

Это русский вариант статьи, опубликованной на английском языке в журнале Russian Journal of Ecosystem Ecology: Nefiodov, A. V. Universal patterns of matter and energy fluxes in land and ocean ecosystems / A. V. Nefiodov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2020. – Vol. 5 (2). – DOI 10.21685/2500-0578-2020-2-6.

В авторской редакции!

УДК 574.4*574.5

**УНИВЕРСАЛЬНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОТОКОВ
ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ В ЭКОСИСТЕМАХ СУШИ И ОКЕАНА**

А. В. Нефёдов

Петербургский институт ядерной физики им. Б. П. Константинова НИЦ «Курчатовский институт», Россия, 188300, г. Гатчина, Ленинградская область E-mail: anef@thd.pnpi.spb.ru

Аннотация. В работе (Gorshkov, Makarieva 2020) были получены фундаментальные соотношения для потоков вещества и энергии в наземных экосистемах. С учётом универсальных характеристик биоты это позволило оценить вертикальную толщину слоя живой биомассы автотрофов и гетеротрофов. Также было исследовано распределение потребления продукции биоты в зависимости от размера тела гетеротрофов. Для крупных животных потребление энергии в устойчивых экосистемах было оценено величиной порядка одного процента от первичной продукции. В настоящем комментарии показано, что результаты работы (Gorshkov, Makarieva 2020) справедливы также для экосистем океана и таким образом носят универсальный характер для жизни в целом. Это имеет первостепенное значение для жизнедеятельности человека на Земле.

Ключевые слова: *биотическая регуляция, поток энергии, фотосинтез, метаболизм, продуктивность, автотрофы, гетеротрофы, планктон*

1. О системе единиц и размерностях физических величин

Поскольку плотность живых организмов практически совпадает с плотностью воды $\rho = 1 \text{ г/м}^3$, живая масса m и характерный объём тела l^3 связаны посредством соотношения $m = \rho l^3$. Универсальность плотности ρ позволяет сократить число размерностей. Полагая по определению $\rho \equiv 1$, имеем $m = l^3$, так что 1 г живой массы = 0.1 гС = 1 см³. Второе равенство написано с учётом того, что в живой массе содержится около 10% углерода С.

Аналогично, в метеорологии и гидрологии соотношение $m = l^3$ позволяет связать массу и объём осадков, так что количество осадков, выпавших на единицу площади земной поверхности за единицу времени (например, за год) приобретает размерность скорости (мм/год):

$$1 \frac{\text{кг}}{\text{м}^2 \cdot \text{год}} = 10^3 \frac{\text{см}^3}{\text{м}^2 \cdot \text{год}} = 1 \frac{\text{мм}}{\text{год}}.$$

Для биоты энергосодержание на единицу живой массы является универсальной величиной (Горшков 1995):

$$K = 4,2 \frac{\text{кДж}}{\text{г}} = 42 \frac{\text{кДж}}{\text{гС}} = 4,2 \frac{\text{кДж}}{\text{см}^3}. \quad (1)$$

Величина K позволяет характеризовать потоки органических веществ и живой массы в энергетических единицах. Понятие *плотности потока энергии* (или иногда просто *плотности мощности*, имеющей размерность Вт/м²) применительно к живому организму, означает количество энергии (Дж), переносимого в единицу времени (с) через единицу площади проекции организма на поверхность Земли (м²).

Десятичные приставки для обозначений дольных и кратных единиц, использованные в работе:

10^{-12} пико (п), 10^{-6} микро (мк), 10^{-3} милли (м), 10^{-2} санти (с), 10^3 кило (к), 10^9 гига (Г).

2. Энергетические потоки в биоте океана

Согласно концепции биотической регуляции (Горшков 1995; Gorshkov et al. 2000) жизнь на Земле устойчиво существует благодаря управляемой разомкнутости круговорота веществ. Концентрации органических и неорганических веществ удерживаются биотой в оптимальном (наиболее благоприятном) для жизни стационарном состоянии. В отсутствие внешних возмущений окружающей среды поток синтезированной органики компенсируется обратным потоком неорганических веществ, так что круговорот веществ замкнут. При наличии внешних возмущений живые организмы функционируют так, чтобы путём направленных отклонений от замкнутости биохимических круговоротов компенсировать возникающие неблагоприятные изменения концентраций жизненно-важных веществ и вернуть среду в первоначальное оптимальное состояние. Биосфера (глобальная биота вместе с окружающей её и взаимодействующей с ней внешней средой) сохраняет свою устойчивость только, если возмущения не превышают некоторого предельно допустимого (порогового) значения.

