

---

## Структурная организация экосистем

Келль Л. С.

ГУП «Водоканал СПб», ул. Льва Толстого д. 1/3 кв. 64, Санкт-Петербург,  
197022, Россия  
e-mail: LevKell@mail.ru

---

Свойством живой материи является уменьшение энтропии, что проявляется в стремлении развивающихся экосистем к усилению гомеостаза с окружающей средой, т. е. способности к поддержанию стабильного состояния в диапазоне меняющихся условий окружающей среды. Показателем усиления гомеостаза является максимально возможное для имеющегося потока энергии содержание биомассы и количества информационных связей в экосистеме. (Одум 1975, Пианка 1981, Стебаев и др. 1993.)

Именно этим объясняются такие закономерности развития входящих в экосистемы популяций, как увеличение глубины утилизации субстрата и экономического коэффициента его потребления. (Печуркин 1978, Печуркин 1981, Келль 1989.)

Учитывая вышеизложенное все экосистемы должны были бы развиваться по пути детритных и симбиотических пищевых связей с увеличением размеров особей и продолжительности их жизненных циклов, т. е. с уменьшением удельных затрат энергии на поддерживающий и структурный метаболизм. Пирамида биомассы в таких экосистемах стоит на своем основании, биомасса первого трофического уровня значительно превышает биомассу последующих. Причем эффективность переноса энергии на каждый последующий уровень не превышает 10% (закон Линдемана). Экосистема стремится поддерживать максимальное количество биомассы и информационных связей, а значит ей должно быть энергетически «не выгодно» поддерживать значительную долю биомассы на верхних трофических уровнях. Именно такое положение мы наблюдаем в классической экосистеме – в тропическом лесу. Основная биомасса сосредоточена там на первом трофическом уровне – растениях (автотрофах). Причем растениях больших размеров и с длинной продолжительностью жизненного цикла, что позволяет минимизировать удельные затраты энергии на конструктивный и энергетический (поддерживающий) метаболизм. Передача энергии на последующие трофические уровни осуществляется через детритные и симбиотические пищевые цепи. (Одум 1975, Андерсон 1985, Уитеккер 1980, Стебаев и др. 1993г.)

Исходя из этой логики, такое же положение должно было бы наблюдаться и во всех других экосистемах. Однако пропорции пирамид и построение цепей питания в разных экосистемах оказываются не одинаковыми. Например пирамида степной экосистемы оказывается более крутой по сравнению с тропическим лесом. Основная биомасса в степи также сосредоточена на нижнем

уровне, однако последующий уровень — травоядные животные — уступает ей не столь значительно. Причем животные (гетеротрофы) пытаются преимущественно живой органикой (пастищные пищевые цепи). Происходит это потому, что в отличие от тропического леса, в степной зоне слишком мало осадков. Не будь травоядных животных с их замечательной микроэкосистемой — рубцом, где симбиотические анаэробные микроорганизмы эффективно разлагают растительную биомассу — круговорот биогенных элементов через детритные пищевые цепи был бы здесь слишком медленным. Степная трава засыхала бы и разлагалась в течение нескольких сезонов, а это вызвало бы колossalное накопление мертвой органики. Экосистема сама себя задушила бы.

Экосистемам лесов и степей оказывается «выгодно» содержать основную биомассы на первом уровне (растения-автотрофы). (Одум 1975, Стебаев и др. 1993, Бигон и др. 1989, Андерсон 1985.)

Однако если в степной зоне пирамида биомассы все еще стоит на своем основании (первый трофический уровень), то в экосистеме открытых вод она оказывается как бы перевернутой или, вернее, приобретает форму детской юлы. Растительная биомасса здесь значительно меньше биомассы животных. При этом в океане не три, а четыре основных трофических уровня: микроводоросли, питающийся ими зоопланктон, животные питающиеся зоопланктоном, и хищные животные. Этому факту можно дать следующее объяснение. При крайне низком содержании растворенных питательных (биогенных веществ) веществ в водах открытого океана из растений могут существовать только микроводоросли, благодаря тому, что у них высокое отношение поверхности к объему. Эти микроводоросли способны глубоко утилизировать питательные вещества, но по той же самой причине — высокое отношение поверхности к объему — у них высокие удельные затраты на поддержание жизнедеятельности. Возникает такой парадокс, несмотря на то что эффективность передачи энергии на следующий трофический уровень не превышает 10% (закон Линдемана), затраты на поддержание жизнедеятельности на первом трофическом уровне в десять и более раз выше чем на втором. Поэтому экосистеме (которая как мы знаем стремится к максимальному содержанию биомассы и информационных связей) энергетически выгоднее, несмотря на закон Линдемана, поддерживать большую биомассу не на первом, а на последующих уровнях. Эффективность перехода энергии от микроводорослей к поедающим их зоопланктону не превышает 10%, но это компенсируется значительно большей продолжительностью жизни зоопланктона и его размерами. В итоге общая биомасса на втором уровне оказывается все-таки больше. Причем по теории естественного равновесия Хейрстона, Смита и Слободкина основные пищевые цепи экосистемы открытого океана должны содержать четное количество трофических уровней. Следует также отметить, что если в экосистемах, поддерживающих основную биомассу на первом трофическом уровне, в частности в экосистеме тропического леса, основным критерием для автотрофов является минимизация удельных затрат энергии

