках программы МАБ планируется регулируемая эксплуатация влажных тропических лесов при соблюдении принципа возобновляемости ресурсов [355].

Однако у лесоводов есть и основания для некоторого пессимизма, что обусловлено изменением характера хозяйственной деятельности на вырубленных территориях. Расширение пахотных земель за счет лесов приведет к уменьшению скорости накопления CO_2 в биосфере. Кроме того, воздействия на растения атмосферных и почвенных загрязняющих веществ может, по-видимому, способствовать превращению лесов умеренной зоны из нетто-стока в нетто-источник углерода и усилит эффект увеличения концентрации CO_2 в атмосфере за счет сжигания ископаемого топлива. По оптимальным прогнозам [344], биогенное поступление углерода в атмосферу будет меньше антропогенного (за счет сжигания ископаемого топлива), прогнозируемого на конец XX в. $(6...15) \cdot 10^{12}$ кг С/год) [27, 422, 424].

По-видимому, до тех пор пока не исчерпаются запасы ископаемого топлива, рост концентрации углекислого газа будет зависеть главным образом от темпа использования этого топлива. Нарушение деятельности биоты может создать лишь дополнительный эффект увеличения содержания углекислого газа в атмосфере.

Суммарное поступление углерода с 1860 по 1983 г., обусловленное антропогенным воздействием на наземную биоту, оценивается в $(60...90) \cdot 10^{12}$ кг С, что составляет 30—45 % потока углерода, связанного со сжиганием ископаемого топлива за это же время. За последние 20—30 лет доля биогенного потока не превышает 15 % промышленного и 12 % суммарного антропогенного поступления.

Сходные результаты получены и другими независимыми методами, поэтому имеются все основания полагать, что и в дальнейшем вклад биоты в общее увеличение концентрации атмосферного углекислого газа будет значительно меньше, чем вклад промышленных выбросов. Это дает возможность утверждать, что влияние биоты на баланс атмосферного CO_2, еще в недавнем прошлом весьма существенное, в последнее десятилетие стало довольно ограниченным.

Выяснение вопроса о современном состоянии баланса $C_{орг}$ позволяет значительно повысить достоверность прогнозов изменения содержания углекислого газа в атмосфере и изменений климата. Наряду с этим решение этой проблемы необходимо для изучения глобального углеродного цикла и исследования глобальных экологических процессов, определяющих современное состояние биосферы.

Рассматриваемый в ряде глав этой монографии вопрос о взаимодействии растительного покрова с атмосферным CO_2 имеет большое значение для понимания закономерностей эволюции автотрофных растений. Изучение этой проблемы начато сравнительно

недавно, поскольку только в последние годы появились достоверные данные об изменении содержания CO_2 в геологическом прошлом. Тем не менее уже сейчас можно обнаружить тесную связь между эволюцией растений и изменениями химического состава атмосферы. Рассмотрение этого вопроса (хотя и довольно краткое), проведенное в последней главе, возможно, будет способствовать более углубленному изучению этой важной проблемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова Л. Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации.— Л.: Наука, 1980.— 288 с.
2. Алексеев В. А., Кобак К. И. Поглощение и использование фотосинтетически активной радиации на прирост древесины сосновых древостоев.— В сб.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса.— Л., 1965, с. 18—19.
3. Арнон Д. Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза.— В кн.: Труды V Международного биохимического конгресса. М., 1962, с. 208—239.
4. Аткин А. С. Особенности накопления и химизм лесной подстилки в сосняках Казахского мелкосопочника.— В кн.: Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1983, с. 9—10.
5. Ахтырцев Б. Н., Соловиченко В. Д. Изменение запаса гумуса в лесостепных и степных почвах под влиянием интенсивного земледельческого использования и водной эрозии.— Почвоведение, 1984, № 3, с. 84—90.
6. Бабьева Е. Н. Микромицеты в подстилке субтропического леса.— В кн.: Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1983, с. 14—15.
7. Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв.— М.: МГУ, 1983.— 248 с.
8. Базилевич Н. И. Продуктивность, биогеохимия современной биосферы и функциональные модели экосистем.— Почвоведение, 1979, № 2, с. 5—21.
9. Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Картосхемы продуктивности и биологического круговорота главнейших типов растительности суши Земли.— Изв. ВГО, 1967, т. 99, № 3.
10. Базилевич Н. И., Родин Л. Е., Розов Н. Н. Географические аспекты изучения биологической продуктивности.— В кн.: Материалы V съезда Географического общества СССР. Л., 1970.— 28 с.
11. Базилевич Н. И., Вилкова Л. П., Тарко А. М. Модель биосферных процессов с учетом пространственного распределения экосистем суши.— В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. V, 1982, с. 181—199.
12. Баринов Г. В. Кинетический подход к исследованию первичного продукционного процесса в океане.— Изв. АН СССР, 1979, № 1, сер. биол., с. 113—117.
13. Баславская С. С. Фотосинтез.— М.: МГУ, 1974.— 352 с.
14. Богоров В. Г. Планктон Мирового океана.— М.: Наука, 1974.— 320 с.
15. Болотина Н. И. Запасы гумуса и азота в основных типах почв СССР.— Почвоведение, 1947, № 5, с. 277—286.
16. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов.— М.: Наука, 1978.
17. Бруевич С. В. Проблемы химии моря.— М.: Наука, 1978.— 336 с.
18. Будыко М. И. Тепловой баланс земной поверхности.— Л.: Гидрометеоиздат, 1956.
19. Будыко М. И. Климат и жизнь.— Л.: Гидрометеоиздат, 1971.— 470 с.
20. Будыко М. И. Эволюция биосферы.— Л.: Гидрометеоиздат, 1984.— 487 с.
21. Будыко М. И., Гандин Л. С. К теории фотосинтеза в слое растительного покрова.— ДАН СССР, 1965, т. 164 (2).

22. Будыко М. И., Ефимова Н. А. Использование солнечной энергии природным растительным покровом на территории СССР.— Ботанический журнал, 1968, т. 53, № 10, с. 1384—1389.
23. Будыко М. И., Ронов А. Б., Яншин А. Л. История атмосферы.— Л.: Гидрометеоиздат, 1985.— 207 с.
24. Букштынов А. Д. Лесные ресурсы СССР и мира.— М., 1959.— 62 с.
25. Букштынов А. Д., Грошев Б. И., Крылов Г. В. Леса.— М.: Мысль, 1981.— 316 с.
26. Бьёркман О. Действие различных концентраций кислорода на рост в связи с фотосинтезом и фотодыханием.— В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.: Наука, 1972, с. 369— 373.
27. Бютнер Э. К. Планетарный газообмен.— Л.: Гидрометеоиздат, 1986.— 232 с.
28. Бютнер Э. К., Захарова О. К. Моделирование углеродного цикла с использованием метода дробных производных.— Метеорология и гидрология, 1983, № 4, с. 14—20.
29. Бютнер Э. К. и др. Влияние изменений биомассы на углеродный цикл.— Метеорология и гидрология, 1984, № 3, с. 56—63.
30. Бютнер Э. К., Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю., Коваль Л. А. Анализ тренда амплитуд годового хода содержания углекислого газа в атмосфере.— Метеорология и гидрология, 1985, № 2, с. 45—49.
31. Вагер Б. Г., Турчинович И. Е. Оценка биогенного поступления углекислого газа в атмосферу с середины XIX в., полученная с использованием модели углеродного цикла для изотопов ^{12}C и ^{13}C.— В кн.: Материалы II Всесоюзного совещания по геохимии углерода. М., 1986, с. 176—178.
32. Варшал Г. М. и др. О константах диссоциации фульвокислот природных вод: эксперимент и расчеты с помощью ЭВМ.— В кн.: Материалы II Всесоюзного совещания по геохимии углерода.— М., 1986, с. 388—389.
33. Василева Е. И., Лапенис А. Г. Зональное распределение первичной продукции морской биоты в Мировом океане.— Вестн. ЛГУ, 1987.
34. Виноградов А. П. Введение в геохимию океана.— М.: Наука, 1967.— 213 с.
35. Влияние увеличения количества углекислого газа в атмосфере на климат.— В кн.: Материалы советско-американского совещания. Л.: Гидрометеоиздат, 1982.— 155 с.
36. Вознесенский В. Л., Зеленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений.— М.—Л.: Наука, 1965.— 305 с.
37. Вомперский С. Э. Биологические основы эффективности лесоосушения.— М.: Наука, 1968.
38. Вомперский С. Э., Сабо Е. Д., Фомин А. С. Лесоосушительная мелиорация.— М.: Лесная промышленность, 1975.— 296 с.
39. Воробьев Г. И. Эффективность лесного хозяйства СССР.— М.: Лесная промышленность, 1982.
40. Воробьев Г. И. и др. Мировые проблемы лесного хозяйства.— М.: Лесная промышленность, 1976.
41. Галимов Э. М. Геохимия стабильных изотопов углерода.— М.: Недра, 1968.
42. Галимов Э. М. К вопросу о вкладе техногенной CO_2 в баланс углекислоты атмосферы (Изучение $^{13}C/^{12}C$ в годичных кольцах деревьев).— ДАН СССР, 1975, т. 225, № 1, с. 190—191.
43. Галимов Э. М. Природа биологического фракционирования изотопов.— М.: Наука, 1981.— 247 с.
44. Гамалей Ю. В. Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы.— Ботанический журнал, 1985, т. 70, № 10, с. 1302—1314.
45. Гаррелс Р. М. Круговорот углерода, кислорода, серы в течение геологического времени.— М.: Наука, 1975.— 48 с.
46. Геннадиев А. Н. Метод хронорядов в почвоведении.— В кн.: Современные методы исследования почв.— М.: МГУ, 1983, с. 103—104.
47. Герасимов И. П. Абсолютный и относительный возраст почв.— Почвоведение, 1969, № 5, с. 27—32.