В работе (Gorshkov, Makarieva 2020) в рамках концепции биотической регуляции исследованы фундаментальные соотношения для потоков вещества и энергии в экосистемах суши. В данном комментарии эти соотношения применяются к экосистемам океана. В основе рассмотрения лежат законы сохранения вещества и энергии, а также существование оптимальной средней удельной величины дыхания наземной и океанической биоты.

Фитопланктон океана состоит главным образом из одноклеточных организмов, которые синтезируют органическое вещество своих тел из неорганических элементов за счёт поглощения солнечных фотонов (автотрофы). Реакция фотосинтеза может происходить только в верхнем (фотическом) слое океана, куда проникает солнечный свет. Глубина этого слоя зависит от степени прозрачности воды, которая определяется продуктивностью фитопланктона (Whittaker 1975), и в открытом океане

достигает в среднем около 80 метров. На глубине до 20 метров поглощается уже примерно 90% солнечного излучения. В отличие от неподвижного растительного покрова суши, фитопланктон перемешивается случайным образом посредством турбулентной диффузии ветровой мощностью атмосферы. Этому способствует наличие вертикального температурного градиента (термоклин) и, соответственно, скачка плотности воды (пикноклин).

Органическое вещество фитопланктона поедается гетеротрофами, которые разлагают его на неорганические вещества. Гетеротрофы океана включают бактерии, а также эукариотические одно- и многоклеточные организмы (зоопланктон, т.е. животные пассивно плавучие). Крупные представители зоопланктона способны самостоятельно плавать в вертикальном измерении. Кроме того, есть ещё нектон (рыбы и морские млекопитающие, плавающие в 3-мерном объеме океана) и бентос (организмы, обитающие на дне).

Жизнь устроена таким образом, что разложение органики не мешает её синтезу. Для этого в океане прямой и обратный процессы разделены пространственно: синтез органических веществ возможен только в фотическом слое, а их разложение происходит по всей глубине океана, включая донные отложения. В прозрачной воде фотический слой простирается до глубины $H \sim 200$ метров и совпадает с эпипелагической зоной, в которой сосредоточена практически вся биомасса океана, включая фитопланктон, зоопланктон и нектон.

Полная (валовая) продукция фотосинтеза в океане разделяется на дыхание фитопланктона и его чистую первичную продукцию, которая поедается гетеротрофами. Часть чистой первичной продукции, которая связана с потоком питательных веществ из глубины океана в эпипелагический слой, называется новой (или экспортной) продукцией.

Глобальные значения чистой первичной продукции суши $P_g = 56$ ГтС/год и океана $P_o = 49$ ГтС/год известны из многочисленных независимых

измерений и оценок (Field et al. 1998). При площади водной поверхности $S_o = 3,6 \cdot 10^8 \text{ км}^2$ чистая первичная продуктивность океана равна

$$P = \frac{P_o}{S_o} = 0,14 \text{ кгС}/(\text{год} \cdot \text{м}^2) = 0,2 \text{ Вт}/\text{м}^2. \quad (2)$$

Данная величина определяет среднеглобальную мощность потока синтеза органики на единичную площадь поверхности. В океане значение P (2) в разы меньше, чем на суше, где оно оценивается на уровне $0,5\text{--}1 \text{ Вт}/\text{м}^2$ (Whittaker 1975; Gorshkov, Makarieva 2020). Это различие связано с сильным поглощением солнечного излучения в воде (Field et al. 1998). Однако из-за того, что площадь океана почти в 2,5 раза больше площади суши, интегральные значения P_o и P_g примерно совпадают, т.е. биота суши и океана взаимодействуют через общую атмосферу согласованно, как равные по мощности экологические партнёры.

