

УДК 576.75 : 575—181

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОТОКОВ ЭНЕРГИИ ПО ОРГАНИЗМАМ РАЗНЫХ РАЗМЕРОВ

В. Г. ГОРШКОВ

Ленинградский институт ядерной физики

Скорость энергетического обмена на единицу объема организма λ меняется для всех организмов в некоторых универсальных пределах. При фиксированном λ увеличении размера организма возможно только при увеличении скорости энергетического обмена на единицу поверхности или единицу проекции организма j . Мелкие организмы имеют j меньше величины первичной продуктивности P_1 и могут существовать в неподвижном состоянии за счет первичной продукции, поступающей через их проекцию на поверхность Земли. Крупные организмы имеют $j \gg P_1$ и вынуждены собирать продукцию с большой территории потребления. Благодаря накоплению продукции в биомассе растений сбор продукции возможен путем передвижения по территории потребления и поедания биомассы растений со скоростью, значительно превышающей ее локальный прирост. Передвижение приводит к концентрации равномерно распределенных биогенов в экскретах животных. Поедание биомассы приводит к флуктуациям последней, увеличивающимся с ростом размеров животных. Для сохранения стационарного состояния доля потребления животным первичной продукции должна уменьшаться с ростом размера животного. Эта закономерность наблюдается в существующих естественных экосистемах.

Структура потоков энергии в экосистеме определяется зависимостью метаболизма отдельных организмов от их размера и характером распределения потребления первичной продукции по размерам организмов. Зависимость метаболизма от размера организма хорошо изучена для большинства крупных таксонов (Brody, 1945; Hemmingen, 1960; Винберг, 1976).

В настоящей работе количественно сформулированы некоторые общие закономерности распределения потребления первичной продукции по размерам гетеротрофных организмов, которые определяются взаимодействием гетеротрофов с автотрофами и не связаны с взаимодействием гетеротрофов между собой.

1. Используемые экологические переменные

Обычный набор экологических переменных представляет собой массу живого организма m , среднюю скорость энергетического обмена (метаболизм существования) организма q , эффективность ассимиляции энергии (усвояемость) η и плотность числа организмов на единицу земной поверхности $N = S^{-1}$, где S — территория, приходящаяся на один организм. Биомасса B и мощность потребления пищи J на единицу земной поверхности выражаются через основные переменные следующим образом:

$$B = mN, J = qN/\eta. \quad (1)$$

Значения основных переменных m , q , η , N должны быть заданы для всех видов гетеротрофов экосистемы. Для обозначения вида в необходимых случаях будем использовать верхний индекс i , например J^i . Мощность чистой первичной продукции на единицу земной поверхности P_1

задает входной поток энергии на трофический уровень растительноядных организмов. Здесь мы не будем разбивать P_1 по продукциям различных видов — автотрофов и используем величину P_1 только в нормировочных целях, пользуясь условием стационарности:

$$\sum_i J^i = P_1. \quad (2)$$

Мощность усвоения энергии q измеряется в Вт/особь или кал/сут·особь, J и P_1 имеют размерность Вт/м², а B — г/м². Точность экологических измерений обычно не превышает 10%. В пределах такой точности достаточно использовать данные с двумя значащими цифрами.

Как установлено прямыми измерениями, метаболизм животных однозначно связан с массой m соотношением

$$q = a(m/m_0)^b \text{ кал/сут} \cdot \text{особь}, \quad (3)$$

где обычно выбирается $m_0 = 1$ г/особь, а величины a и b определяются эмпирически и оказываются постоянными для целых классов и более широких таксономических подразделений (Brody, 1945; Hemmingsep, 1960; Kleiber, 1961; Винберг, 1976). Для прикрепленных организмов типа растений или грибов имеет смысл рассматривать метаболизм единицы объема или метаболизм, приходящийся на единицу проекции организма на поверхность Земли, которые сохраняют смысл и для передвигающихся животных.