48. Герасимов И. П., Глазовская М. А. Основы почвоведения и географии почв.— М.: Наука, 1960.
49. Герасимов И. П., Чичагова О. А. Некоторые вопросы радиоуглеродного датирования почвенного гумуса.— Почвоведение, 1971, № 10, с. 3—11.
50. Гершанович Д. Е., Муромцев А. М. Океанологические основы биологической продуктивности Мирового океана.— Л.: Гидрометеоиздат, 1982.— 318 с.
51. Гильманов Т. Г., Базилевич Н. И. Количественная оценка источников гумусообразования русского чернозема.— Вестник МГУ, сер. почвоведение, 1983, № 1, с. 9—16.
52. Гиршович Ю. Е. Методика исследования углекислотного газообмена растительных сообществ.— Труды ГГО, 1968, вып. 229, с. 63—68.
53. Гиршович Ю. Е., Кобак К. И. Исследование фотосинтетической деятельности агрофитоценоза.— Труды ГГО, 1968, вып. 229, с. 48—62.
54. Голлербах М. М. Внешние условия жизни водорослей.— В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977, т. 3, с. 43—44.
55. Гончар-Зайкин П. П., Журавлев О. С. Упрощенная модель динамики содержания гумуса в почве.— В кн.: Теоретические методы программирования урожаев. Л.: АФИ, 1979, с. 156—165.
56. Горнунг М. Б. Постоянновлажные тропики.— М.: Мысль, 1984.— 238 с.
57. Горшков С. П. Проблема CO_2 и антропогенная убыль органического вещества биосферы.— В кн.: Физические основы изменений современного климата. Т. 2. М.: МГУ, 1981, с. 215—225.
58. Горшков С. П., Сущевский А. Г., Шендерук Г. Н. Круговорот органического вещества.— В кн.: Круговорот вещества в природе и его изменение под влиянием хозяйственной деятельности человека. М., 1980, с. 153—181.
59. Готтшалк Г. Метаболизм бактерий.— М., 1982.
60. Григорьев А. А., Будыко М. И. О периодическом законе географической зональности.— ДАН СССР, 1956, т. 110, № 1.
61. Гринченко А. М., Чесняк О. А., Чесняк Я. Г. Влияние сельскохозяйственных культур на изменение физико-химических свойств мощного чернозема.— Труды Харьковского СХИ, 1966, с. 49.
62. Гринченко А. М., Муха В. Д., Чесняк Г. Я. Трансформация гумуса при сельскохозяйственном использовании почв.— Вестник сельскохозяйственной науки, 1979, № 1, с. 36—40.
63. Гришина Л. А. Роль подстилки как генетического горизонта почв.— В кн.: Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М.: Наука, 1983, с. 48—49.
64. Гришина Л. А. Гумусообразование и гумусное состояние почв.— Изд-во МГУ, 1986.— 241 с.
65. Гусев М. В., Гохлернер Г. Б. Свободный кислород и эволюция клетки.— М.: Наука, 1980.— 315 с.
66. Даважамц Ц. К изучению массы корней пустынно-степных и пустынных экосистем.— В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем.— В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР.— Л.: Наука, 1974, с. 76—80.
67. Добродеев О. П., Суетова И. А. Живое вещество Земли.— В кн.: Проблемы общей физической географии и палеогеографии. М.: МГУ, 1976, с. 26—58.
68. Дылис Н. В. Лесная подстилка в биогеоценотическом освещении.— В кн.: Роль подстилки в лесных биогеоценозах.— М.: Наука, 1983, с. 60—62.
69. Дювиньо П., Танг К. Биосфера и место в ней человека.— М.: Прогресс, 1968.— 254 с.
70. Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова.— Л.: Гидрометеоиздат, 1976.— 216 с.
71. Ефимова Н. А. Карты продуктивности природных растительных покровов континентов.— Ботанический журнал, 1976, т. 61, № 12, с. 1641—1656.
72. Завельский Ф. С. Радиоуглеродное датирование и теоретические модели кругооборота углерода в почвах.— Изв. АН СССР, сер. геогр., 1975, № 1, с. 27—34.

73. Заленский О. В. Эволюция путей фотосинтетической фиксации углекислоты.— В кн.: Проблемы эволюционной физиологии растений. Л., 1974, с. 59—61.
74. Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема его взаимоотношения с дыханием.— Автореф. дисс. докт. биол. наук. Л.: БИН АН СССР, 1982.— 48 с.
75. Звягинцев Д. Г. Некоторые концепции строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов.— Вестник МГУ, сер. почвоведение, 1978, вып. 4.
76. Зубенок Л. И. Климатические факторы и продуктивность растительного покрова.— Труды ГГО, 1971, вып. 287, с. 90—95.
77. Игнатенко И. В. Почвы восточно-европейской тундры и лесотундры.— М., 1979.— 279 с.
78. Карпачевский Л. О. Лес и лесные почвы.— М.: Лесная промышленность, 1981.— 264 с.
79. Карпачевский Л. О. Подстилка — особый биогоризонт лесного биогеоценоза.— В кн.: Роль подстилки в лесных биогеоценозах.— М.: Наука, 1983, с. 88—89.
80. Ковда В. А. Основы учения о почвах.— М.: Наука, 1973.— 447 с.
81. Ковда В. А., Якушевская И. В. Биомасса и гумусовая оболочка суши.— В кн.: Биосфера и ее ресурсы. М., 1971, с. 132—141.
82. Кобак К. И. Некоторые вопросы снабжения углекислотой лесных биогеоценозов.— В сб.: Проблемы экологии и физиологии лесных растений. Л.: ЛТА, 1964, вып. 2, с. 61—98.
83. Кобак К. И. Режим углекислоты как характеристика лесных биогеоценозов.— В сб.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. Л., Изд. АН СССР, 1965, с. 22—23.
84. Кобак К. И. Углекислота воздуха как характеристика атмосферы лесного биогеоценоза. В сб.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967, с. 180—199.
85. Кобак К. И. Углекислотный обмен в посевах сельскохозяйственных культур.— Труды ГГО, вып. 233, 1968, с. 139—145.
86. Кобак К. И. Исследование потоков углекислоты как показателей продуктивности растительного сообщества.— Труды ГГО, 1970, вып. 263, с. 115—118.
87. Кобак К. И. Активность CO_2 приземного слоя атмосферы зоны пустынных степей Монголии.— В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л.: Наука, 1974, с. 41—46.
88. Кобак К. И. Углекислота в биосфере.— Л.: ЛТА, 1977.— 46 с.
89. Кобак К. И., Алексеев В. А. Световой и углекислотный режим под пологом сосновых древостоев как условие произрастания подроста.— В сб.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. Л., Изд. АН СССР, 1965, с. 23—24.
90. Кобак К. И., Купченко Г. С. Фотосинтетическая продуктивность, коэффициент использования фотосинтетически активной радиации и углекислотный обмен в посевах.— В сб.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л.: Наука, 1971, с. 44—50.
91. Кобак К. И., Яценко-Хмелевский А. А., Кондрашева Н. Ю. Баланс углекислого газа в высоко- и малопродуктивных растительных сообществах.— В кн.: Проблемы атмосферного углекислого газа. Труды советско-американского симпозиума. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, с. 252—264.
92. Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю., Ширяева Г. А., Гутман Т. С. Современные оценки роли лесов в углеродном цикле.— Труды ГГИ, 1985, вып. 339, с. 3—37.
93. Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю. Антропогенные воздействия на лесные экосистемы и роль этих воздействий в глобальном углеродном цикле.— Ботанический журнал, 1985, т. 70, № 3, с. 305—313.
94. Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю. Распределение органического углерода в почвах земного шара.— Труды ГГИ, 1986, вып. 320, с. 61—76.
95. Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю. Антропогенные воздействия на почвенный резервуар углерода и на углеродный цикл.— Метеорология и гидрология, 1987, № 5, с. 39—46.

96. Кобак К. И., Турчинович И. Е., Кондрашева Н. Ю. Определение потока углерода в атмосферу при антропогенных изменениях резервуара наземной биоты.— Экология, 1987, № 2, с. 3—13.
97. Кобленц-Мишке О. И., Сорокин Ю. И. Первичная продукция океана.— Океанология, 1962, т. 2, вып. 3, с. 506—510.
98. Кобленц-Мишке О. И., Волковинский В. В., Кабанова Ю. Г. Первичная продукция планктона Мирового океана.— В сб.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. М.: Наука, 1970.
99. Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. Ориентировочное сопоставление первичной продукции и количества фитопланктона на поверхности океана.— Океанология, 1973, т. 13, вып. 1.
100. Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. Продукция морских сообществ.— В кн.: Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977, с. 183—209.
101. Козырева М. Г., Рубилин Е. В. Об абсолютном возрасте некоторых современных почв.— Вестник ЛГУ, сер. геологии и геогр., 1980, № 6, с. 65—72.
102. Кононова М. М. Органическое вещество почвы. М.: Наука, 1963.— 314 с.
103. Кононова М. М. Формирование гумуса в почве и его разложение.— Успехи микробиологии, 1976, № 11, с. 134—151.
104. Кононова М. М. Органическое вещество и плодородие почвы.— Почвоведение, 1984, № 8, с. 6—20.
105. Кононова М. М., Александрова И. В. Процессы гумусообразования как звено круговорота углерода в почве.— В кн.: Труды X Международного конгресса почвоведов. Т. 2. М.: Наука, 1974, с. 81—90.
106. Круговорот вещества в природе и его изменение под влиянием хозяйственной деятельности человека. М.: МГУ, 1980.— 282 с.
107. Куракова Л. И. Беседы о природе, обществе и человеке.— М.: Знание, 1975.
108. Куракова Л. И., Рябчиков А. М. Тропические леса: состояние и проблемы. Вестник МГУ, сер. геогр., 1981, № 1, с. 46—52.
109. Крупаткина Д. К., Берлан Б., Маэстрини С. Лидер первичной продукции — океан, а не суша.— Природа, 1985, № 4, с. 56—62.
110. Лайск А. Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений.— М.: Наука, 1977.— 193 с.
111. Левин Ф. И. Вопросы окультуривания, деградации и повышения плодородия пахотных почв.— М.: МГУ, 1983.— 93 с.
112. Лысак Г. Н. Экология сельского хозяйства и эрозия почв.— В сб.: Экология и земледелие. М.: Наука, 1980, с. 106—113.
113. Лесное хозяйство СССР.— М.: Лесная промышленность. 1977, 368 с.
114. Магомедов И. М. Фотосинтез и метаболизм углерода у растений с циклом дикарбоновых кислот.— Ботанический журнал, 1974, т. 59, № 1, с. 123—137.
115. Магомедов И. М., Маслов Ю. И. Эволюция метаболизма углерода при фотосинтезе.— В кн.: Эволюция функций в растительном мире. Л.: ЛГУ, 1985, с. 63—81.
116. Макаров Б. Н. Дыхание почвы и состав почвенного воздуха на осушенных торфяно-болотных почвах.— Почвоведение, 1960, № 2, с. 56—62.
117. Маслов Ю. И. Эволюция фотосинтетического энергообмена растений.— В кн.: Эволюция функций в растительном мире. Л.: ЛГУ, 1985, с. 45—63.
118. Менжулин Г. В., Савватеев С. П. Влияние современных изменений климата на урожайность сельскохозяйственных культур.— В кн.: Проблемы атмосферного углекислого газа. Л.: Гидрометеоиздат, 1980, с. 186—197.
119. Мина В. Н. Биологическая активность лесных почв и ее зависимость от физико-географических условий и состава насаждений.— Почвоведение, 1957, № 10, с. 73—79.
120. Мина В. Н. Интенсивность образования углекислоты и ее распределение в почвенном воздухе в выщелоченных черноземах в зависимости от состава лесной растительности.— Труды Лаб. лесоведения, 1960, № 1, с. 127—144.