В обширных районах океана наибольший вклад в первичную продуктивность дают два рода цианобактерий *Prochlorococcus* и *Synechococcus* с размерами клеток $0,5\text{--}0,7 \text{ мкм}$ и $0,8\text{--}1,5 \text{ мкм}$, соответственно (Flombaum et al. 2013). Среди гетеротрофов, как правило, доминируют одноклеточный эукариотический зоопланктон с линейным размером от ~ 1 до $\sim 200 \text{ мкм}$ и бактерии с размером от $\sim 0,3$ до $\sim 1 \text{ мкм}$. Именно бактерии разлагают бóльшую часть органического вещества в океане, причём эти потоки вещества идут по детритному каналу, т.е. бактерии потребляют органику в виде омертвевших остатков других живых организмов (Toggweiler 1990). В тропическом и субтропическом регионах питательные вещества главным образом рециркулируют в эпипелагической зоне, а относительный вклад новой продукции мал. Частицы фитодетрита и фекальные частицы микрозоопланктона при погружении из фотической зоны накапливаются на глубине пикноклина (уровне, ниже которого плотность воды скачкообразно возрастает), играющего роль “жидкого дна”.

Более продуктивные акватории Мирового океана расположены в прибрежных водах, в умеренных и северных широтах (Huston and Wolvertson

2009). Помимо бактерий с размером клеток до ~ 1 мкм здесь широко распространены крупный фитопланктон с размером клеток от ~ 5 до ~ 100 мкм и многоклеточный зоопланктон с размером тела τ 200 мкм. Частицы фитодетрита и фекальных выделений макрозоопланктона могут быть достаточно массивными и погружаются вглубь океана, проходя через пикноклин. Вклад новой продукции значителен из-за большого потока питательных веществ из глубины океана (апвеллинг) и сравним с вкладом от рециркуляции питательных веществ в фотическом слое.

Согласно законам сохранения вещества и энергии, мощность фотосинтеза F (Вт/м²), приходящаяся на единичную площадь поверхности океана, в стационарном случае расходуется на дыхание J (Вт/м²) фитопланктона и его чистую первичную продуктивность P (Вт/м²) (Gorshkov, Makarieva 2020):

$$F = J + P, \quad J = Ql, \quad P = Q_h l_h. \quad (3)$$

Здесь J (Вт/м²) = Q (Вт/м³) · l (м) имеет смысл дыхания фитопланктона с полной биомассой, характеризуемой эффективным слоем толщины l (м) и приходящейся на единицу площади горизонтальной поверхности (см. раздел 1). Соответственно, Q_h и l_h – дыхание на единицу объёма и толщина эффективного слоя гетеротрофов.

Дыхание мельчайшего фитопланктона и разлагающих его гетеротрофов-прокариотов оценим следующим образом (Makarieva et al. 2008, таблица 1):

$$Q = 10 \text{ Вт/кг} = 10 \text{ кВт/м}^3, \quad Q_h = 5 \text{ Вт/кг} = 5 \text{ кВт/м}^3. \quad (4)$$

В стационарном состоянии слой фитопланктона толщиной $l = l_c$ тратит на дыхание мощность $J_c = Q l_c$ примерно равную чистой первичной продуктивности $P_c = F - J_c \approx J_c$ (Whittaker, Likens 1975; Arístegui, Harrison 2002). Чистая первичная продуктивность полностью съедается слоем гетеротрофов толщиной l_h :

$$P_c \approx Q l_c \approx Q_h l_h = P. \quad (5)$$

Соответственно, валовую первичную продуктивность можно записать в виде

$$F = J_c + P_c \approx 2P_c = 2Q l_c, \quad (6)$$

что с учётом оценки (2) даёт

$$F \approx 2P = 0,4 \text{ Вт/м}^2. \quad (7)$$

Из формул (4) и (5) находим толщину слоёв фитопланктона и гетеротрофов:

$$l_c = \frac{P}{Q} = 0,02 \text{ мм}, \quad l_h = \frac{P}{Q_h} = 0,04 \text{ мм}. \quad (8)$$

Согласно (5) и (6) стационарный поток энергии фотосинтеза разделяется примерно поровну между метаболическими мощностями (дыханием) автотрофов и гетеротрофов, отвечающих за противоположно направленные потоки биологического синтеза и разложения органических веществ (Горшков, Макарьева 2020).