Задание проекции организма на поверхность Земли s определяет вертикальный размер организма l :

$$l = m/\rho s, \quad (4)$$

где $\rho = 1$ т/м³ — плотность живого организма, с точностью до нескольких процентов совпадающая с плотностью воды. Вертикальные и горизонтальные размеры могут различаться по порядкам величины лишь у прикрепленных организмов (растения, грибы). Для подвижных организмов усредненная за время движения проекция $s \sim l^2$. Эти организмы можно характеризовать одним размером $l = (m/\rho)^{1/3}$. При $s = l^2$ из (4) можно найти мощность потребления пищи на единицу объема λ и на единицу проекции организма на поверхность Земли j *:

$$\lambda = j/l, \quad j = \frac{q}{\eta s} = \frac{a}{2\eta} \left(\frac{l}{l_0}\right)^c \text{ Вт/м}^2, \quad c = 3b - 2, \quad l_0 = 1 \text{ см}. \quad (5)$$

Величины j и λ для передвигающихся животных однозначно определяются из (3), они имеют смысл как для подвижных, так и для прикрепленных организмов (растения, грибы), для которых $s \neq l^2$ ** . Из (1), (3) и (4) получаем для потребления организмов заданного вида на единицу земной поверхности выражение:

$$I = \lambda L = jd, \quad L = B/\rho, \quad d = L/l = s/S, \quad (6)$$

где L — толщина слоя биомассы, d — безразмерный проекционный индекс, равный отношению толщины слоя биомассы к вертикальному размеру организма или (в силу соотношения $sl = SL$, см. (1), (3), (4)) отношению проекции организма к его территории потребления. Плотность числа организмов на единицу земной поверхности $N = d/s$.

* В (5) учтено, что $m = \rho l^3$, $m_0 = \rho l_0^3$, $1 \text{ кал/сут} = 0.5 \cdot 10^{-4} \text{ Вт}$, $s_0 = l_0^2 = 10^{-4} \text{ м}^2/\text{особь}$. Используя коэффициент энергосодержания на единицу объема живого организма K ($K \sim 1 \text{ ккал/см}^3$) вместо j и λ , можно ввести более наглядные величины: $v = j/K$ и $\nu = \lambda/K$, имеющие размерность скорости и частоты. Под объемом всюду подразумевается величина m/ρ . При использовании j или ν главная рубнировская зависимость q от m в (3) оказывается выделенной.

** При слабом энергообмене между грибами гифами последние следует рассматривать как независимые организмы. В этом случае l совпадает со средней толщиной гифов.

Потребление организмов удобно характеризовать нормированной видовой долей потребления β' :

$$\beta' = \frac{J^t}{P_1}, \quad \sum_i \beta' = 1, \quad (1 \geq \beta' \geq 0). \quad (7)$$

Условия нормировки в (7) следуют из (2). Из (6) получаем для (7) выражение

$$\beta = \frac{jL}{P_1 t} = fd, \quad f = \frac{j}{P_1}, \quad d = \frac{L}{t}, \quad (8)$$

где f — безразмерная относительная мощность потребления организма. Набор величин l, f, β заменяет величины m, q, N при заданных P_1 и η . Усвояемость η обычно близка к 0,8 (Kendeigh, 1974), поэтому для простоты ниже мы будем игнорировать различие между ассимиляцией и потреблением, полагая $\eta = 1$ (5).

2. Пределы размеров организмов

Потребляемая энергия поступает внутрь объема организма через его поверхность либо путем усвоения падающего света (для автотрофов) или диффузии (для бактерий и грибов), либо путем активного механического поглощения пищи с использованием пищеварительной и распределительной систем (для высших животных). Во всех случаях потребление энергии организмом может быть охарактеризовано величиной удельного потребления через единицу проекции организма на поверхность Земли j (5). Для заданной таксономической группы величина j , как следует из эмпирических данных, либо остается постоянной, либо слабо растет с ростом размера организма (величина c в (5) не превосходит 0,5 и близка в среднем к 0,2 [Винберг, 1976; Дольник, 1978]). Поэтому удельное потребление на единицу объема λ в рамках определенной таксономической группы всегда падает с ростом размеров организмов.

Естественно считать, что в силу сходной биохимической организации всех живых существ удельное потребление на единицу объема может меняться для всех организмов в некоторых (довольно широких) универсальных пределах:

$$\lambda_{\min} \leq \lambda \leq \lambda_{\max}. \quad (9)$$

Расход энергии в единице объема ниже λ_{\min} недостаточен для поддержания активной жизни (возможно только состояние анабиоза). Пределы скоростей химических реакций в клетках ограничивают величину λ_{\max} . При заданном значении j из (5) и (9) могут быть определены допустимые пределы размеров организмов. В настоящее время нет возможности определить λ_{\min} и λ_{\max} из биохимических данных. Поэтому можно попытаться определить эти константы и проверить их универсальность из имеющихся в природе предельных размеров организмов.