121. Мишустин Е. Н. Микроорганизмы и продуктивность земледелия.— М., 1972.
122. Мишустин Е. Н. Ассоциация почвенных микроорганизмов.— М., 1975.
123. Мишустин Е. Н., Емцев В. Т. Микробиология.— М., 1978.
124. Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана.— М.: Пищепромиздат, 1969.— 340 с.
125. Моисеев П. А. Основные тенденции использования и воспроизводства лесных ресурсов в зарубежных странах.— М., 1971.— 60 с.
126. Моисеев Н. Н., Александров В. В., Тарко А. М. Человек и биосфера.— М.: Наука, 1985.— 269 с.
127. Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза.— М.: Наука, 1981, 276 с.
128. Народонаселение стран мира. Справочник.— М.: Финансы и статистика, 1984, 446 с.
129. Насыров Ю. С. Генетическая регуляция формирования и активности фотосинтетического аппарата.— В кн.: Физиология фотосинтеза, М.: Наука, 1982, с. 146—164.
130. Некрасова В. Д., Гукасян А. Б. Биологическая активность лесных почв Тувы.— Новосибирск: Наука, 1978.
131. Низова А. А. К вопросу о биологической активности почв.— Почвоведение, 1960, № 10, с. 96—101.
132. Никитин Н. И. Химия древесины и целлюлозы.— М.—Л.: Изд. АН СССР, 1962.— 490 с.
133. Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле.— М.: Изд. АН СССР, 1957.— 458 с.
134. Орлов Д. С. Кинетическая теория гумификации и схема вероятного строения гуминовых кислот.— Научн. доклады высшей школы, биол. науки, 1977, № 9, с. 5—16.
135. Орлов Д. С., Лозановская И. Н., Попов П. Д. Органическое вещество почв и органические удобрения.— М.: МГУ, 1985.— 98 с.
136. Петров Ю. Е. Происхождение, родственные связи и эволюция водорослей.— В кн.: Жизнь растений. Т. 3. М.: Просвещение, 1977, с. 351—354.
137. Полевой В. В. Живое состояние клетки.— В кн.: Эволюция функций в растительном мире. Л.: ЛГУ, 1985, с. 36—45.
138. Пономарева М. М. Влияние концентрации CO_2 на интенсивность фотосинтеза.— Труды БИН АН СССР, 1960, т. 4, вып. 14, с. 54—72.
139. Пономарева В. В., Плотникова Т. А. Гумус и почвообразование.— Л.: Наука, 1980.— 221 с.
140. Попов Н. И., Федоров К. Н., Орлов В. М. Морская вода. Справочник/Под ред. А. С. Монина.— М.: Наука, 1979.— 327 с.
141. Пьявченко Н. И. Лесное болотоведение.— М.: Изд. АН СССР, 1963.— 192 с.
142. Рабинович Е. Фотосинтез. Т. 2.— М.: Изд-во иностр. лит., 1953.— 652 с.
143. Растительный мир Земли/Под ред. Ф. Фукарека. Т. 2.— М.: Мир, 1982.— 319 с.
144. Редько Г. И. К истории лесного хозяйства России.— Л.: Изд. ЛТА, 1981.— 84 с.
145. Ресурсы биосферы. Итоги советских исследований по Международной биологической программе.— Л.: Наука, 1975.
146. Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара.— М.—Л.: Наука, 1965.— 254 с.
147. Розанов Б. Г. Почвенный покров земного шара.— М.: МГУ, 1977.
148. Розов Н. Н., Строганова М. Н. Почвенный покров мира.— М.: МГУ, 1979.— 287 с.
149. Романкевич Е. А. Геохимия органического вещества в океане.— М.: Наука, 1977.— 256 с.
150. Рубилин Е. В., Козырева М. Г. О возрасте каштановых почв Европейской части СССР.— Почвоведение, 1980, № 1, с. 5—13.
151. Рябчиков А. М. Гидротермические условия и продуктивность фито-

массы в основных ландшафтных зонах.— Вестник МГУ, сер. география, 1968, № 5, с. 41—48.
152. Семененко В. Е. Способы питания водорослей и других хлорофиллоносных растений.— В кн.: Жизнь растений. Т. 3. М.: Просвещение, 1977, с. 10—15.
153. Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре.— Л.: Наука, 1974.— 111 с.
154. Скопинцев Б. А. Некоторые соображения о распределении и состоянии органического вещества в водах океана.— Океанология, 1966, т. 6, № 3, с. 441—449.
155. Скопинцев Б. А. Органическое вещество в воде океанов.— В кн.: Успехи советской океанологии. М.: Наука, 1979, с. 64—86.
156. Смирнов В. Н. К вопросу о биологической активности почв под лесами южной части таежной зоны.— Труды Ин-та леса АН СССР, 1954, № 23, с. 267—276.
157. Смирнов В. Н. К вопросу о взаимосвязи между продукцией почвенной углекислоты и производительностью лесных почв.— Почвоведение, 1955, № 6, с. 21—31.
158. Смирнов В. Н., Иванова Е. И., Голов В. Н. Суточная и сезонная динамика выделения в атмосферу почвенной углекислоты в хвойно-широколиственном и широколиственном насаждениях южной полосы лесной зоны.— Биол. науки, 1964, № 1, с. 194—198.
159. Сорокин Ю. И. Численность и продукция бактерий в толще воды центральной части Тихого океана.— Океанология, 1971, т. 11, вып. 1.
160. Сорокин Ю. И. Биогеохимическая деятельность и трофическая роль бактерий в морских водоемах.— Журнал общ. биол., 1973, т. 34, № 3.
161. Справочник по учету лесного фонда СССР (на 1 января 1956 г.).— М., 1957.— 47 с.
162. Сцепина Т. А. Выделение углекислоты с поверхности тундровых почв.— В кн.: Генетические особенности и плодородие таежных и тундровых почв. Сыктывкар, с. 34—41.
163. Тахтаджян А. Л. Систематический обзор высших растений.— В кн.: Жизнь растений, М., Просвещение, 1978, т. 4, с. 34—35.
164. Турчинович И. Е., Вагер Б. Г. Модель распределения изотопов углерода ^{12}C и ^{13}C между атмосферой и океаном.— Метеорология и гидрология, 1985, № 8, с. 60—68.
165. Тюрин И. В. Органическое вещество почвы и его роль в плодородии.— М., 1965.— 320 с.
166. Френч Н., Рышковский Л., Злотин Р. И., Титлянова А. А. Сравнение структуры органического вещества в различных экосистемах.— Изв. СО АН СССР, сер. биол., 1979, вып. 2 (10), с. 8—21.
167. Фридланд В. М. Почвы и коры выветривания влажных тропиков.— М., 1964.— 312 с.
168. Хетч М. Д. Варианты фотосинтетического метаболизма углерода и их физиологические преимущества.— В кн.: Физиология и биохимия культурных растений, 1976, вып. 5. М.: Наука, с. 473—482.
169. Хэдли М., Ланли Ж.-П. Экосистемы тропического леса; общие черты и различия.— Природа и ресурсы, ЮНЕСКО, 1983, т. 19, № 1, с. 2—19.
170. Цвелев Н. Н. Порядок злаки.— В кн.: Жизнь растений, М.: Просвещение, 1982, т. 6, с. 341—377.
171. Цветков М. А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год.— М.: АН СССР, 1957.— 212 с.
172. Цуркан В. Л., Серженту Е. П. Воспроизводство органического вещества интенсивно используемых черноземов.— В кн.: Воспроизводство плодородия малопродуктивных почв.— Кишинев, 1983, с. 42—57.
173. Чертов О. Г. Экотопы дождевого тропического леса (на примере Вьетнама).— Л.: Наука, 1985.— 63 с.
174. Чиркова Т. В., Валиханова Г. Ж. Дыхательные системы растений и их эволюция.— В кн.: Эволюция функций в растительном мире. Л.: ЛГУ, 1985, с. 81—98.

175. Чичагова О. А. Радиоуглеродное датирование возраста почв.— М.: Наука, 1985.— 158 с.
176. Юсуфов А. Г. Лекции по эволюционной физиологии растений.— М.: Высшая школа, 1985.— 102 с.
177. Яценко-Хмелевский А. А., Кобак К. И., Цветкова С. Д., Барчукова М. В. Основы микробиологии.— Л.: ЛТА, 1985.— 120 с.
178. Acock B., Hartwell A. J. Crop response to elevated carbon dioxide concentrations.— In: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. Duke Univ., Durham, 1985, p. 53—98.
179. Adams J. A. S., Mantovani M. S. M., Lundell L. L. Wood versus fossil fuel as a source of excess carbon dioxide in the atmosphere: A preliminary report.— Science, 1977, vol. 196, p. 54—56.
180. Ajtay G. L., Ketner P., Duvigneaud P. Terrestrial primary production and phytomass.— In: The global carbon cycle. SCOPE 13, New York, 1979, p. 129—181.
181. An assessment of the role of carbon dioxide and of other radiativery active constituents in climate variations and associated impacts.— Villach, 1985.
182. Anderson G. S., Zeutschel R. P. Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the northeast Pacific Ocean.— Limnol. Oceanogr., 1970, N 15, p. 402—407.
183. Anderson J. M. Ecology for environmental science. (Перевод на русский язык: Экология и науки об окружающей среде.— Л.: Гидрометеоиздат, 1985.— 165 с.)
184. Andreae B. Brachhaltung in der Weltlandwirtschaft. Extremfruchtfolgen in Marginalzonen des Ackerbaues.— Naturwiss. Rundschau, 1980, N 34, p. 64—70.
185. Andrews R., Coleman D. C., Ellis J. E., Singh J. S. Energy flow relationships on a shortgrass prairie ecosystem.— In: Proc. ist International Congress of Ecology, The Hague, 1974, p. 22—28.
186. Armentano T. V. The role of organic soils in the world carbon cycle: Problem analysis and research needs. U. S. Department of Energy DOE/ET/10040-2, TIE, Indianopolis, 1979.
187. Armentano T. V., Hett J. (ed.). The role of temperate zone forests in the world carbon cycle. Problem definition and research needs. U. S. Department of Energy, Conf.-7903105, Washington, 1980. 69 p.
188. Armentano T. V., Ralston C. W. The role of temperate zone forests in the global carbon cycle.— Can. J. Forest Res., 1980, N 10, p. 53—60.
189. Bacastow R. B., Keeling C. D., Whorf T. P. Seasonal amplitude in atmospheric CO_2 concentration at Mauna Loa, Hawaii, 1959—1980.— In: Analysis and interpretation of atmospheric CO_2 data. Bern, 1981, p. 169—176.
190. Bazzaz F. A., Garbun K., Williams W. E. Effect of increased atmospheric carbon dioxide concentration on plant communities. Duke Univ., Durham, 1985, p. 155—170.
191. Bell W., Mitchell R. Chematactic and growth responses of marine bacteria to algal extracellular products.— Biol. Bull., 1972, N 143, p. 265—277.
192. Berner R. A., Lasaga A. C., Garrels R. M. The carbonate — silicate cycle and its effect on atmospheric CO_2 over the last 100 million years.— J. Amer. Sci., 1983, vol. 283, p. 641—683.
193. Berry J. A. Adaptation of photosynthetic processes to stress.— Science, 1975, vol. 188, p. 644—650.
194. Bewonder B. Forest and development.— Masingira, 1981, vol. 5, N 2.
195. Billings W. D., Luken J. O., Mortensen D. A., Peterson K. M. Increasing atmospheric carbon dioxide: Possible effects on Arctic tundra.— Oecologia, 1983, vol. 58, p. 286—289.
196. Billings W. D., Peterson K. M., Luken J. O., Mortensen D. A. Interaction of increasing atmospheric carbon dioxide and soil nitrogen on the carbon balance of tundra microcosms.— Oecologia, 1984, vol. 65, p. 26—29.
197. Bjőrkman O., Gauhl E., Nobs M. A. Comparative studies of Atriplex species with and without β-carboxylation photosynthesis and their first-generation hybrid.— Yearb. Carnegie Inst., Washington, 1969, N 68, p. 620—633.
198. Bjőrkström A. A. model of CO_2 interaction between atmosphere, oceans