С учётом (1) и (5) время $\tau = K/Q$ разложения живой массы фитопланктона за счёт дыхания совпадает со временем Kl_c/P_c её синтеза в слое толщиной l_c :

$$\tau = K/Q \approx Kl_c/P = 4 \cdot 10^5 \text{ с} = 5 \text{ суток}. \quad (9)$$

Из-за разницы в скоростях дыхания время оборота τ (9) биомассы фитопланктона на порядок меньше, чем для зелёных листьев растений суши (Gorshkov, Makarieva 2020).

Зная значение l_c (8) и площадь поверхности океана S_o , получим объём живого слоя фитопланктона $V_c = l_c S_o = 7 \text{ км}^3$, биомасса которого оценивается как $\sim 0,7 \text{ ГтС}$. Это число согласуется в пределах погрешностей с современными экспериментальными оценками по биомассе цианобактерий ($\sim 0,3 \text{ ГтС}$) и общей биомассе морских автотрофов ($\sim 1,3 \text{ ГтС}$) (Bar-On et al 2018), большую часть которой составляют микроводоросли. Аналогично из толщины слоя l_h (8) получаем оценки для объёма $V_h = l_h S_o = 14 \text{ км}^3$ и биомассы ($\sim 1,4 \text{ ГтС}$) гетеротрофов. Согласно экспериментальным данным (Bar-On et al 2018) биомасса морских гетеротрофов-прокариотов оценивается величиной $\sim 1,6 \text{ ГтС}$, содержащей вклады биомасс бактерий ($\sim 1,3 \text{ ГтС}$) и архей ($\sim 0,3 \text{ ГтС}$). Отметим также, что большой запас ($\sim 10 \text{ ГтС}$) практически метаболически неактивных бентосных прокариотов можно рассматривать

как резервную мощность биоты океана, предназначенную для быстрой компенсации внезапных возмущений окружающей среды.

Дыхание мельчайшего фитопланктона Q на порядок выше, чем дыхание зелёных листьев на суше, однако находится на верхнем пределе диапазона *оптимальных* значений (Makarieva et al 2008). Кроме того, плотность мощности потока синтеза органики P (2) в воде ниже, чем на суше. В силу этих двух факторов толщина слоя фитопланктона l_c (8) в океане оказывается в 50 раз меньше, чем толщина живого слоя наземной растительности, равная 1 мм (Gorshkov, Makarieva 2020). В абсолютном выражении живая биомасса автотрофов в океане и зелёных листьев на суше отличается по порядку величины и оценивается как $\sim 1,3$ ГтС и ~ 15 ГтС, соответственно (Bar-On et al 2018). При распределении слоя l_c (8) по эпипелагической зоне до глубины $H \sim 200$ метров концентрация живого фитопланктона оказывается ничтожно малой. Кроме того, короткое время оборота τ (9) биомассы одноклеточного фитопланктона совпадает со временем жизни клетки. Это не приводит к накоплению живой растительной биомассы, как это происходит в случае лесного покрова на суше. Фактическое отсутствие кормовой базы делает существование крупных растительноядных животных в открытом океане невозможным (Gorshkov, Makarieva 2020).

3. Распределение энергопотребления гетеротрофов по их размерам

Рассмотрим распределение потребления энергии гетеротрофами океана в зависимости от размера L их тел (рис. 1). Данные о глобальной продукции морских организмов с массой тела m в диапазоне от 10 мкг до 1 т заимствованы из таблицы 1 работы (Jennings et al 2008). Исследованный диапазон масс тела был разбит на два интервала: $10 \text{ мкг} \leq m \leq 1 \text{ г}$ и $1 \text{ г} \leq m \leq 1 \text{ т}$, соответствующие интервалам длины тела $215 \text{ мкм} \leq L \leq 1 \text{ см}$ и $1 \text{ см} \leq L \leq 1 \text{ м}$. Мощность потребления органического вещества организмами из каждого интервала была вычислена путём деления продукции организмов из этого интервала на эффективность переноса энергии ε с одного

трофического уровня на другой, принятую равной $\varepsilon = 0.125$ как в работе (Jennings et al 2008). Полная мощность потребления органического вещества всеми животными из таблицы 1 работы (Jennings et al 2008) оказывается равной 8 ГтС/год, что соответствует примерно 16,5% от глобального значения чистой первичной продукции океана $P_o = 49$ ГтС/год (Field et al. 1998). Это означает, что основная мощность потребления органического вещества (~ 83%, что соответствует ~ 41 ГтС/год) приходится на бактерии и микрозоопланктон с массами $1 \text{ пг} \leq m \leq 10 \text{ мкг}$ и размерами тел $1 \text{ мкм} \leq L \leq 215 \text{ мкм}$. Именно эти мельчайшие организмы напрямую потребляют большую часть чистой первичной продукции, синтезируемой фитопланктоном (см. рис. 1).

