

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



24
—
1986

and functional parameters. The individual mass, as a particular case of the dimensional spectrum, is the basis of this series. It is shown that both the individual complex plant and marine ecosystem may be described as „dimensional spectra“ of the polydisperse living substance according to V. I. Vernadsky. Attention is paid to the similarity of the dimensional spectrum of the living substance in marine ecosystems and the *Cystosira thallum*. Individual development of the marine planktonic community and ensemble of the *Cystosira* axial structures are compared. The dimensional (ontogenetic) series consists of a number of states of trophic provision — the maximal at the beginning and minimal in the end of the series.

УДК 577.4

Ю. Г. КАМЕНИР

РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ЦИКЛИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ВЗАИМОСВЯЗЬ ПАРАМЕТРОВ

Современный этап развития гидробиологии характеризуется масштабом, остротой и неотложным характером теоретических и практических задач (загрязнение и деградация окружающей среды, снижение эффективности рыболовства, проблема энергетического дисбаланса Мирового океана и др.), с одной стороны, и возрастанием технического оснащения, разнообразия приемов и методов — с другой.

Поступающая информация, расширяя наши знания о характере, масштабах и разнообразии процессов, происходящих в океане, не всегда укладывается в рамки используемых в настоящее время концепций и схем. Многие специалисты высказывают мнение о необходимости разработки новых, более реалистических и детальных моделей трофической сети, потоков вещества и энергии в ней [7, 18]. Важнейшая особенность современного описания океана — огромное разнообразие процессов трансформации РОВ и детрита, регенерации биогенов, сравнительно замкнутый круговорот веществ, а также большая роль в этих процессах мельчайших организмов (1—3 мкм и менее) [2, 12, 17, 18, 21].

Одним из результатов разработки новых концептуальных моделей и технических средств может стать появление новых наборов параметров, достаточно полно и эффективно описывающих структуру и функционирование экосистем, а также удобных для измерения и анализа. К их числу, по нашему мнению, помимо таких общебиологических показателей, как АТФ, ДНК, РНК, хлорофилл, относится и размерная структура живого и биокосного вещества, образующего экосистему. Появление электронных и оптических приборов для подсчета числа частиц, определения их размеров и объема обеспечивает оперативный сбор в автоматическом режиме больших объемов информации, необходимой для описания размерного спектра [8, 16, 20]. Наличие информации о размерах (массе, площади поверхности тела) живых организмов во многих биологических исследованиях делает такой показатель (размерную характеристику) удобным для упорядочения и классификации данных, что необходимо для выявления трендов и закономерностей [8, 9, 16]. Наличие обобщающих работ по влиянию размеров частиц (живые организмы, детрит и др.) на их свойства [6, 12—15, 20] делают его удобным при анализе моделей.

Анализу влияния размерной структуры на основные параметры экосистем и посвящена данная работа.

Модель, материалы, методы. § 1. Анализ проводится на базе теоретической модели. Литературные данные о влиянии размеров на основные параметры экосистемы (модели) собраны в виде графиков в единой системе координат. Для этого приняты следующие предположения:

- отношение сырой массы к углероду составляет 10 : 1;
- 1 гС = 10 ккал (41 868 Дж);

— частица размером 1 см имеет массу 1 г (аппроксимация кубом).

Округление снижает точность графиков, но повышает наглядность и удобство сопоставления. Оно применено в работе [17], откуда взяты наименования размерных групп, являющиеся верхними границами массы таких «кубов». Графики носят иллюстративный характер и не предназначены для использования в качестве номограмм.

§ 2. В работе [5] рассмотрена идеальная минимальная экосистема (ИМЭС) — иерархическая модель (рис. 1), замкнутый объем (буфер), в котором поддерживается постоянство ряда параметров (на рисунке обозначено штриховкой), обеспечивающих стабильность замкнутого потока (I^c) элементов, имеющих аналогичное строение.

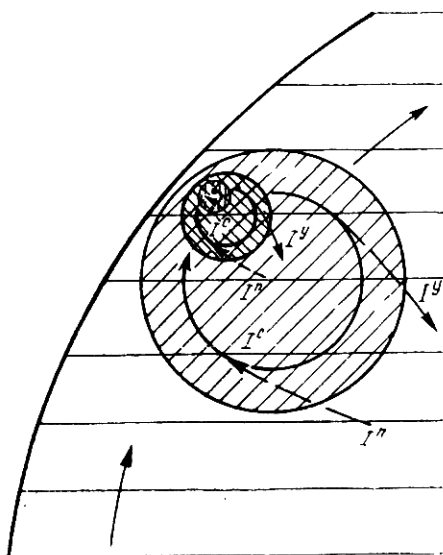


Рис. 1. Идеальная минимальная экосистема (ИМЭС).