and land biota.— In: The global carbon cycle. SCOPE 16, New York, 1981, p. 403—457.
199. Bliss L. C. Devon Island, Canada.— In: Structure and function of tundra ecosystems.— Ecol. Bull., Stockholm, 1975, vol. 20, p. 17—60.
200. Bliss L. C., Everett K. et al. Current areal extents and carbon contents of northern ecosystem types.— In: Carbon balance in the northern ecosystems and the potential effect of carbon dioxide induced climatic change. U. S. Department of Energy, Conf.-8003118. Washington, 1981, p. 4—15.
201. Bohn H. L. Estimate of organic carbon in world soils.— J. Soil Sci., 1976, vol. 40, N 3, p. 468—470.
202. Bohn H. L. On organic soil carbon and CO_2.— Tellus, 1978, N 30, p. 472—475.
203. Bohn H. L. Estimates of organic carbon in world soils: II.— Soil Sci. Soc. of Arizona J., 1982, N 4, p. 1118—1119.
204. Bojkow R. D. (ed.). Report of the WMO (CAS) meeting of experts on the CO_2-concentrations from pre-industrial times to IGY.— Boulder, 1983. 34 p.
205. Bolin B. Changes of land biota and their importance for the carbon cycle.— Science, 1977, N 196, p. 613—615.
206. Bolin B. Modeling the global carbon cycle.— In: Carbon dioxide, climate and society. Pergamon Press, 1978, p. 41—43.
207. Bolin B. et al. Carbon dioxide modeling.— In: Carbon cycle modeling. SCOPE 16, New York, 1981, p. 1—28.
208. Bowen H. J. M. Trace elements in biochemistry.— Acad. Press, Orlando, 1966. 241 p.
209. Bowen N. G. Canada's forest inventory. Can For. Serv. For. Manage Inst. Inf. Rep. FMR-X-116. Ottawa, Ontario, 1978.
210. Bramryd T. The effects of man on the biogeochemical cycle of carbon in terrestrial exosystems.— In: The global carbon cycle. SCOPE 13, New York, 1979.
211. Bray J. R. Root production and the estimation of net productivity.— Can. J. Bot., 1963, N 41, p. 65—72.
212. Brinson M. M. The organic matter budget and energy flow of a tropical lowland aquatic ecosystem. Ph. D. thesis. University of Florida, Gainesville, 1973. 251 p.
213. Brewer P. D. Direct observation of the oceanic CO_2 increase.— Geophys. Res. Letters, 1978, vol. 5, p. 997—1000.
214. Brewer P. D. Carbon dioxide and oceans.— In: Changing climate, Nat. Academy Press. Washington, 1983, p. 188—215.
215. Brown S. Rates of organic matter accumulation and litter production in tropical forest ecosystems.— In: Carbon dioxide effects research and assessment program. 007. The role of tropical forests on the world carbon cycle. Report of a Symposium Rio Piedras, Puerto Rico, 1980, p. 118—139.
216. Brown S., Lugo A. E. Preliminary estimate of the storage of organic carbon on tropical forest ecosystem.— U. S. Department of Energy, Conf.-800350. Washington, 1980, p. 65—118.
217. Brown S., Lugo A. E. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle.— Biotropica, 1982, N 14, p. 161—187.
218. Brown S., Lugo A. E. Biomass of tropical forests: A new estimate based on volumes.— Science, 1984, vol. 223, p. 1290—1293.
219. Brünig E. F. Prospects and problems of the development of tropical forests as environmental and economic resources. XX General Assambly, Symp. 2., Helsinki, 1979.
220. Büringh P. Decline of organic carbon carbon in soils of the World.— In: The role of terrestrial vegetation in the global carbon cycle. Measurement by remote sensing. SCOPE 23, New York, 1984, p. 91—109.
221. Calvin M., Bassham L. A. The photosynthesis of carbon compounds.— New York, 1962.
222. Carbon balance in northern ecosystems and the potential effect of carbon dioxide induced climatic change.— U. S. Departement of Energy, Conf.-8003118. Washington, 1981. 109 p.

223. Catsky J. Zur Frage der pH-Bestimmung bei colorimetrischen Assimilationsmessungen.— Planta, 1960, N 2, S. 107—112.
224. Chan J.-H., Olson J. S., Emanuel W. R. Land use and energy patterns effecting the global carbon cycle.— Env. Intern., 1980, N 4, p. 189—206.
225. Chapin F. S. The mineral nutrition of wild plants.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980, N 11, p. 233—260.
226. Chapman H. W., Loomis W. E. Photosynthesis of the potato under field conditions.— Physiol. Plantarum, 1953, vol. 28, p. 703—716.
227. Cliff E. P. Timber. The renewable material Report to the National Committee on Materials Policy. U. S. Gov. P.O., Washington, 1973, 115 p.
228. Cooper J. P. (ed.). Photosynthesis and productivity in different environments.— Cambridge Univ. Press, 1975.
229. Coupland R. T. Grassland ecosystems of the World.— Cambridge Univ. Press, 1979, p. 335—355.
230. Craig H. The geochemistry of the stable carbon isotopes.— Geochim. et Cosmochim. Acta, 1953, vol. 3, N 2/3, p. 53—92.
231. Cure J. D. Carbon dioxide doubling response: A crop survey.— In: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. Duke Univ., Durham, 1985, p. 99—116.
232. Davidson J. L., Philip J. R. Light and pasture growth. Arid zone research. Climatology and microclimatology.— Proc. Canberra Symp., UNESCO, 1958, p. 181—187.
233. DeAngelis D. L., Gardner R. H., Shugart H. H. Productivity of forest ecosystems studied during the IBP; the woodlands data set.— In: Dynamic properties of forest ecosystems. Cambridge Univ. Press, 1981, p. 567—672.
234. De Vooys C. G. N. Primary production in aquatic environments.— In: The global carbon cycle. SCOPE 13, New York, 1979, p. 259—292.
235. Detwiler R. P., Hall C. A. S., Bogdanoff P. Land use change and carbon exchange in the tropics: II. Estimates for the entire region.— Env. Management, 1985, N 9, p. 335—344.
236. Downton W. J. S. The occurrence of C_4 photosynthesis among plants.— Photosynthetica, 1975, N 9, p. 96—105.
237. Drake B. D., Rogers H. H., Hartwell A. J. Methods of exposing plants to elevated carbon dioxide.— In: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. Duke Univ., Durham, 1985, p. 11—32.
238. Druffel E. M. Banded corals: Changes in ocean ^{14}C levels during the little ice age.— Science, 1982, vol. 218, p. 13—19.
239. Ebermayer E. Die Beschaffenheit der Waldluft.— Stuttgart, 1885. 407 S.
240. Elliott W. P. A note on the historical industrial productions of carbon dioxide.— Climatic Change, 1983, vol. 5, N 2, p. 142—144.
241. Emanuel W. R., Killough G. E. G., Olson J. S. Modeling the circulation of carbon in the world's terrestrial ecosystems.— SCOPE 16. New York, 1981, p. 335—353.
242. Emanuell W. R., Killough G. E. G., Post W. M., Shugart H. H. Modeling terrestrial carbon cycling at the global scale.— In: Global dynamics of biospheric carbon 1982. U. S. Department of Energy, Conf.-8108131, Washington, p. 164—194.
243. Emanuel W. R., Killough G. E. G., Post W. M., Shugart H. H. Modeling terrestrial ecosystems in the global carbon cycle with shifts in carbon storage capacity by land — use change.— Ecology, 1984, vol. 65, p. 970—983.
244. Emanuel W. R., Shugart H. H., Stevenson M. R. Climatic change and the broad scale distribution of terrestrial ecosystem complexes.— Climatic Change, 1985, N 7, p. 29—43.
245. Eppley R. W. Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans.— In: Primary productivity in the sea. Plenum Press, New York—London, 1980, p. 231—242.
246. Esser G., Aselmann I., Lieth H. Modeling the carbon reservoir in the system compartment "litter".— Mitteil. Geolog.— Paläontolog. Inst., Univ. Hamburg, SCOPE/UNEP Sonderband, N 52, 1982, p. 39—58.

247. Evans L. T. Evolutionary, adaptive and environmental aspects of the photosynthetic pathway: assessment.— In: Photosynthesis and Photorespiration. New York, 1971, p. 130—136.
248. Everett R. R. Composition and genesis of the organic soils of Amchitka Island. Alestian Islands, Alaska.— Arct. Alp. Res., 1971, vol. 3, N 1, p. 1—25.
249. Falkowski P. G. Light-shade adaptation in marine phytoplankton.— In: Primary productivity in the sea. Plenum Press, New York — London, 1980, p. 99—120.
250. FAO. Forest resources of the World. Unasylva, 1948, N 2, p. 160—182.
251. FAO. World forest resources — 1958. FAO, Rome, 1960.
252. FAO. World forest inventory — 1963. FAO, Rome, 1966.
253. FAO. World forest inventory — 1971. FAO, Rome, 1974.
254. FAO. Production Yearbook. United Nations Environment Programme. Rome, Italy, 1983.
255. Fiadeiro M. Carbon cycling in the ocean. In: Primary productivity in the sea. Plenum Press, New York — London, 1980, p. 487—496.
256. Flux of organic carbon by rivers to the ocean.— Rep. of Workshop in Woods Hole, Massachusetts. U. S. Department of Energy, Conf.-8009140, UC-11, 1981, Washington, 397 p.
257. Fogg G. E. Actual and potential yields in photosynthesis.— Advanc. Sci., 1958, vol. 14, p. 395—400.
258. Fontain R. G. Conservation and development.— In: Tropical forest ecosystems. A state-of-knowledge report prepared by UNESCO/UNEP/FAO, Paris, 1978, p. 505—553.
259. Fournier F. Water balance and soils.— In: Tropical forest ecosystems. A state-of-knowledge report prepared by UNESCO/UNEP/FAO, Paris, 1978, p. 256—269.
260. Francey R. J., Farquhar G. D. An explanation of $^{13}C/^{12}C$ variations in tree rings.— Nature, 1982, vol. 297, p. 28—31.
261. Freyer H. D. On the ^{13}C record in tree rings. Part I. ^{13}C variations in northern hemispheric trees during the last 150 years.— Tellus, 1979, vol. 31, p. 124—137.
262. Freyer H. D., Belacy N. $^{13}C/^{12}C$ record in northern hemispheric trees during the past half millenium — anthropogenic impact and climate superpositions.— Analysis and interpretation of atmospheric CO_2 data. Bern, 1981, p. 209—215.
263. Freyer H. D., Belacy N. $^{13}C/^{12}C$ records in northern hemispheric trees during the past 500 years — anthropogenic impact and climatic superpositions.— J. Geophys. Res., 1983, vol. 88, N C11.
264. Fujita J. Photosynthesis and plant pigments.— Bull. Plankton Soc. Japan, 1970, N 17, p. 20—31.
265. Gaastra P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance.— Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen, 1959, N 59, p. 1—68.
266. Gammon R. H. Global atmospheric CO_2, 1968—1983. Summary of the US/NOAA monitoring program.— Paper presented to the Meeting of experts on Anthropogenic climate change, Leningrad, USSR, 1983. 28 p.
267. Gammon R. H., Sundquist E. T., Fraser P. J. History of carbon dioxide in the atmosphere.— In: Atmospheric carbon dioxide and the global carbon cycle. Oak Ridge, Tennessee, 1985, p. 25—62.
268. Ganssen R. Bodengeographie mit besononderer Berücksichtigung der Boden Mitteleuropas.— Köhler Ver. Stuttgart, 1957.
269. Garrels R. M., MacKenzie F. T., Hunt C. Chemical cycles and the global environment.— W. Kaufmann Inc., Los Atlos, 1975. 187 p.
270. Gates D. M. Global biospheric response to increasing atmospheric carbon dioxide concentration.— In: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. Duke Univ., Durham, 1985, p. 171—184.
271. Geophysical monitoring for climate change, N 12. Summary report. 1983.— NOAA, 1984. 184 p.
272. Gilbert G. La masse forestiére congolaise son implantation, ses divers faciés.— Bois et forêts des tropiques, 1984, N 204, p. 3—19.