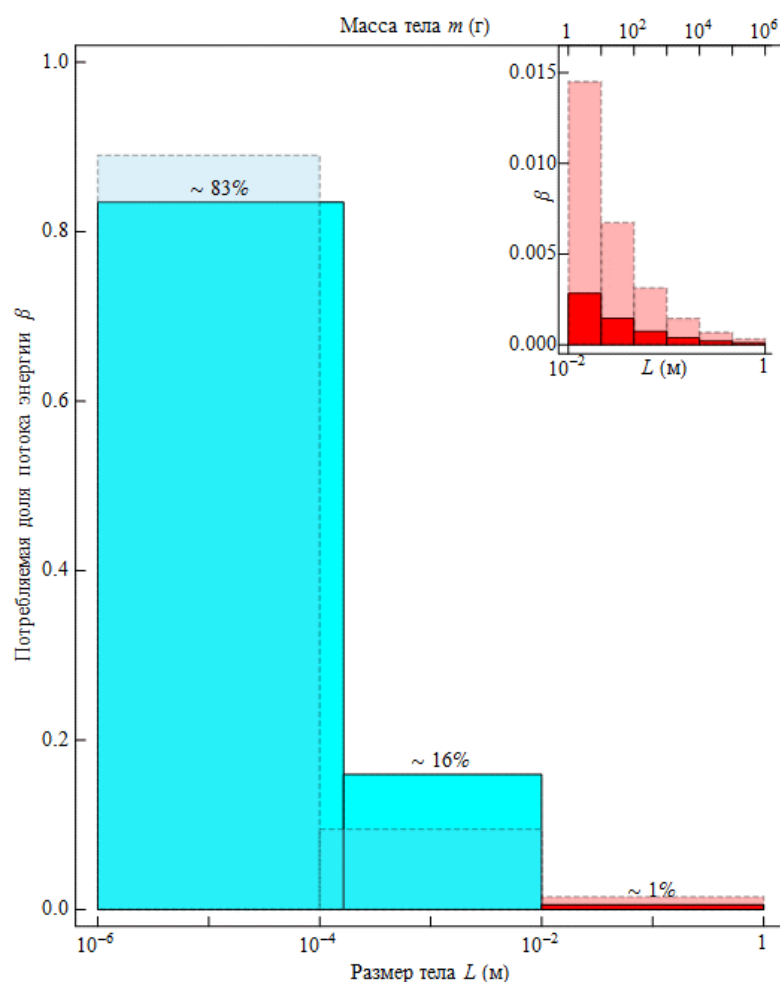


Рис. 1. Доля потребления β органического вещества гетеротрофами океана (сплошные линии, вычислено в данной работе) и устойчивых экосистем суши (пунктирные линии, взято из работ (Горшков 1981; Makarieva et al 2004;

Gorshkov, Makarieva 2020) в зависимости от размера тела. Характерный линейный размер L связан с живой массой m посредством соотношения $L(\text{см}) = m^{1/3} (\text{г}^{1/3})$. Области сверхтонкой настройки, соответствующие самым крупным размерам тела, закрашены оттенками красного цвета.

Организмы с размерами в интервалах $215 \text{ мкм} \leq L \leq 1 \text{ см}$ и $1 \text{ см} \leq L \leq 1 \text{ м}$ играют роль тонкой и сверхтонкой подстройки в функционировании экосистемы, соответственно, несмотря на то, что биомасса морских животных ($\sim 2 \text{ ГтС}$) (Bar-On et al 2018) превышает совокупную биомассу океанических автотрофов. Последнее обстоятельство связано с малой метаболической активностью гетеротрофов, обусловленной высокой стоимостью дыхания в вязкой водной среде с низким содержанием кислорода (Makarieva et al 2008).