на конструктивный и энергетический (поддерживающий) метаболизм. То в экосистеме открытого океана — основной критерий оптимальности для автотрофов — максимальная продуктивность (прирост биомассы в единицу времени на единицу объема), которая как известно достигается при средних для данного вида скоростях роста. Так как при слишком высоких скоростях роста снижается глубина утилизации субстрата, а при слишком низких скоростях высока доля затрат энергии на поддерживающий метаболизм. То и другое снижает продуктивность. (Одум 1986, Андерсон 1985, Уитеккер 1980, Бигон и др. 1989, Перт С. Дж. 1978, Хумитаки Секи 1986.)

Математически данные критерии оптимальности можно выразить следующим образом: Затраты субстрата на поддержание жизнедеятельности (поддерживающий метаболизм) можно выразить

$$S = mx/\mu,$$

где  $S$  — концентрация субстрата,  $m$  — коэффициент энергии поддержания,  $x$  — концентрация биомассы.

Затраты (потери) субстрата за счёт снижения глубины утилизации можно выразить

$$S = \mu K_s / \mu_{max} - \mu,$$

где  $K_s$  — константа насыщения,  $\mu_{max}$  — максимально возможная скорость роста.

Значение скорости роста при которых сумма данных выражений приобретает минимальное значение, соответствует максимальной продуктивности данного вида. При этом затраты субстрата на конструктивный метаболизм будут максимальны. Если среди природных экосистем максимальная продуктивность первого трофического уровня является основным критерием оптимальности лишь для экосистем открытых вод, то для искусственных экосистем, созданных человеком, максимальная продуктивность, как правило, является основным критерием оптимальности. Это относится к сельскому хозяйству, лесному хозяйству, аквакультуре, биотехнологии.

### **Заключение**

Экосистема развивается как единое целое в стремлении к усилиению гомеостаза с окружающей средой, изменения при этом и саму окружающую среду. Гомеостаз достигается за счет развития в процессе естественного отбора и функционирования сообщества организмов как единого целого, состоящего из тесно коэволюционирующих видов организмов, объединенных мутуалистическими связями. Показателем гомеостаза является количество биомассы и информационных связей в экосистеме при имеющемся потоке энергии. В зависимости от условий окружающей среды в которых функционируют экосистемы, доля пастбищного, детритного или симбиотического пути прохождения биогенных элементов по экологическому циклу, а также распределение биомассы по трофическим уровням сильно варьирует. Что может быть положено за основу при создании научной классификации экосистем. Основной

критерий оптимальности для природных экосистем открытых вод и большинства искусственных экосистем – максимальная продуктивность первого трофического уровня.

## Литература

1. Андерсон Дж. М. *Экология и науки об окружающей среде: биосфера, экосистемы, человек*, Гидрометеоиздат, Ленинград, 1985.
2. Бигон М., Карпер Дж., Таунсенд К. *Экология. Особи, популяции и сообщества*, т.1, т. 2 (1989), Мир, Москва.
3. Еськов К. Ю. *История Земли и жизни на ней*, Наука, Москва, 2000.
4. Келль Л. С. *Вопросы управления процессом культивирования кормовых дрожжей*, Сборник трудов ВНИИгидролиз 38 (1989), 100–105.
5. Одум Ю. *Основы экологии*, Мир, Москва, 1975.
6. Одум Ю. *Экология*, Мир, Москва, Т. 1 (1986), 164.
7. Перт С. Дж. *Основы культивирования микроорганизмов и клеток*, Мир, Москва, 1978.
8. Печуркин Н. С. *Популяционная микробиология*, Наука, Новосибирск, 1978.
9. Печуркин Н. С. *Смешанные проточные культуры микроорганизмов*, Наука, Новосибирск, 1981, 3–25.
10. Планка Э. *Эволюционная экология*, Мир, Москва, 1981.
11. Стебаев Л. В., Пивоварова Ж. Ф., Смоляков Б. С., Неделькина С. В. *Общая биогеосистемная экология*, Наука, Новосибирск, 1983.
12. Уиттекер Р. *Сообщества и экосистемы*, Прогресс, Москва, 1980.
13. Хумитаки Секи *Органические вещества в водных экосистемах*, Гидрометеоиздат, Ленинград, 1986, 21–31