273. Gilmartin M. The primary production in the sea.— In: The encyclopedia of marine resources, New York, 1969, p. 220—225.
274. Gloser J. Photosynthesis and respiration of some alluwial meadow grasses responces to irradiance, temperature and CO_2 concentration.— Acta Sci. Nat. Brno, 1976, vol. 10, N 2, p. 1—27.
275. Goldman J. C. Physiological processes, nutrient availability and the concept of relative growth rate.— In: Primary productivity in the sea. Plenum Press, New York — London, 1980, p. 179—191.
276. Gong E., Redmann R., Ripley E. A comparison of methods to measure soil respiration— Soil. Sci., 1979, 5, p. 30—41.
277. Goodman M., Morehause F. Organic molecules in action.— Gordon and Breach Sci. Publ., New York — London — Paris, 1973. (Перевод на русский язык: Гудман М., Морхауз Ф. Органические молекулы в действии.— М.: Мир, 1977.— 335 с.)
278. Goodman H. S. The $^{13}C/^{12}C$ ratio of atmospheric carbon dioxide at the Australian baseline station Cape Grim.— In: Carbon dioxide and climate: Australian Research. Australian Acad. Sci., 1980, p. 111—114.
279. Goudriaan J., Ketner P. A simulation study for the global carbon cycle, including man's impact on the biosphere.— Climatic Change, 1984, N 6, p. 167—192.
280. Grainger E. H. Primary production in Frobisher Bay, Arctic Canada.— In: Marine production mechanism. Cambridge Univ. Press, 1979, p. 9—30.
281. Grier C. C., Logan R. S. Old growth Pseudotsuga menziesii communities of a Western Oregon watershed: Biomass distribution and production budgets.— Ecol. Monogr., 1977, vol. 47, N 4, p. 373—400.
282. Grisi B. M. Respiracao edafolia em vegetacaa natural e submendid a queima num ecosistema de floresta tropical no sulda bahia.— Rev. Brasil. Biol., 1978, N 38, p. 579—586.
283. Günther E., Kämpfe L., Libbert E., Müller H. J. Kompendium der allegemeinen Biologie.— VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1982. 435 S.
284. Gut Ch. L'occupation de l'atmosphere.— J. forestier Suisse, 1938, vol. 89, N 12, p. 262—269.
285. Hall C. A. S., Ekdahl C. A., Watenberg D. E. A fifteen-year record of biotic metabolism in the Northern Hemisphere.— Nature, 1975, vol. 255, p. 136—138.
286. Hall C. A. S., Detwiler R. P., Bogdanoff P., Underthill S. Land use change and carbon exchange in the tropics. I. Detailed estimates for Costa Rica, Panama, Peru and Bolivia.— Env. Management, 1985, vol. 9, p. 313—334.
287. Hampicke U. Net transfer of carbon between the land biota and the atmosphere, induced by man.— In: The Global carbon cycle, SCOPE 13, New York, 1979, p. 219—236.
288. Hampicke U., Bach W. Die Rolle terrestrischer Öko — Systeme in globalen Kohlenstoffkreislauf.— Münster. Geograf. Arbeiten, 1980, N 6.
289. Harris W. F., Goldstein R. A., Henderson G. S. Analysis of forest biomass pools, annual primary production and turnover of biomass for mixed deciduous forest watershed.— In: I UFRO biomass studies. Univ. of Maine, Orono, 1973, p. 41—64.
290. Harris W. F. et al. Analysis of carbon flow and productivity in a temperate deciduous forest ecosystem.— In: Productivity of World ecosystems. Nat. Acad. Sci., Washington, 1975.
291. Hatch M. D., Osmond C. B., Troughton J. H., Björkman O. Physiological and biochemical characteristics of C_3 and C_4 Atriplex species and hybrids in relation to the evolution of the C_4 pathway.— Yearb. Carnegie Inst., Washington, 1972, vol. 71, p. 135—141.
292. Hedge B. A., Patil T. M. *Parthenium hysterophorus L.*, a C_3 plant with "Kranz"-syndrome.— Photosynthetica, 1981, N 15, p. 1—4.
293. Heinrich A. K. The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans.— J. Cons. Int. Explor. Mer., 1962, N 27, p. 15—24.

294. Holdridge L. A new look of atmospheric carbon dioxide.— In: Carbon dioxide effects research and assessment program 007: The role of tropical forests on the world carbon cycle.— Report of a Symposium Rio Piedras, Puerto Rico, 1980, p. 19—29.
295. Houget L. Que penser de la „disparition" des forêts tropicales? — Bois et forêt des tropiques, 1982, N 195, p. 7—12.
296. Houghton R. A. et al. Net flux of carbon dioxide from tropical forests in 1980.— Nature, 1985, vol. 316, p. 617—620.
297. Houghton R. A. et al. Changes in the carbon content of terrestrial biota and soils between 1860 and 1980: A net release of CO_2 to the atmosphere.— Ecol. Monogr., 1983, vol. 53, N 3, p. 235—262.
298. Houghton R. A. Schlesinger W. H., Brown S., Richards J. F. Carbon dioxide exchange between the atmosphere and terrestrial ecosystems.— In: Atmospheric carbon dioxide and the global carbon cycle: Oak Ridge, Tennessee, 1985, p. 113—140.
299. Houghton R. A. Uncertainties in estimating the terrestrial biospheric release from the tropics.— Carbon dioxide infrom. center, ORNL Com., Oak Ridge, Tennessee, 1986, p. 4—5.
300. Huber B. Der Einfluss der Vegetation auf die Schwankungen des CO_2-Gehaltes der Atmosphäre.— Arch. für Meteorol., 1952, N 4, S. 154—167.
301. Huber B. Die CO_2-Konzentration in Pflanzengesellschaft.— Handbuch der Pflanzenphysiologie, 1960, Bd 5, S. 339—348.
302. Ichimura S. Environmental gradient and its relation to primary productivity in Tokyo Bay.— Records Oceanogr. Works, Japan, 1967, N 9, p. 115—128.
303. Inoue A. The aerodynamic measurement of photosynthesis in a nursery of rice plants.— J. Agric. Met., 1958, N 14, p. 45—53.
304. James W. O. Plant respiration.— Oxford, Clarendon Press, 1953, 439 p.
305. Jeffrey S. W. Algal pigment systems.— In: Primary productivity in the sea. Plenum Press, New York — London, 1980, p. 33—58.
306. Johnson W. C., Sharpe D. M. The ratio of total to merchantable forest biomass and the application to the global carbon budget.— Canadian J. Forest Res., 1983, vol. 13, p. 372—383.
307. Jorgensen E. G. Photosynthetic activity during the life cycle of synchronous Skeletonema cells.— Physiol. Plantarum, 1966, N 19, p. 789—799.
308. Keeling Ch. D. Atmospheric CO_2 in the 19th century.— Science, 1978, vol. 202, p. 1109—1124.
309. Keeling Ch. D. The Suess effect: ^{13}carbon— ^{14}carbon interrelations.— Env. Intern., 1979, vol. 2, p. 229—300.
310. Keeling Ch. D. The global carbon cycle: What we know and could know from atmospheric, biospheric and oceanic observations. II—3—II.62.— In: Carbon dioxide, Science and Consensus. U. S. Department of Energy, Conf.-820970, Washington, 1983, p. 67—81.
311. Keeling Ch. D., Mook W. G., Tans P. P. Recent trends in the $^{13}C/^{12}C$ ratio of atmospheric carbon dioxide.— Nature, 1979, vol. 277, p. 121—123.
312. Keeling Ch. D., Bacastow R. B., Whorf R. P. Measurements of the concentration of carbon dioxide at Mauna Loa observatory, Hawaii.— In: Carbon dioxide review: 1982.— Clarendon Press, New York, 1982, p. 377—384.
313. Keeling Ch. D., Carter A. F., Mook W. G. Seasonal, latitudinal and secular variations in the abundance and isotopic ratios of atmospheric CO_2.— J. Geophys. Res., 1984, vol. 89, p. 4629—4637.
314. Kennedy R. A., Laetsch W. M. Plant species intermediate for C_3, C_4— photosynthesis.— Science, 1974, vol. 184, p. 1087—1089.
315. Kimball B. A. Adaptation of vegetation and management practices to a higher carbon dioxide world.— In: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. Duke Univ., Durham, 1985, p. 185—204.
316. Kinerson R. S., Ralston C. H., Wells C. G. Carbon cycling in a loblolly pine plantation.— Oecologia, 1977, N 29, p. 1—10.
317. Kira T., Ogawa H., Yoda K., Ogino K. Primary production by a tropical rain forest of Southern Thailand.— Bot. Mag., Tokyo, 1964, N 77, p. 428—429.

318. Kira T., Shidei T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific.— Jap. J. Ecology, 1967, N 17, p. 70—87.
319. Kitazawa J. Ecosystem metabolism of the Shigayama IBP area.— In: Ecosystem analysis of the subalpine coniferous forest of the Shigayma IBP area, Central Japan.— JIBP Synthesis 15, Univ. of Tokyo Press, Tokyo, 1977, p. 181—199.
320. Klein R. M. Relationship between blue-green and red algae.— Ann. Acad. Sci., 1970, vol. 175, N 2, p. 623—633.
321. Kobak K. I. Dynamics of the carbonic acid strength in phytocenosis.— In: Biology of woody plants. Intern. Symp. on biology of woody plants, Publ. Slovak Acad. Sci., Bratislava, 1973, p. 459—462.
322. Koch W. Die Kohlensäure als Standortfaktor.— Mitteil. aus der Staatsforstberwaltung Bayerns, 1964, N 34, S. 92—100.
323. Kohlmaier G. M. et al. Die modellierung des globalen Kohlenstoffkreislauf.— Promet, Meteorol. Fortbildung, 1985, H. 4, S. 12—18.
324. Komhyr W. D. et al. Global atmospheric CO_2 distribution and variations from 1968—1982 NOAA/GMCC flack sample data.— J. Geophys. Res., 1985, vol. 90, p. 5567—5596.
325. Kramer P. J. Carbon dioxige concentration, photosynthesis and dry matter production.— Bioscience, 1981, vol. 31, p. 29—33.
326. Kramer P. J., Kozlowski T. T. Physiology of woody plants.— Acad. Press. Inc., 1979, 462 p.
327. Lanly J. P. Extrait de la forestry planning news letter publieé par le département des forêts de la FAO. Projet FAO/PNUE d'évolution des ressources forestiéres tropicales.— Bois et forêts des tropiques, 1982, N 195, p. 22—31.
328. Lanly J. P. Les resources forestières tropicales. Organization des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture. Rome, 1982, N 30, p. 10—34.
329. Larcher W. Ökologie der Pflanzen.— E. Ulmer Verlag, Stuttgart, 1976. 382 S.
330. Lasaga A. C., Berner R. A., Garrels R. M. A geochemical model of atmospheric CO_2 fluctuation over the past 100 million years.— In: The carbon cycle and atmospheric CO_2. Natural variation archean to present. Amer. Geophys. Union Monograph 32, 1985, p. 397—411.
331. Lee R. E. Origin of plastids and the phylogeny of algae.— Nature, 1972, vol. 237, N 5349, p. 44—46.
332. Lemon E. Photosynthesis under field conditios. II. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field.— Agron. J., 1960, vol. 52, N 12, p. 697—703.
333. Lemon E. R. (ed.). The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide.— Amer. Assos. for the Advancement of Sci., Selected Symp. 84, Westview Press, Boulder, 1983.
334. Les ressources forestières tropicales. Organization des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture. Rome, 1982, N 30. 113 p.
335. Ley A. C. The distribution of absorbed light energy for algal photosynthesis.— In: Primary productivity in the sea. Plenum Press, New York—London, 1980, p. 59—82.
336. Lieth H. Versuch einer kartographischen Darstellung der Productivität der Pflanzendecke auf der Erde.— Geogr. Taschenbuch, Steiner, Wiesbaden, 1964, S. 72—80.
337. Lieth H. Modeling the primary productivity of the World.— Nature and resources, 1972a, UNESCO, Paris, vol. 8, N 2, p. 5—10.
338. Lieth H. Über die Primärproduction der Pflanzendecke der Erde.— Angew. Botanik, 1972b, Bd 46, H. 1/2, S. 1—37.
339. Lieth H. Modeling the primary productivity of the World.— In: Primary productivity of biosphere. Springer, New York — Heidelberg, 1975, p. 237—262.
340. Lieth H. Vegetation and CO_2 changes.— In: Carbon dioxide, climate and society. Pergamon Press, New York, 1978, p. 103—109.
341. Lieth H. Biomass pools and primary productivity of natural and managed ecosystem types in a global perspective.— Intecol. Bull., 1985, N 11, p. 5—7.
342. Lieth H., Box E. O. Evapotraspiration and primary productivity.—