Такая модель соответствует как геобиохимическому круговороту биосферы (самому верхнему известному уровню биологической иерархии), так и циклам биохимических реакций, в том числе внутриклеточных (самому нижнему).

Разумеется, в реальной системе неизбежны потери (утечки; на рис. 1 обозначены I^y), для компенсации которых необходим приток извне (I^u), а между отдельными этапами (поперечные черточки) неизбежны рассогласования, влияние которых на кольцевой поток сглаживается с помощью «страховых запасов», образующих пул системы.

Было предложено использовать эту модель и для описания биогеоценозов, преобразуя модель трофической сети в совокупность сравнительно замкнутых колец.

Для оценки эквивалентного им сводного потока была введена система количественных показателей:

мощность потока $I^c = \sum_{j=1}^m I_j^c$, где I_j^c — кольцевые субпотoki, на которые

можно разложить сеть, m — их число;

инерционность τ_k — среднее время прохождения единицы ресурса по кольцу;

лабильность $L = \left(\frac{1}{I} \frac{dI}{dt} \right)_{\max}$ — способность потока к изменению;

коэффициент замкнутости потока $K^3 = (I_{\text{вх } 1} - I^y - I^{y^6}) / I_{\text{вх } 1}$, где I^y — безвозвратные утечки из системы (потери энергии при дыхании, образовании неразложимых химических соединений, унос течением, хищником, человеком), I^{y^6} — утечка в буфер, создание «страховых запасов»;

рассогласование стыка — оценка качества согласования элементов, составляющих j -е кольцо $Rs_{ij} = (I_{\text{вых } i} - I_{\text{вх } i+1}) / (I_{\text{вых } i} + I_{\text{вх } i+1})$, где $I_{\text{вых } i}$ — выход продукта из элемента-поставщика (пример — продукция жертвы); $I_{\text{вх } i+1}$ — вход в элемент-потребитель (в данном примере —

рацион хищника). Для кольца в целом $Rs^2_j = \frac{1}{n_j} \sum_{i=1}^{n_j} Rs_{ij}$, где n_j — число этапов;

коэффициент флуктуаций оценивает стабильность потока — $K^4 = \sigma_I^2 / I^2$, где I — математическое ожидание величины потока, σ_I — дисперсия;

гомеостаз $g = \sigma_x / \sigma_y$, где y — характеристика системы, близость которой к норме существенна для системы; x — воздействие на систему (по А. П. Левичу). В данной модели существенным надо считать стабильность I^c , т. е. σ_c . Рассмотрен также иерархический гомеостаз $g = g_1 \cdot g_2 \dots g_n = \frac{\sigma_x}{\sigma_n} \dots \frac{\sigma_{l+1}}{\sigma_l} \frac{\sigma_l}{\sigma_j}$, где l — уровень буфера, n — количество ступеней иерархии;

стехиометрия системы $(I_e^c / I_f^c) : (I_e^p / I_f^p) : (I_e^y / I_f^y) : (B_e^p / B_f^p)$, где e, f — разные ресурсы; B^p — пул системы — суммарное количество соответствующего ресурса, запасенное во всех формах (растворенное неорганическое вещество, живые организмы, осадки, взвеси, РОВ).

Подобный подход уже использовался при описании потоков энергии и биогенов Финном [5], а отдельные количественные показатели и схемы рассматривались в работах, упомянутых в статье [5]. По приведенным в них цифрам, K^3 для биогенов довольно высок ($\approx 0,8$), а для энергии низок ($< 0,25$), что соответствует двум предельным типам K^3 : 1 — циркуляция и 0 — сквозной проток.

В идеальной системе, абсолютно не зависящей от окружающей среды, ни потерь, ни притока нет; $K^3 = 1$ (аналог вечного двигателя).

При описании ИМЭС было высказано предположение, что живучесть системы существенно зависит от силы, гибкости, стабильности циркуляционного потока (I^c), способности системы в нужное время направить его в нужное место. Это позволило определить значения параметров, соответствующие «норме» и «патологии» (что является, по мнению некоторых специалистов, одной из основных задач теоретической экологии). У системы, приближающейся к идеальной, $K^3 \approx 1$; $R_s, K^f, I^p, I^y \approx 0$.