Эмпирические данные о метаболизме живых организмов (Винберг, 1976; Дольник, 1978) показывают, что все организмы могут быть разделены на четыре основные группы со значениями метаболизма существования \bar{j} (при среднеземных температурах $\sim 15^\circ \text{C}$), различающимися по порядкам величины *: 1) растения, бактерии, грибы и простейшие (хро-

* Естественно вместо формулы (5) зависимость j от размера l задавать в виде $j = \bar{j}(l/\bar{l})^c$, где $\bar{j} = (a/2) \cdot (\bar{l}/l_0)^c$ Вт/м², $\bar{l} = (l_{\min} \cdot l_{\max})^{1/2}$; l_{\min} , l_{\max} — минимальные, максимальные размеры организмов заданной таксономической группы. Метаболизм существования всех гетеротрофов при 15°C принят в 1,5 раза больше основного метаболизма (King, 1974; Calder, 1974; Винберг, 1976), что для пойкилотермных животных совпадает с основным метаболизмом при 20°C . Метаболизм существования растений принят равным темновому дыханию.

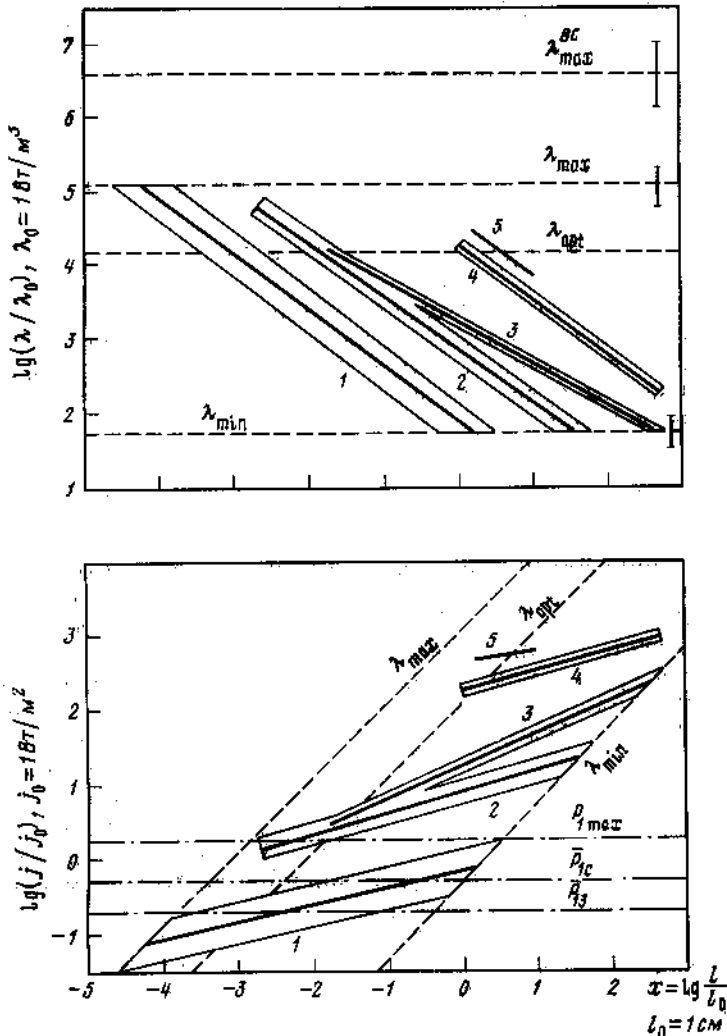


Рис. 1. Зависимость основной скорости энергетического обмена на единицу объема (λ) и единицу проекции организма на поверхность Земли ($j=l\lambda$) от размера организмов (l). Аргумент: $x=\lg(l/l_0)$, $l=m/\rho s$; m , ρ , s — масса, плотность, проекция организма на поверхность Земли соответственно, $l_0=1$ см. Жирные линии — средние эмпирически наблюдаемые величины: 1 — растения, бактерии, грибы, простейшие; 2 — беспозвоночные; 3 — пойкилотермные позвоночные и головоногие моллюски; 4 — гомойотермные животные; 5 — воробьиные птицы. Тонкие линии ограничивают наблюдаемый разброс значений λ и j . Штриховые линии — предельные значения λ (λ_{max} — биохимический предел, λ_{opt} — линия, пересекающая все таксономические группы). Вертикальные ограничительные черточки — оценка неопределенности предельных значений λ . Штрихпунктирные линии — значения первичной продукции (P_1): P_{1c} и P_{1z} — средние продуктивности суши и Земли в целом