C. W. Thornthwaite memorial model publications in climatology, Elmer, New York, 1972, N 25, p. 37—46.
343. Lieth H., Whittaker R. H. (eds.). Primary productivity of the biosphere.— Springer, New York — Heidelberg, 1975. 339 p.
344. Loucks P. L. Recent results from studies of carbon cycling in the biosphere.— U. S. Department of Energy, Conf.-8004110. Washington, 1980, p. 3—42.
345. Lugo A. E., Brown S., Hall Ch. The role of tropical forests in the carbon balance of the world.— In: Carbon dioxide effects research and assessment program. Proceedings of the carbon dioxide and climate research program conference. U. S. Department of Energy, Conf.-8004110, Washington, 1980, p. 261—273.
346. Lugo A. E. Are tropical forest ecosystems sources or sinks of carbon? — In: Carbon dioxide effects research and assessment program 007: The role of tropical forests on the world carbon cycle. Report of a Symposium Rio Piedras, Puerto Rico, 1980, p. 1—18.
347. Lugo A. E., Brown S. Ecological monitoring in the Liquillo forest reserve.— Ambio, 1981, vol. 10, N 2—3, p. 102—107.
348. Lundegärdh H. Der Kreislauf der Kohlensäureversorgung in der Natur.— Jena, 1924. 327 S.
349. Lyon B., Fippin A., Buckman R., 1915, 1926. Bohn, 1976.
350. Malone T. C. Size-fractionated primary productivity of marine phytoplankton.— In: Primary productivity in the sea. Plenum Press, New York — London, 1980, p. 301—320.
351. Margulis L. Symbiotic theory of the origin of eukaryotic organelles: criteria for proof.— In: Symbiosis, 29th Symp. Soc. Exp. Biol., London, 1975, p. 21—38.
352. Mar-Möller C., Müller D., Nielsen J. Graphic presentation on dry matter production of european beech.— Det. forstl. Forsøgsv. i Danmark, 1954, N 21, p. 327—335.
353. Medina E., Minchin P. Stratification of ^{13}C values of leaves in Amazonia rain forests.— Oecologia, 1980, vol. 45, p. 377—378.
354. Meentemeyer V., Box E. O., Thompson R. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production.— Bioscience, 1982, vol. 32, p. 125—128.
355. Meijer W. A new look at the plight of tropical rain-forests.— Env. Conserv., 1980, N. 7, N 3.
356. Meinecke T. Die Kohlenstoffernährung des Waldes.— Berlin, 1927. 317 S.
357. Melillo J. M. Prediction of the productivity of agricultural systems from the productivity of natural ecosystems.— Intecol. Bull., 1985, N 11, p. 35—44.
358. Melillo J. M. et al. A comparison of recent estimates of disturbance in tropical forests.— Env. Conserv., 1985, N 12, p. 37—40.
359. Meybeck M. River transport of organic carbon to the ocean.— In: Flux of organic carbon by rivers to the ocean. U. S. Department of Energy, Conf.-8009140, Washington, 1981, p. 219—269.
360. Miller R. C. (ed.). Carbon balance in northern ecosystems and the potential effect of carbon dioxide induced climatic change.— U. S. Department of Energy, Conf.-8003118, Washington, 1980. 109 p.
361. Miller R., Rüsch J. Zur Frage der Kohlensäureversorgung des Waldes.— Forstw. Cbl., 1960, Bd 79, H. 112, S. 42—62.
362. Minderman G. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests.— J. Ecol., 1968, N 56, p. 355—362.
363. Misra R. K. Studies on the carbon dioxide factor in the air and soil near the ground.— Indian J. Meteorol. and Geophys., 1950, vol. 1, N 4, p. 275—286.
364. Mitscherlich G., Kern K. G., Kunstle E. Untersuchungen über den Kohlensäuregehalt der Waldluft in Plenterwald und Fichtenreinbestand.— Rev. forest. francaise, 1963, N 2, p. 71—76.
365. Molofsky J. et al. The effects of land use alternation on tropical carbon exchange.— In: The biosphere: Problems and solutions. Elsevier Sci. Publ., Amsterdam, 1984, p. 181—194.

366. Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion.— Jap. J. Bot., 1953, N 14, p. 22.
367. Monteith E. Crop photosynthesis and the flux of carbon dioxide below the canopy.— J. Appl. Ecol., 1964, N 1, p. 321—337.
368. Monk C. D. Ecological importance of root/shoot ratios.— Bull. Torrey Bot. Club, 1966, N 93, p. 402—406.
369. Moore P. D. The varied ways plants tap the sun.— New Sci., 1981, vol. 89, p. 394—397.
370. Moore P. D. Plants and palaeoatmosphere.— J. Geol. Soc., 1983, vol. 140, p. 13—25.
371. Moore T. R. Pedogenesis on a subarctic environment.— Cambrian Lake, Quebec Arct. Alp. Res., 1974, vol. 6, N 3, p. 281—291.
372. Moore B. et al. A simple model for analysis of the role of terrestrial ecosystems in the global carbon budget.— SCOPE 16, New York, 1981, p. 365—385.
373. Morris I. Carbon assimilation in marine phytoplankton.— In: Primary productivity in the sea. Plenum Press, New York — London, 1980, p. 139—160.
374. Mulholland P. J. Deposition of riverborne organic carbon in floodplains, wetlands and deltas.— In: Flux of organic carbon by rivers to the ocean. U. S. Department of Energy, Conf.-8009140, Washington, 1981, p. 142—172.
375. Müller D. Kreislauf des Kohlenstoffes. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 1960, Bd 12(2), S. 934—948.
376. Myers N. The presents status and future prospects of tropical moist forests.— Env. Conserv., 1980a, vol. 7, N 2, 101 p.
377. Myers N. The conversion of tropical forests.— Environment, 1980b, vol. 22, N 6.
378. Nambudiri E. M. V., Tidwell W. D., Smith B. N., Hebbert N. P. A C_4-plant from the Pliocene.— Nature, 1978, vol. 276, p. 816—817.
379. Neftel A. et al. Ice core measurement give atmospheric CO_2 content during the past 40 000 years.— Nature, 1982, vol. 295, p. 220—223.
380. Neftel A., Moor E., Oeschger H., Stauffer B. Evidence from polar ice cores for the increase in atmospheric CO_2 in the last two centuries.— Nature, 1985, vol. 315, p. 45—47.
381. Noddack W. Der Kohlenstoff im Haushalt der Natur.— Angew. Chem., 1937, N 50, S. 505—510.
382. Nozaki J., Rye D. M., Turekian K. K., Dodge R. E. A 200 year record of carbon-13 and carbon-14 variations in a Bermuda.— Geophys. Res. Letters, 1978, vol. 5, p. 825—828.
383. Oberländer H., Roth K. Transformation of ^{14}V-labelled plant material in soils under field conditions.— In: Isotopes and radiation in soil organic matter studies.— Vienna, Internat. Atom. Energ. Agency, 1968, p. 241.
384. Odum E. P. Fundamentals of ecology.— Philadelphia, London, Toronto. 1971. 740 p.
385. Odum H. T., Pigeon R. F. (eds.). A tropical rain forest. A study of irrigation and ecology at El Verde, Puerto Rico.— Nat. Tech. Inf. Service, Springfield, 1970, vol. Va. 1678 p.
386. Oechel W., Strain B. R. Native species reponse to increased carbon dioxide concentration.— In: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. Duke Univ., Durham, p. 117—154.
387. Oeschger H. et al. Late glacial climate history from ice cores.— In: Climate processes and climate sensitivity. Amer. Geophys. Union Monograph 29, 1984, p. 299—306.
388. Olson J. S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems.— Ecology, 1963, vol. 44, N 2, p. 322—331.
389. Olson J. S. Earth's vegetation and atmospheric carbon dioxide.— In: Carbon dioxide review: 1982. Clarendon Press, New York, p. 388—398.
390. Olson J. S., Pfuderer H., Chan H. Yip-Hoi. Changes in the global carbon cycle and biosphere.— Env. Sci. Division. Publ., Oak Ridge, 1978, N 1050. 169 p.
391. Olson J. S., Watts J. A., Allison L. J. Carbon in live vegetation of major world ecosystem.— ORNL-5862, Oak Ridge, 1983.

392. Olson J. S. et al. The natural carbon cycle.— In: Atmospheric carbon dioxide and the global carbon cycle. Oak Ridge, 1985, p. 175—213.
393. Osara N. Trends and prospects of the world forests as a renewable resource.— XX General Assembly, 1979, Symp. 2, Helsinki, p. 29—31.
394. Osmond C. B., Allaway W. G., Sutton B. G. Carbon isotope discrimination in photosynthesis of CAM plants.— Nature, 1973, vol. 246, p. 41.
395. Ostlund H. G. Expedition "Odysseus-65": radiocarbon age of Black Sea deep water.— In: Black Sea geology, chemistry and biology. Tulsa, 1974.
396. Parsons T. R., Takahashi M., Hargrave B. Biological oceanographic processes.— Pergamon Press. New York — Sydney, 430 p.
397. Pearman G. I., Hyson P. Activities of the global biosphere as reflected in atmospheric CO_2 records.— J. Geophys. Res., 1980, vol. 85, p. 4468—4474.
398. Pearman G. I., Hyson P., Fraser P. J. The global distribution of atmospheric carbon dioxide. I. Aspects of observation and modelling.— J. Geophys. Res., 1983, vol. 88, p. 3581—3590.
399. Peng T. H., Broecker W. S., Freyer H. D., Trumbore S. A deconvolution of the tree ring based on $\delta^{13}C$ record.— J. Geophys. Res., 1983, vol. 88, N C6, p. 3609—3620.
400. Peng T. H., Broecker W. S. Ocean life cycles and the atmospheric CO_2.— J. Geophys. Res., 1984, vol. 89, p. 8170—8180.
401. Peng T. H. Atmospheric CO_2 variations based on the tree-ring ^{13}C record.— In: The carbon cycle and atmospheric CO_2: natural variations Archean to Present. Amer. Geophys. Union Monograph 32, 1985, p. 123—131.
402. Persson R. World forest resources. Review of the world's forest resources in the early 1970's.— Royal College of Forestry, Stockholm, Sweden Department of Forest Survey, Res. Notes, 1974, N 17.
403. Photosynthesis. Academic Press, New York, 1982. 727 p.
404. Platt T., Denman K. L., Jossby A. D. The mathematical representation and prediction of phytoplanckton productivity.— Tech. Rep. 523, Fish mar. serv., Env. Canada, 1975. 110 p.
405. Post W. M., Emanuel W. R., Zinke P. I., Stagenberger A. G. Soil carbon pools and world life zones.— Nature, 1982, vol. 298, N 5870, p. 156—158.
406. Queberdeaux B., Hardy R. W. F. Reproductive growth and dry matter production of Glycine max (L.) Merr. in response to oxygen concentration.— Plant Physiol., 1975, N 55, p. 102—107.
407. Raff R. A., Mahler H. R. The symbiont that never was: an inquiry into the evolutionary origin of the mitochondien.— In: Symbiosis, 29th Symp. Soc. Exp. Biol., London, 1975, p .41—92.
408. Raghavendra A. S. Characteristics of plant species intermediate between C_3 and C_4 pathways of photosynthesis: their focus of mechanism and evolution of C_4 syndrome.— Photosynthetica, 1980, N 14, p. 271—283.
409. Raghavendra A. S., Das V. S. R. The occurence of C_4 photosynthesis: A supplementary list of C_4 plants reported during late 1974-mid 1977.— Photosynthetica, 1978, N 12, p. 200—208.
410. Raynaud D., Barnola J. M. An antarctic ice core reveals atmospheric CO_2 variations over the past few centuries.— Nature, 1985, vol. 315, p. 309—311.
411. Reichle D. E. Advances in ecosystem analysis.— Bioscience, 1975, N 25, p. 257—264.
412. Reinau E. Zur Kinetik der CO_2 in der Luft um Grünpflanzen in geschlossenen Beständen.— Arch. für Gartenbau, 1923, N 2, S. 27—45.
413. Reinau E. Der CO_2-Gehalt, Lichtproduktgesetzt und Resttheorie der Luft-CO_2.— Angew. Botanik, 1957, Bd 31, N 3, S. 74—83.
414. Revelle R. Carbon dioxide and world climate.— Sci. American, 1982, vol. 247, N 2.
415. Revelle R., Munk W. The carbon dioxide cycle and the biosphere.— Energy and Climate, 1977, Washington, p. 200—258.
416. Reynolds J. F., Acock B. Modeling approaches for evaluating vegetation responses to carbon dioxide concentration.— In: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. Duke Univ., Rurham, 1985, p. 33—52.