Разумеется, данная модель описывает лишь одну сторону — материально-энергетический обмен; поэтому в реальных условиях значения параметров могут отличаться от приведенных. Так, для работы адаптационных механизмов необходимо: $K^f > 0$. Аналогично для обеспечения I^c системы более высокого уровня (кооперация) необходимо: $K^3 < 1$. Таким образом, концепция ИМЭС описывает тренды, а не точные значения. В таком смысле термин «идеальная экосистема» используется в настоящей работе.

Результаты и обсуждение. § 1. Сводка литературных данных приведена на рис. 2, 3. Каждый график представляет собой линию регрессии. Реальные данные имеют разброс, однако при анализе большого диапазона размеров тренды выявляются достаточно четко. Например, линия 9, на которой показана также одна из причин разброса, — «тонкая структура».

Сопоставление графиков позволяет выявить их взаимосвязь, в одних случаях явную, в других — проблематичную. Так, параллельность линий 9 и 10 показывает сходство уравнений

$$Q = 0,0746 W^{0,8}, \quad (1)$$

$$Q = 0,55 W^{0,8}, \quad (2)$$

отражающих зависимость суточного рациона (Q) от массы тела (W), а расстояние между ними — это следствие применения разных единиц измерения (грамм сырой массы и мкал соответственно). Вероятно, они могут быть объединены, что расширит размерный диапазон зависимости.

Обращает на себя внимание сходство углов наклона линий 1, 2, 6, 7, отражающее геометрию частиц и проявление этой геометрии при заполнении поверхности частиц бактериями (линии 3, 4) [13].

В других случаях сходство проявляется при преобразовании графиков. Так, линия 17 получена из линии 10, т. е. уравнения (2):

$$\frac{Q}{W} [\text{мкал} \cdot \text{мкал}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}] = 0,55 W^{-0,2} [\text{мкал}] —$$

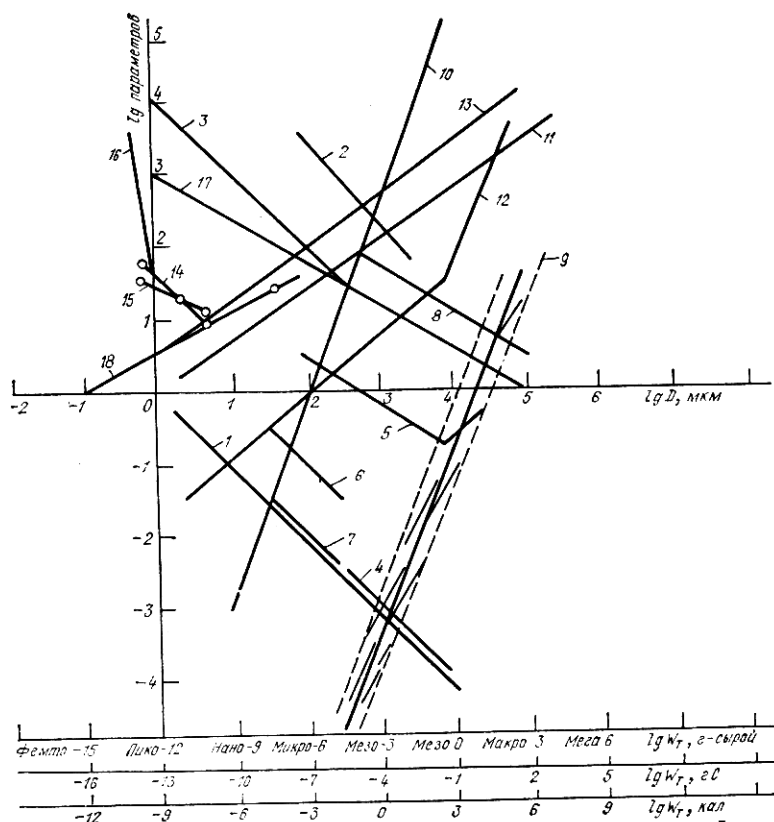


Рис. 2. Изменение функциональных характеристик экосистемы в зависимости от размеров (массы) составляющих ее частиц (живые организмы и детрит):