ме инфузорий) с $\bar{j} \sim 0,2$ Вт/м², 2) беспозвоночные пойкилотермные, включая инфузории (Винберг, 1976, 1979) (кроме головоногих моллюсков) с $\bar{j} \sim 8$ Вт/м², 3) позвоночные пойкилотермные и головоногие моллюски (Maginnis, Mills, 1969) с $\bar{j} \sim 30$ Вт/м², гомойотермные с $\bar{j} \sim 600$ Вт/м². Неточности в определении j для каждой группы существенно меньше, чем различия в j между группами.

На рис. 1 представлены наблюдаемые зависимости $j(l)$ и $\lambda(l)$, соответствующие основному (базальному) метаболизму. Установленные зависимости от размеров экстраполированы вплоть до известных мини-

мальных и максимальных размеров существующих или вымерших организмов соответствующих групп. Данные для групп 2, 3, 4 взяты из работ (Brody, 1945; Hemmingsen, 1960; Kleiber, 1961; Riechle, 1971; Maginnis, Mills, 1969; Винберг, 1976; Дольник, 1978). Данные для бактерий и простейших в естественных условиях взяты из работ (Hemmingsen, 1960; Винберг, 1946), данные по грибам взяты из работы Таусона (1950) и пересчитаны в соответствии с определением (3) и (5). Данные по растениям получены следующим образом. Среднее значение чистой первичной продукции суши равно $P_1 \approx 0,5 \text{ Вт/м}^2$ (Whittaker, 1975). В среднем дыхание растений $R_1 \sim 0,5 P_1 \sim 0,2 \text{ Вт/м}^2$, что при сплошном покрове растительности совпадает с дыханием на единицу проекции растений на поверхность Земли. Отношение R_1/P_1 растет с увеличением биомассы растений V_1 (Kira, 1975; Одум, 1975). Минимальные размеры фотосинтезирующих организмов совпадают с минимальными размерами других одноклеточных организмов. Максимальный вертикальный размер растений оценен по данным о биомассе лесов. Средняя биомасса леса имеет порядок $V_{\text{л}} \sim 1000 \text{ т/га}$ (Whittaker, 1975). Более 90% этой биомассы составляет лишенная потоков энергии одревесневевшая органика стволов, ветвей и корней. В результате для слоя метаболически активной биомассы леса, совпадающего при сплошном покрове растительности с вертикальным размером организмов, получаем $l_{\text{л}} = L_{\text{л}} \sim 0,1 V_{\text{л}}/\rho \sim 1 \text{ см}$.

Как следует из рис. 1, максимальные вертикальные размеры для групп 1 [деревья (*Sequoia gigantea*)], 2 тридакны [(*Tridakna gigas*)] и 3 [ископаемые рептилии (*Dinosauria*), кальмары (*Architeuthis*) и китовая акула (*Cetorhinus maximus*)] ограничены примерно одинаковым значением $\lambda_{\text{min}} \sim 50 \text{ Вт/м}^3$ ($v_{\text{min}} \sim 0,15 \text{ год}^{-1}$). Несмотря на приближенность оценки величины λ_{min} , из рис. 1 видно, что максимальные размеры высших групп не могут быть построены на основе величины j для низших групп. Размеры группы 4 гомойотермных животных при заданном $\lambda_{\text{min}} \sim 50 \text{ Вт/м}^3$ могли бы достигать величин $l_{\text{max}} \sim j_{\text{max}}/\lambda_{\text{min}} \sim 10 \text{ м}$ ($m_{\text{max}} \sim 10^3 \text{ т}$), что несколько больше наблюдаемых максимальных размеров голубого кита ($l \sim 6 \text{ м}$, $m \sim 200 \text{ т}$).