Для сравнения на рис. 1 пунктиром приведено также распределение потребления чистой первичной продукции в не нарушенных антропогенным воздействием наземных экосистемах, в которое $\sim 90\%$ вклада вносят бактерии и грибы-сапрофаги, $\sim 10\%$ – беспозвоночные и $\sim 1\%$ – позвоночные (главным образом млекопитающие) животные (Горшков 1981; Makarieva et al 2004; Gorshkov, Makarieva 2020). Эти две гистограммы имеют похожую структуру и описывают универсальную закономерность энергетических потоков в устойчивой естественной биоте. Расхождение распределений для крупных организмов на суше и в океане (графики в правом верхнем углу рис. 1), по-видимому, связано с перевыловом рыбы.

Для многоклеточного фитопланктона время оборота τ (9) биомассы не совпадает со временем жизни клетки. Растительная биомасса может накапливаться до концентраций, достаточных для прямого потребления макроскопическим зоопланктоном с размером тела $L \approx 200 \text{ мкм}$ (средний интервал гистограммы на рис. 1). Эти организмы оказывают существенное влияние на продуктивность локальных экосистем за счёт регулирования потоков мёртвого органического вещества, проходящих через пикноклин (и

соответственно, потоков новой продукции). На суше средний интервал гистограммы на рис. 1 представлен беспозвоночными организмами, в частности, насекомыми, которые допущены до опыления многих видов растений и, таким образом, также оказывают существенное влияние на чистую первичную продуктивность и, таким образом, на общее функционирование экосистемы.

4. Парадоксы планктона

Проблема планктона первоначально была описана в работе (Hutchinson 1961) и заключается в непонимании того, каким образом большое разнообразие конкурирующих видов фитопланктона устойчиво сосуществует в водных экосистемах при кажущейся ограниченности ресурсов. Эта тема до сих пор актуальна, а исследования вызывают только новые вопросы (см., например, Roy, Chattopadhyay 2007; Cuesta et al 2018; Filatov 2019).

В действительности, парадоксы планктона состоят в некорректной формулировке задачи. Без учёта того, что именно естественная биота является главным регулятором окружающей среды, нельзя ни понять эти проблемы в лабораторных условиях, ни описать их в математических моделях. Только в рамках концепции биотической регуляции можно соединить кажущиеся не связанными друг с другом парадоксальные явления в единую самосогласованную картину. Многообразие видов необходимо для выполнения сложнейшей задачи по поддержанию неизменности окружающей среды. В силу закона больших чисел биота эффективно минимизирует флуктуации параметров окружающей среды, которую поддерживает в сильно неравновесном физико-химическом состоянии. Окружающая среда обладает «кажущейся ограниченностью ресурсов» именно потому, что она наиболее благоприятна для жизни. В таком оптимальном состоянии все виды экологического сообщества, через которые проходит основная доля энергетических потоков, дышат с оптимальной скоростью.

Малочисленные популяции могут существовать только в очень стабильных (слабо флуктуирующих) внешних условиях, поскольку вероятность выживаемости вида при малом числе особей уменьшается. Стабильность внешних условий поддерживается самой биотой за счёт быстрой компенсации любых допороговых возмущений. При фиксированном первичном потоке солнечной энергии в устойчивой экосистеме может существовать больше видов с меньшей численностью особей (Горшков 1995, раздел 3.9), что объясняет большое разнообразие видов океанического фитопланктона.

Далее, генетическая программа биотической регуляции должна жёстко стабилизироваться естественным отбором (Горшков, Макарьева 2020). Эта стабилизация объясняет, почему при огромных численностях популяций некоторых широко распространённых видов фитопланктона, например, таких как *Emiliana huxleyi* (Haptophyta), эти виды имеют очень низкую генетическую изменчивость (так называемый парадокс Левонтина) (Filatov 2019).

5. Заключение

Зародившись в океане, жизнь не прекращалась с момента её возникновения. Например, согласно палеонтологическим данным, одними из самых ранних экосистем, появившимися около 3,5 миллиардов лет назад, были микробные маты (симбиотические сообщества микроорганизмов, состоящие главным образом из прокариотов), которые в современных формах до сих пор обитают на Земле (Seckbach, Oren 2010). Окружающая среда сформировалась благодаря жизнедеятельности прокариотов (Катола 2014).