D — диаметр; S — площадь поверхности; V — объем. Цифрами обозначены линии отдельных соотношений: 1 — уравнение $\mu = D^{-1}$ [мкм] $\approx S/V$, геометрия частиц; 2 — суммарная площадь поверхности песчинок в единице объема ($\text{см}^2/10 \text{ см}^3$) [13]; 3 — численность бактерий ($10^3 \cdot \text{г}^{-1}$ частиц) [13]; 4 — потребление кислорода песком ($\text{мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) [13]; 5 — потребление кислорода детритом ($\text{мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) [13]; 6 — $C_{\text{орг}}$, % [13]; 7 — $N_{\text{орг}}$, % [13]; 8 — относительная величина суточного рациона ракообразных, % массы тела [6]; 9 — суточный рацион ракообразных ($\text{г сыр} \times \text{экз}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$) [6]; 10 — потребление кислорода (по 38 систематическим группам, $\text{мкал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$) [10]; 11 — τ_c — время потребления количества пищи, равного калорийности тела (ч), аналог графика 10, по уравнению (2); 12 — τ_p — ВЕЕТ — время экскреции количества фосфора, равного его запасу в организме (ч) [14]; 13 — $\tau_{\text{ген}}$ — время генерации (ч) [20]; 14 — распределение хлорофилла планктона олиготрофных вод по размерным фракциям, % [21]; 15 — то же для АТФ [21]; 16 — удельная активность гетеротрофов [12]; 17 — удельное потребление кислорода ($\text{кал} \cdot \text{кал}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot 100\%$) по уравнению (2); 18 — скорость погружения фитопланктона ($\text{см} \cdot \text{сут}^{-1}$) [21], верхний кружок — типичная скорость подъема вод апвеллинга [15].

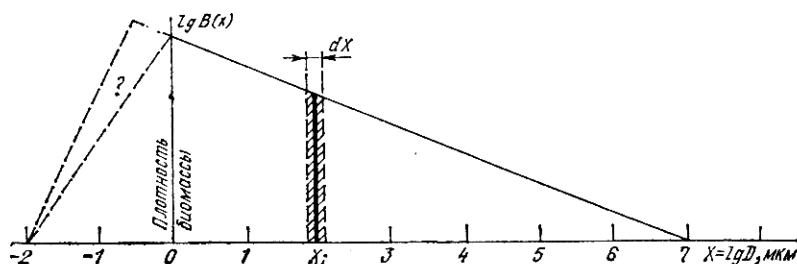


Рис. 3. Размерный спектр биомасс [8]:

$B(X)$ — плотность спектра; заштрихованная полоса — суммарная масса организмов i -го размерного класса (границы классификационных групп (наименования) проходят по размеру 2×10^n мкм, например: микропланктон = 20–200 мкм [17]).

удельный суточный рацион, аналог линии 8. Линия 11

$$\tau_c [\text{ч}] = 24 \frac{w}{a} = \frac{24}{0,52} W^{0,2} [\text{мкал}] \quad (3)$$

время потребления количества пищи ($C_{\text{орг}}$), равного содержанию в организме животного, сходен по смыслу (но не по форме!) с линией 12. Из параллельности линий 11 и 13 следует соотношение

$$\tau_{\text{ген}}/\tau_c = \text{const}, \quad (4)$$

где $\tau_{\text{ген}}$ — время генерации, или $Q \cdot \tau_{\text{ген}} = W \cdot \text{const}$ — сходное по смыслу с соотношением, выявленным для водных беспозвоночных [11]:

$$A = 2,5 W, \quad (5)$$

где A — энергия, ассимилированная за время жизни.

В литературе уже неоднократно высказывались соображения о «небиологичности» общепринятых единиц измерения, заимствованных из физики (секунда, час). Параллельность линий 11 и 13 (появление в формулах (4), (5) констант) является, вероятно, дополнительным свидетельством взаимосвязи «внутренне присущих» биологическим системам пространственных и временных масштабов, а также доводом в пользу применения этих масштабов (диаметр клетки и время генерации, линия 13) при оценке величин (в том числе потоков вещества и энергии). В экосистеме, состоящей из разнотипных частиц (живых и неживых), такими масштабными могут быть, вероятно, среднестатистические размерные характеристики, поиск которых может осуществляться через размерный спектр.

Собранные на рис. 2 линии не охватывают весь размерный диапазон живых организмов (10^{-8} — 10^1 м) и не увязаны в единую систему, но даже в таком виде позволяют провести анализ влияния размерного спектра на основные параметры экосистемы.