417. Riley G. A. The carbon metabolism and photosynthetic efficiency of the Earth as a whole.— Amer. Sci. Res., 1944, vol. 32, p. 129—134.
418. Riley G. A. Particulate organic matter in sea water.— In: Advances in marine biology, 1970, vol. 8, p. 1—118.
419. Roche L. Une autre opinion sur la «disparition» des forêts tropicales: extrait de «Botanistes, zoologistes et défense des écosystèmes des forêts tropicales himides».— Bois et forêts des tropiques, 1984, N 204, p. 3—19.
420. Rommel L. G. Mull and duff as biotic equilibris.— Soil Sci., 1932, N 34, p. 161—183.
421. Rosenzweig M. L. Net primary production of terrestrial communities; prediction from climatological data.— Amer. Naturalist, 1968, N 102, p. 67—74.
422. Rotty R. Distribution and changes in industrial carbon dioxide production.— In: Analysis and interpretation of atmospheric CO_2 data. Bern, 1981, p. 123—134.
423. Rotty R., Marland G. Constrains of fossil fuel use.— In: Interaction of energy and climate. D. Reidel Publ. Co., Dordrecht, 1980, p. 191—212.
424. Rotty R., Marland G. A scenario for atmospheric CO_2 to 2025.— U. S. Department of Energy, Conf.-8004110, Washington, 1980, p. 237—243.
425. Rotty R., Masters Ch. D. Carbon dioxide from fossil fuel combustion: trends, resources and technological implication.— In: Atmospheric carbon dioxide and the global carbon cycle. Oak Ridge, 1985, p. 63—80.
426. Ryszkovski L. Primary production in agroecosystems.— Intecol. Bull., 1985, N 11, p. 25—34.
427. Ryther J. H. Photosynthesis and fish production in the sea. The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the world ocean.— Science, 1969, vol. 166, N 3901, p. 72—76.
428. Satchell J. Biomass model of a mixed oak forest, U. K.— In: Modeling forest ecosystems. Oak Ridge, 1973, p. 37—41.
429. Saurbeck D., Gonzales M. Field-decomposition of ^{14}C-labelled plant residues in different soils of Germany and Costa-Rica.— Intern. Symp. on Soil Organic Matter Studies. Braunschweig, 1976.
430. Schlesinger W. H. Carbon balance in terrestrial detritus.— Ann. Rev. Ecolog. Syst., 1977, N 8, p. 51—81.
431. Schlesinger W. H. The world carbon pool in soil organic matter: a source of atmospheric CO_2? — In: The role of terrestrial vegetation in the global carbon cycle: methods of appraising changes. John Wiley and Sons, New York, 1979.
432. Schlesinger W. H. Soil organic matter: A source of atmospheric CO_2.— In: The role of terrestrial vegetation in the global carbon cycle: Measurement by remote sensing: SCOPE 23, New York, 1985, p. 111—127.
433. Schönwiese C. D. Kohlendioxid.— Promet, Meteorol. Fortbildung, 1985, H. 4, S. 2—5.
434. Schwander J., Stauffer B. Age differences between polar ice and the air trapped in its bubbles.— Nature, 1984, vol. 311, p. 45—47.
435. Seiler W., Crutzen P. J. Estimates of gross and net fluxes of carbon between the biosphere and the atmosphere from biomass buring.— Climatic Change, 1980, vol. 2, p. 207—247.
436. Seki H. Organic materials in aquatic ecosystems.— CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, 1982. 198 p.
437. Shackleton N. J., Hall M. A., Line J., Chuxi C. Carbon isotope data in core V9—30 confirm reduced carbon dioxide concentration in Ice Age atmosphere.— Nature, 1983, vol. 306, p. 319—322.
438. Shackleton N. J., Pisias N. G. Atmospheric CO_2 orbital forcing and climate.— In: The global carbon cycle and atmospheric CO_2; Natural variations Archean to Present, Amer. Geophys. Union Monograph 32, 1985, p. 303—318.
439. Siegenthaler U. M., Oeschger H. Predicting future atmospheric carbon dioxide level.— Science, 1978, vol. 199, p. 388—395.
440. Singh J. S., Gupta S. R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems.— Bot. Review, 1977, vol. 43, N 4, p. 449—528.

441. Smil V. Biomass energies. Resources, links, constraints.— Plenum Press, New York, 1983. 453 p.
442. Sommer A. Attempt at an assessment of the world's tropical moist forests.— Unasylva, 1976, vol. 28, p. 5—25.
443. Stanier R. Y. The origins of photosynthesis in eukaryotes.— In: Evolution in microbial world, 24th Symp. Soc. Gen. Microbiol., London, 1974, p. 219—240.
444. Stanhill G. The Montsouris series of CO_2 concentration measurements 1877—1910.— Climatic Change, 1982, vol. 4, p. 221—237.
445. Steeman-Nielsen E., Jensen E. A. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the ocean.— Sci. Rep. Danish Deep-Sea Exped. 1950—1952. Galathea Rep., 1957, vol. 1, p. 49—136.
446. Stokes G. M. Atmospheric carbon dioxide abundance: An archival study of spectroscopic data.— In: Carbon dioxide review 1982. Clarendon Press, New York, 1982, p. 385—388.
447. Stokes G. M., Barnard J. C., Pearson E. W. Historical carbon dioxide abundances derived from the Smithsonian Spectrogolograms. U. S. Department of Energy, DOE/NBB-0063, Washington, 1984. 32 p.
448. Stowe L. G., Teeri J. A. The geographic distribution of C_4 species of the Dicotyledone in relation to climate.— Amer. Nat., 1978, N 112, p. 609—623.
449. Strain B. R. Background on the response of vegetation to atmospheric carbon dioxide enrichment.— In: Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. Duke Univ., Durham, 1985, p. 1—10.
450. Stross R. G., Chisholm S. W., Downing T. A. Causes of daily rhythms in photosynthetic rates of phytoplankton.— Biol. Bull., 1978, N 145, p. 200—209.
451. Stuiver M. Atmospheric carbon dioxide and carbon reservoir changes.— Science, 1978, vol. 199, p. 253—258.
452. Stuiver M., Burk R. L., Quay R. D. $^{13}C/^{12}C$ ratios in tree-rings and the transfer of biospheric carbon to the atmosphere.— J. Geophys. Res., 1984, p. 11731—11748.
453. Sundquist E. T. Geological perspectives on carbon dioxide and the carbon cycle.— In: The carbon cycle and atmospheric CO_2: natural variations Archean to Present. Amer. Geophys. Union Monograph 32, 1985, p. 5—59.
454. Svirezhev Yu. M., Krapivin V. F., Tarko A. M. Modeling of the main biospheric cycles.— In: Global change. The proceedings of a symp. ICSU in Ottawa, Cambridge Univ. Press, 1984, p. 298—313.
455. Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M. Decomposition in terrestrial ecosystems.— Blackwell Sci. Publ., Oxford, 1979.
456. Szarek S. R. The occurence of Crassulacean acid metabolism. A supplementary list during 1976 to 1979.— Photosynthetica, vol. 13, p. 467—473.
457. Tans P. $^{13}C/^{12}C$ of industrial CO_2.— In: Carbon cycle modeling. SCOPE 16. New York, 1981, p. 127.
458. Tillman D. A. Wood as an energy recource.— Acad. Press, New York, 1978, p. 131—162.
459. Tiezen L. L. CO_2-exchange in the Alaskan arctic tundra: seasonal changes in the rate of photosynthesis of four species.— Photosynthetica, 1975, vol. 9, N 4, p. 376—390.
460. Tosi J. Life zones, land use, and forest vegetation in the tropical and subtropical regions.— In: The role of tropical forests on the world carbon cycle U. S. Department of Energy. Conf.-800350, Washington, 1980, p. 44—65.
461. Troughton J. H. Aspects of the evolution of the photosynthetic carboxylation reaction in plants.— In: Photorespiration, New York, 1971, p. 124—129.
462. Troughton J. H. Photosynthetic mechanisms in higher plants.— In: Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge Univ. Press, 1975, p. 357—391.
463. Troughton J. H., Wells P. V., Mooney H. A. Photosynthetic mechanism and paleoecology from carbon isotope rations in ancient speciments of C_4 and CAM plants.— Science, 1974, vol. 185, p. 610—612.
464. Tsunogai S. An estimate of the rate of decomposition of organic matter

in the deep water of the Pacific Ocean.— In: Biological Oceanography of the Northern Pacific Ocean. Idemitsu Shoten, Tokyo, 1972. 517 p.
465. Tucker C. J., Fung I. V., Keeling Ch. D., Gammon R. H. The relationship of global green biomass to atmospheric CO_2 concentration. 1985 (Preprint).
466. Twilley R. Organic matter exports from black mangrove forests in south Florida.— Univ. of Florida, Department of Botany, 1980. 76 p.
467. Uchijima Z. Maize and rice.— Vegetation and the Atmosphere. Case studies, 1976, vol. 2, p. 33—64.
468. Uchijima Z. Forest and carbon dioxide.— In: Collected papers of agricultural meteorology, Japan, 1983, N 24, p. 222—233.
469. UNESCO. Tropical forest ecosystems, a state-of-knowledge report. Natural Resources Res., N 14. UNESCO/UNEP/FAO, Paris, 1978.
470. Van Baren F. A. The pedological aspects of the reclamation of tropical and particulary volcanic soils in humid regions.— In: Proceeding of the Abidjan Symp. on tropical soils and vegetation. UNESCO, 1961, p. 2024.
471. Van Dobben W. H. Influence of temperature and light conditions on dry matter distribution, development rate and yield in arable crops.— In: Fundamentals of dry matter production and distribution. Neth. J. Agr. Sci., 1962, vol. 10, N 5, p. 377—389.
472. Wagener K. Total anthropogenic CO_2 production during the period 1800—1935 from carbon-13 measurement in tree rings.— Radiation and Env. Biophysica, 1978, vol. 15, p. 101—111.
473. Watts J. A. The carbon dioxide question.— In: Carbon dioxide review: 1982. Clarendon Press, New York, 1982, p. 431—441.
474. Whealan T., Sackett W. M., Benedickt C. R. Enzymatic fractionation of carbon isotopes by phosphoenolpyruvate carboxylasa.— Plant Physiol., 1973, N 51, p. 1051—1054.
475. Whittaker R. H. Communities and ecosystems.— Macmillan Publ. Co., Inc., New York, 1975. 207 p.
476. Whittaker R. H., Likens G. E. (eds.). The primary production of the biosphere.— Human Ecology, 1973, vol. 1, N 4, p. 299—369.
477. Whittaker R. H., Likens G. E. Carbon in the biota.— In: Carbon and the biosphere. U. S. Atomic Energy Comission. Conf.-720510, Springfield, 1973, p. 281—302.
478. Whittaker R. H., Bormann F. H., Likens G. E., Siccavia T. G. The Hubbard Brook ecosystem study: Forest biomass and production.— Ecol. Monogr., 1974, vol. 44, p. 233—254.
479. Whittaker R. H., Likens G. E. The biosphere and Man.— In: Primary productivity of the biosphere. Springer, New York, 1975, p. 76—85.
480. Wickman F. E. Variations in the relative abundance of the carbon isotopes in plants.— Geochim, et Cosmochim. Acta, 1952, N 2, p. 243—250.
481. Williams P. M. Organic and inorganic constituents of the Amazon River.— Nature, 1968, vol. 218, p. 937—938.
482. Williams P. M., Oeschger H., Kinney P. Natural radiocarbon activity of the dissolved organic carbon in the Northeast Pacific Ocean.— Nature, 1969, vol. 224, p. 256—258.
483. Willians P. J. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of population and relationship between respiration and incorporation of growth substrates.— J. Mar. Biol. Ass., 1970, N 50, p. 859—870.
484. Williams P. J. Biological and chemical aspects of dissolved organic matter in the sea.— Nature, 1973, vol. 219.
485. Woodwell G. M. Biotic interaction with atmospheric CO_2.— In: Modeling the global carbon cycle. Pergamon Press, 1978, p. 63—67.
486. Woodwell G. M., Botkin D. B. Metabolism of terrestrial ecosystems by gas exchange techniques.— In: Analysis of temperate forest ecosystems. Springer Verlag, Heidelberg, 1970, p. 73—85.
487. Woodwell G. M., Houghton R. A. Biotic influences on the world carbon budget.— Phys. and chem. sci. res. rep., 1977, N 2.