На сегодняшний день нет свидетельств того, что биота когда-либо теряла свою устойчивость и, соответственно, контроль над окружающей её средой. Несмотря на происходившие в истории жизни массовые вымирания высших таксонов флоры и фауны (Raup, Sepkoski 1982), окружающая среда

всегда оставалась пригодной для проживания. Ключевой проблемой являются не изменения биоразнообразия в результате катастроф, а неизвестная временная динамика продуктивности глобальной биоты.

В настоящее время валовая мощность биоты Земли составляет ~ 200 ГтС/год (Field et al. 1998) и в стационарном состоянии расходуется на дыхание автотрофов и гетеротрофов в примерно равной пропорции. Одноклеточные организмы микроскопических размеров пропускают через себя до ~ 90% мощности потока питательных веществ и энергии и выполняют основную работу по поддержанию оптимального для жизни состояния окружающей среды. В силу огромного количества живых организмов (Горшков 1995; Whitman et al. 1998), флуктуации потоков синтеза и разложения минимизированы относительно динамически равновесного значения в соответствии с законом больших чисел. Отметим, что оценка количества клеток в биосфере была впервые получена В. Г. Горшковым (Горшков 1995).

Человек по своей экологически разрешённой доле потребления продукции биосферы аналогичен крупному позвоночному животному и ограничен областью сверхтонкой подстройки (см. рис. 1). Поскольку глобальная мощность биоты, доступная гетеротрофам, составляет ~ 100 ГтС/год (Field et al. 1998), то потребление общего потока вещества и энергии на пороговом уровне ~ 1% оценивается величиной ~ 1 ГтС/год. Сюда входит пища людей, корм скота и потребление древесины лесов. В настоящее время предельно допустимый уровень превышен по порядку величины (Горшков 1981; Vitousek et al 1986; Горшков 1995) в значительной мере из-за перенаселения и уничтожения естественных лесов.

Нарушение в распределении энергопотребления в экосистемах суши привело к нарушению наблюдаемой устойчивости окружающей среды и деградации климата. Фитопланктон имеет настолько низкую концентрацию биомассы, что человечество до сих пор не смогло его использовать. Поэтому основа энергетики океанических экосистем осталась относительно

не нарушенной. Мощность биотической регуляции сегодня обеспечивается экосистемами океана и малонарушенными экосистемами суши, главным образом естественными лесами.

В философии известно такое утверждение как «Свобода есть познанная необходимость», приписываемое многим авторам (см., например, Engels 1977), но интерпретируемое ими по-разному. В контексте концепции биотической регуляции существование принципиального ограничения на потребляемые потоки вещества и энергии означает первичность законов природы, с которыми человечеству необходимо привести в согласие свои потребности. Только ограничив потребление на допороговом уровне и, соответственно, понизив современную численность населения, человечество сможет свободно жить и развиваться на планете, не заботясь о проблемах окружающей среды. Устойчивость оптимальной окружающей среды и климата будут обеспечиваться естественной биотой Земли, поскольку только она способна решить эту задачу.

Цитированная литература

Arístegui J., Harrison W. G. Decoupling of primary production and community respiration in the ocean: implications for regional carbon studies. *Aquatic Microbial Ecology*. 2002, vol. 29, pp. 199–209. DOI: 10.3354/ame029199.

Bar-On Y. M., Phillips R., Milo R. The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2018, vol. 115 (25), pp. 6506–6511. DOI: 10.1073/pnas.1711842115.

Cuesta J. A., Delius G. W., Law R. Sheldon spectrum and the plankton paradox: two sides of the same coin—a trait-based plankton size-spectrum model. *Journal of Mathematical Biology*. 2018, vol. 76, pp. 67–96. DOI: 10.1007/s00285-017-1132-7.

Engels F. *Herr Eugen Dühring's Revolution in Science (Anti-Dühring)*. Moscow: Progress Publishers, 1977, 520 p.

Field C. B., Behrenfeld M. J., Randerson J. T., Falkowski P. Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science*. 1998, vol. 281 (5374), pp. 237–240. DOI: 10.1126/science.281.5374.237.

Filatov D. A. Extreme Lewontin's Paradox in Ubiquitous Marine Phytoplankton Species. *Molecular Biology and Evolution*. 2019, vol. 36 (1), pp. 4–14. DOI: 10.1093/molbev/msy195.