§ 2. Хотя количество показателей модели кажется большим, они необходимы, так как описывают сложную и многостороннюю систему. Совместное рассмотрение нескольких показателей помогает выявить противоречия, приводящие к компромиссным решениям, не очевидным и существенно отличающимся подчас от решений, оптимальных в отношении отдельных параметров. В данной модели (ИМЭС) рацион, т. е. поступление ресурсов извне ($I^{\text{п}}$), является фактором, обуславливающим зависимость от внешней среды, т. е. недостатком. Действительно, наблюдаемое в ходе эволюции увеличение размеров живых организмов сопровождается снижением удельных рационов (линии 8, 17). Однако изменение размеров организмов влияет и на другие характеристики экосистемы. Так, для фитопланктона размером < 3 ; 3 — 20 ; > 20 мкм скорости погружения составляют 0; 0,09; 0,29 м/сут соответственно [21] (линия 18). Таким образом, уменьшение размеров клеток планктона способствует снижению потери биомассы через термоклин, что очень важно для лучшего сохранения скудного запаса биогенов в эпипелагиали олиготрофных вод [21]. Одновременно возрастает удельная скорость роста (μ), снижается лимитирование биогенами (константа Михаэлиса) [15, 21], т. е. та же первичная продукция (I^c) может быть обеспечена при меньшей биомассе фитопланктона и запаса биогенов, т. е. растет отношение $I^c/B^{\text{п}}$.

Изменяется постоянная времени системы (τ_k). Действительно, отдельные организмы должны, как правило, погибать после того, как оставят потомство. Следовательно, естественным масштабom времени для происходящих процессов является $\tau_{\text{ген}}$, растущее с увеличением размеров (линия 13). Но в кольцевой структуре увеличение времени прохождения ресурсов (τ_k) дестабилизирует систему. Одним из методов повышения устойчивости при этом является расщепление кольцевого

потока на отдельные субпотоки с разным временем запаздывания. При увеличении средней величины запаздывания требуется увеличение их разброса σ_t [4].

§ 3. Важно отметить, что в данном случае экосистема рассматривается как множественный объект (совокупность колец с разными τ_k), отличающийся от обычного описания (фито, зоо, детрит, биогены и т. д.), а важное для нас свойство объекта (стабильность) определяется статистическими характеристиками множества (среднее время и его дисперсия). Как видно по линиям 13, а также 4, 11, 12, 16—18, свойства этого множества (инерционность, потребление углерода, фосфора, энергии, утечка биогенов и т. д.) связаны со свойствами «другого» множественного объекта — совокупности частиц разных размеров — размерного спектра экосистемы. Удобство размеров частиц для измерения, классификации и обобщения информации уже использованы во многих работах [8, 16, 19, 20]. Их специфика заключается в том, что сообщество анализируется «невзирая на таксономические критерии» [19, с. 813], как единое живое вещество, разлагаемое в «спектр биомасс».

Сходный прием (рассмотрение статистических характеристик большой совокупности элементов вместо анализа траектории каждого элемента в отдельности) уже использован в генетике, до нее — в физике (при изучении динамики газов) и предлагался 60 лет назад В. И. Вернадским для решения биологических задач: «Здесь мы встречаемся с новым примером проявления природных процессов, охватываемых человеком статистическим путем, законами больших чисел. В области самых разнообразных явлений, сводимых к этим законам, мы видим совершенно одинаковые законности — законности совокупностей любых предметов».

«Законы живого вещества, поскольку они выражаются законами совокупностей, могут быть аналогичны законам газа и должны быть по существу иные, чем законы организма, отвечающего газовой частице» [3, с. 52—53].

Как законы такого типа можно рассматривать законы, определяющие размерную (или иную) структуру живого вещества экосистемы (сообщество) и биокосного вещества, в том числе параметры размерного распределения и их связь с параметрами окружающей среды.

§ 4. Выявление подобных законов требует обработки очень больших объемов информации, однако простота классификационного признака (размер частиц) позволяет применить скоростные автоматизированные методы (счетчик Коултера). Основным недостатком, ограничивающим их применение, считается невозможность отличить живые организмы от детрита [16]. По этому поводу можно высказать два соображения:

1. При комплексном исследовании экосистемы часть живого вещества во взвеси может быть определена с помощью анализа АТФ. При этом размерный спектр, в свою очередь, конкретизирует информацию, полученную по АТФ («размерная таксономия») [9, 17]. Точность исследований может быть повышена применением дифференциальной фильтрации и пересчетных соотношений, связывающих отдельные параметры частиц (АТФ, хлорофилл, C_{org} , N_{org}) с их объемом (линии 6, 7, 14, 15);

2. Неживые частицы (особенно в районах, удаленных от берега) являются продуктом биологических процессов (трупы, фекалии). Кроме того, являясь «территорией» для расселения бактерий, они оказывают влияние на величины потоков вещества и энергии в экосистеме (линии 2—4). Следовательно, свойства экосистемы зависят от размерного спектра в целом, включая биокосное вещество.