488. Woodwell G. M. et al. The biota and the world carbon budget.— Science, 1978, vol. 199, p. 141—146.
489. Woodwell G. M. et al. Deforestation measured by LANDSAT: Steps toward a method.— U. S. Department of Energy. TR-005, DOE/EV/10468-1, Washington, 1983.
490. Yentsch C. S. Phytoplankton growth in the sea.— In: Primary productivity in the sea. Plenum Press, New York — London, 1980, p. 17—32.
491. Yoda K. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. III. Community respiration.— In: Nature and Life in Southeast Asia, 1967, N 5, p. 83—148.
492. Zelitch I. Improving the efficiency of photosynthesis.— Science, 1975, vol. 188, p. 626—633.
493. Zinke P. J. et al. Worldwide organic soil carbon and nitrogen data.— ORNL/TW-8857. Oak Ridge, 1984, p. 143—153.
494. Zon R., Sparhawk W. N. Forest resources of the World.— McGrawhill Book Co., Inc., New York. 997 p.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Адаптация хроматиновая 145
Адсорбция 40
Актиномицеты 33, 39—41, 121
Акцепторы CO_2 18, 19
Аллохтонное органическое вещество 165
Аммонификация 31, 37—38
Амплитуда сезонных изменений концентрации CO_2 71, 72, 207, 208
Антропогенное воздействие
    на биоту континентов 188—193, 195—199
    на состав атмосферы 204, 205
Аспартат 19

Бактерии 13, 33—38, 40—41, 167
Баланс
    потоков CO_2 в системе почва—растение—атмосфера 57—62
    углерода в растительных сообществах 63—69
    углерода планетарный 173
Бациллы 37, 41
Биомасса
    континентов 88—91, 172, 182, 183
    океанов 172, 173
Брожения 33—37

Взвешенное органическое вещество в океане (ВОВ) 169, 170
Водоросли
    бентосные 159
    планктонные 143—145
Время релаксации углерода
    в гумусе почв 39, 141
    в детрите 123
    в растворенном $C_{орг}$ океана 168
    в фитомассе биомов суши 91
Вырубка лесов 185—187

Гетеротрофный рост водорослей 145
Гетеротрофы 11, 12, 15, 34—38, 165—167
Гидролиз 34—38
Гликолиз 11
Грибы 31—33, 39, 41
Гуминовые кислоты 102, 103,107, 110, 125
Гумификация 31, 104, 105, 124—127
Гумус
    окисление 106, 107, 109—110, 122
    формирование 101, 102, 108, 126—128

Датирование радиоуглеродное 140
Деградация почв 188—190
Деструкция органических соединений 31—35, 37—38
Детрит 43
Доноры водорода 15
Дыхание
    интенсивность 28—30
    корней 29
    митохондриальное 27
    пероксисомальное 20, 27, 28
    почвенное 29, 128—137

Животные
    океанов 165—167
    почвенные 42

Жизненные зоны Холдриджа 92, 93

Заготовка древесины 185—187
Зональное распределение $C_{орг}$
в почвах 117
в опаде 123

Изотопное фракционирование 21, 108, 148
Изотопный состав растений 21, 22
Инвентаризация лесного фонда 92, 96, 97
Ископаемое топливо 172

Кальвина—Бассема цикл 18, 19, 145, 147—148, 216
Карбоксилирование 18—20
Кероген 108, 109
Кинетический изотопный эффект 21
Климатические факторы, влияние
на микроорганизмы почв 41—43, 130
на растительность континентов 79—81, 217—218
Кранц-синдром (кранц-анатомия) 19, 24, 25

Ледяные керны 202
Леса
запас древесины и биомасса 95, 182, 183
площади 90, 93—97, 177—181

Малат 19
Метаболизм
общий в растениях 8
C_3-растений 19, 20, 147
C_4-растений 23—25, 147, 148
САМ-растений 19, 22—25
Микроорганизмы 32—38, 40, 41, 105
Миксобактерии 42
Минерализация 36, 43, 121
Митохондрии 15

Насыщение фотосинтеза углекислым газом 211—213

Олигоцен 24, 25, 216, 218

Пигменты фотоавтотрофов 16, 144, 145
Плиоцен 25, 216
Потоки углерода
из атмосферы в биоту 56—62
в почве 123—127
в океане 174
Продуктивность
лимитирующие факторы 149, 211—215
нетто-продуктивность экосистем (*NEP*) 63, 71—75
океанов 149—152, 159—164
первичная нетто (*NPP*) и общая (*GPP*) 63, 76—88
Протобионты 11

Растворенное органическое вещество океанов (РОВ) 168, 169
Реакционная способность 31, 121
Реакция растений на повышение C_{CO_2} 211—214
Редфилда правило 151
Резервуары углерода органических соединений
океанов 172, 173
опада 123
почв 110—120
фитомассы суши 91
Рибулозодифосфаткарбоксилаза 19, 147, 148

Сапропель 9
Синтез органических веществ
абиогенный 9—11
биогенный 13, 18—20
Сукцессии видового состава 156, 157

Термодинамический изотопный эффект 21
Торфообразование 100, 101
Тренд амплитуд концентрации CO_2 207

Углекислый газ, концентрация (C_{CO_2})
в атмосфере геологического прошлого 200—208, 216
в современной атмосфере 203—206
в растительных сообществах 44—56
измерения 72—75, 200—206
Углерод
глобальный цикл 172—175
содержание в органических соединениях, тканях, растениях 5—8

Филогенез 12
Фитомасса
континентов 88—91
океанов 172, 173
соотношение в растениях и экосистемах суши 30, 98—100
Фитопланктон
распределение в водоемах 153—157
сезонные изменения 165
Фоссилизации коэффициент 172
Фоссилии 11
Фосфоенолпируваткарбоксилаза 20, 23, 147
Фосфорилирование 13, 14
Фотоавтотрофы
энергообмен 14, 15
C_3, C_4, САМ-растения 18—22, 145
Фотогетеротрофия 13
Фотодыхание 27, 28
Фоторедукция 13
Фотосинтез
интенсивность 26, 27, 148—153
лимитирующие факторы 211—218
Фульвокислоты 105, 108—109

Хемосинтез 16, 164
Хлоропласты 6, 7, 15, 19
Хэтча—Слэка цикл 19, 20, 147

Цепи пищевые 165, 166
Цианеи 11, 17, 143

Чистый вывод гумусовых веществ 124, 125

Шифт красный 149

Эволюция
газового состава атмосферы 12, 201—203, 216
гетеротрофов 11, 12
органохимическая 11, 12
фотоавтотрофов 12—17, 23—25, 217, 218
Эксудаты фитопланктона 167
Эукариоты 15, 16
Эффективность экологическая 165

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

Часть I. Растительные сообщества и другие резервуары органического углерода на Земле 5

Глава 1. Синтез и деструкция органического вещества в наземных экосистемах 9

1.1. Эволюция фотоавтотрофов и фотосинтез современных растений . . . . . —
1.2. Дыхание и фотодыхание 27

Глава 2. Режим CO_2 и баланс углерода в наземных экосистемах 44

2.1. Режим CO_2 как специфическая характеристика экосистемы . . . . . —
2.2. Потоки CO_2 и продуктивность растительных сообществ 56
2.3. Баланс углерода в растительных сообществах . . . 63
2.4. Сезонная динамика *NEP* и амплитуда сезонных изменений C_{CO_2} в атмосфере 71

Глава 3. Глобальные оценки продуктивности и биомассы наземных экосистем 76

3.1. Глобальные оценки первичной нетто- продуктивности и ее распределение . . . . . —
3.2. Общая (брутто) первичная продуктивность 85
3.3. Фитомасса наземных растений 88
3.4. Соотношение надземных и подземных частей фитомассы 98

Глава 4. Органический углерод в почве 100

4.1. Механизм образования почвенной органики . . . . —
4.2. Запасы органического углерода в почвах 110
4.3. Соотношение процессов минерализации и гумификации 121
4.4. Интенсивность выделения CO_2 с поверхности почв 128
4.5. Оценки мобильности органического углерода в почвах 137

Глава 5. Органический углерод в океане и глобальный цикл углерода 142

5.1. Основные продуценты органического вещества в водоемах и факторы, лимитирующие автотрофную ассимиляцию углерода . . . . . —
5.2. Распределение фитопланктона в океане и других водоемах 153

5.3. Глобальные оценки первичной нетто-продуктивности 159
5.4. Превращения органического углерода в океане . . 164
5.5. Глобальный цикл углерода 172

Часть II. Современные изменения биотических составляющих углеродного цикла и роль биоты в увеличении концентрации CO_2 в атмосфере 176

Глава 6. Антропогенные изменения в резервуарах $C_{орг}$ континентальной биоты и почв 177

6.1. Изменения площадей и биомассы лесов . . . . . —
6.2. Антропогенные воздействия на почвенный резервуар углерода 188
6.3. Определение потоков углерода в атмосферу при антропогенных изменениях наземной фитомассы и почв за последние 120 лет 195

Глава 7. Роль биоты в увеличении концентрации атмосферного углекислого газа в современную эпоху 200

7.1. Изменения концентрации CO_2 в атмосфере в прошлом и рост C_{CO_2} в современной атмосфере . . . . —
7.2. Анализ тренда амплитуд сезонной динамики C и изменение продуктивности континентальной биоты 207
7.3. Реакция отдельных растений и растительных сообществ на увеличение концентрации углекислого газа 210

Заключение 219
Список литературы 223
Предметный указатель 244

Монография

Кира Ивановна Кобак

Биотические компоненты углеродного цикла

Редактор О. Э. Александрова. Художник И. Г. Архипов. Технический редактор Г. В. Ивкова. Корректор Л. И. Хромова. ИБ № 1788. Сдано в набор 26.05.87. Подписано в печать 12.02.88. М-27040. Формат 60×90¹/₁₆. Бум. тип. № 2. Лит. гарн. Печать высокая. Печ. л. 15,5. Кр.-отт. 15,5. Уч.-изд. л. 18,34. Тираж 760 экз. Индекс МОЛ-201. Заказ № 526 М. Цена 3 р. 20 к. Гидрометеоиздат. 199226. Ленинград, ул. Беринга, 38.

Ленинградская типография № 8 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 190000, Ленинград, Прачечный переулок, 6.