Flombaum P., Gallegos J. L., Gordillo R. A., Rincón J., Zabala L. L., Jiao N., Karl D. M., Li W. K. W., Lomas M. W., Veneziano D., Vera C. S., Vrugt J. A., Martiny A. C. Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2013, vol. 110 (24), pp. 9824–9829. DOI: 10.1073/pnas.1307701110.

Gorshkov V. G., Makarieva A. M. Key ecological parameters of immotile versus locomotive life. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2020, vol. 5 (1), pp. 1-18. DOI: 10.21685/2500-0578-2020-1-1.

Gorshkov V. G., Gorshkov V. V., Makarieva A. M. *Biotic regulation of the environment: Key issue of global change*. London: Springer, 2000, 368 p.

Huston M. A., Wolverton S. The global distribution of net primary production: resolving the paradox. *Ecological Monographs*. 2009, vol. 79 (3), pp. 343–377. DOI: 10.1890/08-0588.1.

Hutchinson G.E. The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*. 1961, vol. 95 (882), pp. 137–145. <http://www.jstor.org/stable/2458386>.

Jennings S., Mélin F., Blanchard J. L., Forster R. M., Dulvy N. K., Wilson R. W. Global-scale predictions of community and ecosystem properties from simple ecological theory. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2008, vol. 275 (1641), pp. 1375–1383. DOI: 10.1098/rspb.2008.0192.

Makarieva A. M., Gorshkov V. G., Li B.-L. Body size, energy consumption and allometric scaling: A new dimension in the diversity-stability debate. *Ecological Complexity*. 2004, vol. 1 (2), pp. 139–175. DOI: 10.1016/j.ecocom.2004.02.003.

Makarieva A. M., Gorshkov V. G., Li B.-L., Chown S. L., Reich P. B., Gavrillov V. M. Mean mass-specific metabolic rates are strikingly similar across life's major domains: Evidence for life's metabolic optimum. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 2008, vol. 105 (44), pp. 16994–16999. DOI: 10.1073/pnas.0802148105.

Raup D. M., Sepkoski J. J. Jr. Mass Extinctions in the Marine Fossil Record. *Science*. 1982, vol. 215 (4539), pp. 1501–1503. DOI: 10.1126/science.215.4539.1501.

Roy S., Chattopadhyay J. Towards a resolution of 'the paradox of the plankton': A brief overview of the proposed mechanisms. *Ecological Complexity*. 2007, vol. 4 (1-2), pp. 26–33. DOI: 10.1016/j.ecocom.2007.02.016.

Microbial Mats: Modern and Ancient Microorganisms in Stratified Systems. In Series: Seckbach J., Oren A. (Eds.) *Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, vol. 14. Springer Netherlands, 2010, 606 p. DOI: 10.1007/978-90-481-3799-2.

Toggweiler J. R. Diving into the organic soup. *Nature*. 1990, vol. 345, pp. 203–204. DOI: 10.1038/345203a0.

Vitousek P. M., Ehrlich P. R., Ehrlich A. H., Matson P. A. Human Appropriation of the Products of Photosynthesis. *BioScience*. 1986, vol. 36 (6), pp. 368–373. DOI: 10.2307/1310258.

Whittaker R. H., Likens G. E. The Biosphere and Man. In Series: Lieth H., Whittaker R. H. (Eds.) *Primary Productivity of the Biosphere. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol. 14. Berlin: Springer, 1975, pp. 305–328. DOI: 10.1007/978-3-642-80913-2_15.

Whittaker R. H. *Communities and Ecosystems*. New York: MacMillan Publishing Co. Inc., 2nd edition, 1975, 385 p.

Whitman W. B., Coleman D. C., Wiebe W. J. Prokaryotes: The unseen majority. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 1998, vol. 95 (12), pp. 6578–6583. DOI: 10.1073/pnas.95.12.6578.

Горшков В. Г. Распределение потоков энергии по организмам разных размеров. *Журнал общей биологии*. 1981, 42(3), 417–429.

Горшков В. Г. *Физические и биологические основы устойчивости жизни*. Москва: ВИНТИ, 1995, 470 с.

Катола В. М. (2014) Древние прокариоты: происхождение, эволюционный путь и роль в истории Земли (краткий обзор литературы). *Бюллетень физиологии и патологии дыхания*. 2014, вып. 52, 129–135.