§ 5. Таким образом, можно предположить, что изменение размерного спектра существенно влияет на пропорции системы в целом (рис. 2), а его форма, являясь результатом согласования ряда проти-

воречивых требований, закономерно связана с параметрами окружающей среды. Для повышения замкнутости потока экосистемы (K^3), его силы (I^c), стабильности (снижение τ_h) выгодно уменьшение размеров организмов, а для снижения поддерживающего обмена организмов — их увеличение. При этом формирование размерного распределения идет в условиях непрерывной флуктуации параметров окружающей среды. Число влияющих факторов велико (температура, свет, pH, турбулентция, концентрации биогенов, изъятие и поступление ресурсов со стороны, токсианты и т. п.), а характер их изменения случаен. Адаптивные системы, стремящиеся сохранить стабильность важных для них параметров, реагируют изменением величины параметра, пропорциональным ранее установившемуся (закрепленному предшествующей адаптацией) значению. Мы рассматриваем именно такую систему (рис. 1 и описание ИМЭС). В таком случае речь идет о мультипликативном характере воздействия факторов, а закон распределения параметра, описывающего множество элементов, из которых состоит система, логарифмически нормальный [1].

Закон размерного распределения живого вещества исследовался во многих работах экспериментально (с помощью счетчиков Коултера), а также путем обобщения и анализа литературных данных [8, 16]. Его типичная аппроксимация [8, 19] — закон Ципфа — показана на рис. 3 (сплошная линия). Он существенно отличается от логнормального асимметрией и «срезанным» левым краем.

Естественно предположить, что размерное распределение не обрывается на какой-то границе, а существует пологий (в логарифмической шкале) «левый скат», обозначенный на рис. 3 пунктиром. Он описывает организмы менее 1 мкм, которые сравнительно недавно стали активно изучаться гидробиологами [17, 18]. Отличаясь высокой удельной активностью (линии 11, 12, 16, 17), они играют большую роль в общем «метаболизме экосистем», особенно в олиготрофных водах, где составляют большую часть АТФ и хлорофилла планктонного сообщества (линии 14, 15) [7, 12, 17, 18]. Естественно, они должны быть учтены в полном описании экосистемы.

Вероятно, при исследовании закона распределения в реальных условиях большое значение может иметь «таксономическая разобщенность» специалистов, т. е. стремление исследовать «свою» часть системы (фито-, зоо-, микропланктон, бентос и др.), т. е. часть размерного диапазона. В каждом из этих случаев проводится исследование части живого вещества, которая проходит через сито или сеть определенного размера и удерживается ситом (сетью) другого (меньшего) размера, т. е. мы имеем дело с усеченными выборками. В таких случаях логнормальное распределение переходит в распределения Парето [1], наиболее известным из которых и является закон Ципфа. Распределения числа биологических видов в таксонах высших рангов [9] в логарифмической шкале размеров симметричны. Учитывая, что модель (ИМЭС) иерархическая, она предполагает сходство законов распределения элементов в биологических системах разных уровней организации (видов в биосфере, клеток в многоклеточном организме).

Таким образом, большой теоретический и практический интерес представляет изучение размерного распределения живого вещества Мирового океана в целом, его отдельных частей (планктон, бентос), а также связи его параметров с параметрами окружающей среды. Важным практическим следствием является возможность расчета численности одних групп организмов по другим [8]. Возможность проведения на базе такого закона предварительной «укрупненной» таксономической классификации [9, 17] и оценки пространственно-временных масштабов позволяет считать размерное распределение важным интегральным параметром описания экосистемы.

§ 6. В целом согласно данной модели (ИМЭС) развивающаяся в стабильных условиях экосистема должна стремиться к увеличению

средних размеров организмов (снижение I^n), компенсируя снижение стабильности за счет увеличения σ_t (увеличение ширины размерного спектра, количества и разнообразия связей) и снижения временных запаздываний (за счет развития системы эндогенных ритмов и симбиотических связей). Такими могут быть зрелые донные сообщества и пелагические системы тропических вод (где и выявлен закон Ципфа).

Однако эта тенденция может быть неоправданной в условиях малого гомеостаза системы (начальные стадии развития) или больших скоростей изменения параметров окружающей среды. Так, при большом притоке биогенов (апвеллинг, шельф) система вынуждена бороться с избыточным увеличением их концентрации. Следовательно, требуется не замкнутость, а соответствующее повышение утечки биогенов. Это могут обеспечить более крупные частицы (фитопланктон, детрит). К тому же их оседание замедляется подъемом вод апвеллинга (типичная скорость [15] отмечена залитым кружком на линии 18) или компенсируется последующим возвратом биогенов, регенерируемых на дне (шельф). Таким образом, получаем два типа систем, приблизительно соответствующих «регенеративным» и «приточным» системам [2].

§ 7. Большим достоинством размерного спектра как средства адаптации является его универсальность — одновременное и согласованное изменение многих важных характеристик. Это реализуется множеством более тонких механизмов, корректирующих отдельные стороны и процессы. Такую роль могут играть смена биологических видов, изменение популяционной структуры, а также трансформации отдельных фракций живого вещества, изменяющие его размеры, состояние (взвесь — жидкость — газ), химический состав, движение в пространстве и т. д. Это изменяет параметры кольцевого потока (инерционность, замкнутость, разветвленность и др.). Следующие примеры, кроме последних двух, взяты из работы [2]:

- экскреция РОВ и гетеротрофия фитопланктона;
- фотосинтез, осуществляемый цианобактериями;
- «боковые петли» (side loops): бактерии — животные — фекалии — бактерии;
- субстратная избирательность бактерий;
- разрушение бактериями комков на более мелкие части, которые медленно тонут, т. е. полнее и быстрее регенерируют в поверхностном слое;
- морские сети (ghost nets) для сбора ВОВ;
- свободные энзимы в морской воде;
- изменение плотности детрита при разложении — его возврат вверх [18];
- возврат биогенов в фотическую зону при вертикальных миграциях зоопланктона [18].

§ 8. Важной особенностью описываемого цикла является то, что значительная часть потока идет по «быстрому каналу», состоящему из бактерий и фитопланктона (малые размеры — большие скорости, линии 13, 16, 17). Через бактерии-симбионты этот канал доступен другим живым организмам и может управляться сообществом [7] с помощью экзометаболитов, влияющих на метаболизм бактерий. Часть «быстрого» цикла должна сохраняться всегда, снижая среднее время запаздывания в кольце (τ_k), что способствует повышению стабильности системы. В неблагоприятных условиях существования роль его увеличивается. Уменьшение размеров частиц живого вещества, повышая степень его «дробления» и увеличивая суммарную экологическую поверхность, позволяет той же биомассе переработать большие потоки вещества и энергии (линии 2, 3, 11, 12, 16, 17), что необходимо при эвтрофировании (рост входного потока биогенов, $I_{БГЭ}^n$) или изъятии продукции (рост I_y). Возрастанье допустимого потока фосфора при уменьшении размеров организмов (линии 11, 12) также может быть полезно при эвтрофировании. Изменение временных масштабов (τ_k и

L, линия 13) может быть полезным при больших скоростях изменения параметров окружающей среды.

Таким образом, изменение размерного спектра живого вещества может быть эффективным средством адаптации экосистемы к параметрам окружающей среды. Разумеется, проведенный анализ далеко не полон. Необходимо дальнейшее изучение размерного спектра экологических систем и его связи с параметрами среды.

Выводы. 1. Размерная характеристика удобна для регистрации и эффективна как средство упорядочения и классификации эмпирических данных. Это использовано во многих обобщающих работах, описывающих важные биологические явления.

2. Размерная характеристика присуща всем биологическим объектам и может быть использована для упорядочения информации в случаях сложности применения таксономической классификации, в частности при описании систем с большим видовым разнообразием или при наличии организмов с неясной таксономической принадлежностью.

3. Размерная характеристика может быть использована для оценки пространственно-временных масштабов биологических систем.

4. Свойства живого вещества существенно зависят от размеров образующих его организмов и биокосных частиц.

5. Совместный анализ ряда параметров экосистемы может привести к выявлению компромиссных решений, не очевидных при рассмотрении отдельных показателей. Средством реализации таких компромиссных принципов может быть размерная структура системы.

6. Разработанные в последние годы приборы и методы анализа сделали возможным измерение параметров (ДНК, РНК, АТФ, хлорофилл, тепловыделение), описывающих основные биологические процессы. Важным общебиологическим показателем, помогающим объединить остальные в единую систему описания интегральных свойств живого вещества, может служить его размерный спектр.

7. Важное теоретическое и практическое значение имеет изучение закона размерного распределения живых и биокосных частиц, а также связи параметров этого распределения с параметрами окружающей среды.

1. Айвазян С. А., Енюков И. С., Мешалкин Д. Д. Прикладная статистика: Основы моделирования и первичная обработка данных. — М.: Финансы и статистика, 1983. — 471 с.
2. Вангерски П. Дж. Цикл органического углерода в океанах. — Экология моря, 1986, вып. 24, с. 3—24.
3. Вернадский В. И. Живое вещество. — М.: Наука, 1978. — 358 с.
4. Ильичев В. Г. Устойчивые экологические структуры в моделях с запаздыванием. — Биофизика, 1982, № 5, с. 858—862.
5. Каменир Ю. Г. Количественный анализ внутренних потоков экологических систем. — Севастополь, 1983. — 27 с. — Рукопись деп. в ВИНТИ, № 2796-83 Деп.
6. Суценья Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. — Минск: Наука и техника, 1975. — 208 с.
7. Хайлов К. М. Концептуальная эволюция модели морского биоценоза и обмена веществ в нем. — Экология моря, 1986, вып. 24, с. 25—33.
8. Цейтлин В. Б. Энергетика глубоководных пелагических сообществ: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 1982. — 30 с.
9. Численко Л. Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. — 208 с.
10. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Востоков С. В. Оценка первичной продукции и гетеротрофной деструкции в эпипелагиали океана. — Океанология, 1984, 24, № 1, с. 130—138.
11. Alimov A. F. Energy flows in populations and communities of Aquatic Animals. — Int. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1983, 68, N 1, p. 1—12.
12. Azam F., Hodson R. E. Size distribution and activity of marine microheterotrophs. — Limnol. and Oceanogr., 1977, 22, N 3, p. 492—501.
13. Hargrave B. T. Aerobic decomposition of sediment and detritus as a function of particle surface area and organic content. — Limnol. and Oceanogr., 1972, 17, N 4, p. 583—596.
14. Johannes R. E. Phosphorus excretion and body size in Marine Animals. — Sci., 1964, 146, N 3646, p. 923—924.

15. *Parsons T. R., Takahashi M.* Environmental control of phytoplankton cell size. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1973, 18, N 4, p. 511—515.
16. *Sheldon R. W., Prakash A., Sutcliffe W. H.* The size distribution of particles in the ocean. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1972, 17, N 3, p. 327—340.
17. *Sieburth J. McN.* Microbiological and organic chemical processes in the surface and mixed layers. — In: *Air-Sea Exchange of Gases and Particles*. Reidel Publ. Co., N. Y., 1983, p. 121—172.
18. *Sieburth J. McN., Davis P. G.* The role of heterotrophic nanoplankton in the grazing and nurturing of planktonic bacteria in the Sargasso and Caribbean Seas. — *Ann. Inst. Oceanogr. Paris*, 1982, 58, p. 285—296.
19. *Silver W., Platt T.* Energy flux in the pelagic ecosystem: A time — dependent equation. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1978, 23, N 4, p. 813—816.
20. *Sutcliffe W. H., Sheldon R. W., Prakash A.* Certain aspects of production and standing stock of particulate matter in the surface waters of the northwest Atlantic Ocean. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1970, 27, N 11, p. 1917—1926.
21. *Takahashi M., Bienfang P.* Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. — *Mar. Biol.*, 1983, 76, N 2, p. 203—212.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 11.04.85

Yu. G. KAMENIR

DIMENSIONAL STRUCTURE OF CYCLIC SYSTEMS: INTERRELATION OF PARAMETERS

Summary

Basing on the model of the ideal minimal ecosystem (IMES) sizes of living organisms and detritus were analyzed for their influence on main parameters of substance and energy ring flows, following along the trophic network. The data available in literature are compared. It is suggested, that a complete dimensional spectrum (10^{-8} – 10^1 m) may be approximated by the lognormal distribution, whose parameters characterize the integral properties of the ecosystem.