Минимальные размеры групп 1 и 2 (бактерии $l \sim 10^{-6} \text{ м}$, инфузории $l \sim 10^{-5} \text{ м}$) соответствуют $\lambda_{\text{max}} \sim 1 \cdot 10^5 \text{ Вт/м}^3$ ($v_{\text{max}}^{-1} \sim 10 \text{ час}$ при $K \sim 0,5 \text{ ккал/см}^3$)*. Минимальные размеры пойкилотермных позвоночных группы 3 практически сливаются с линией пойкилотермных беспозвоночных группы 2. Размеры гомойотермных животных ограничены условиями сохранения теплового баланса.

Таким образом, пределы размеров организмов при заданном j ограничены условиями (9). Дальнейшее увеличение размеров возможно только при увеличении j . Как видно из рис. 1, имеет место медленное увеличение $j(l)$ с ростом l в каждой таксономической группе. Чем больше наклон линии $j(l)$, тем большие размеры организмов могут быть построены в рамках данной группы. Существенное увеличение размеров происходит путем скачкообразного перехода к новой группе с большим значением j . При фиксированной плотности потребления на единицу объема $\lambda \sim \lambda_{\text{opt}} \sim 10^4 \text{ Вт/м}^3$ плотность потребления на единицу проекции организма j возрастает по линейному закону $j = \lambda_{\text{opt}} l$ (5) с ростом размеров организмов, взятых из разных таксономических групп.

3. Неподвижные и передвигающиеся организмы

Если потребление гетеротрофного организма на единицу своей проекции на поверхность Земли j меньше величины чистой первичной продук-

* Метаболизм кратковременной активности может превосходить основную метаболизм на один-два порядка (Brody, 1945; Винберг, 1946; Дольник, 1968). Поэтому биохимический предел $\lambda_{\text{max}}^{\text{BC}}$, по-видимому, составляет величину $\sim 4 \cdot 10^6 \text{ Вт/м}^3$ ($v^{-1} \sim 10 \text{ мин}$). При отсутствии возможности перехода в фазу максимальной активности минимальные размеры организмов могли бы быть уменьшены еще на один-два порядка.

ции P_1 , т. е. $f = j/P_1 < 1$, то возможно существование организма в неподвижном состоянии за счет растительной продукции, генерируемой на площади S , равной или меньшей проекции гетеротрофного организма на поверхность Земли s , т. е. при $d = s/S \geq 1$. Если $f > 1$, то необходим сбор растительной продукции с территории S , превосходящей проекцию организма на поверхность Земли s , т. е. $d = s/S < 1$. Оба утверждения также автоматически следуют из условия $\beta = df \leq 1$ (7), (8).

Средняя мощность чистой первичной продукции суши составляет $P_{10} = 0,5 \text{ Вт/м}^2$ (Whittaker, 1975), наиболее продуктивные области Земли имеют $P_{1 \text{ max}} \approx 2 \text{ Вт/м}^2$. Поэтому условие $f = j/P_1 < 1$ выполняется только для гетеротрофов 1-й группы на рис. 1 — бактерий и грибов, которые могут существовать в неподвижном стационарном состоянии и располагаться сплошным слоем на поверхности Земли с $d \geq 1$ *. Для высших групп 2, 3, 4 $j \geq 8 \text{ Вт/м}^2$, т. е. $f > 1$ для любых участков земной поверхности. Все организмы этих групп имеют проекционный индекс $d < 1$ и обладают территорией потребления. Сбор продукции с территории потребления сидячими животными возможен за счет существующих или создаваемых самим животным внешних потоков, однако в большинстве случаев он осуществляется путем передвижения животного по территории потребления. Стратегия потребления, основанная на передвижении, возможна благодаря накоплению первичной продукции в биомассе растений. Например, млекопитающее животное, имеющее на суше $f = j/P_1 \sim 10^3$, должно для обеспечения своего существования поедать биомассу растительности со скоростью, в $f/\beta = d^{-1} \geq 10^3$ раз превышающей ее локальный прирост. Как следует из раздела 2, с ростом размера животного увеличивается его j и животное становится вынужденным передвигаться по территории потребления, превосходящей проекцию организма на поверхность Земли. Все эти животные ниже именуются «передвигающимися» в отличие, например, от «подвижных» бактерий, которым не требуется передвижение по территории потребления.

4. Распределение потребления гетеротрофов по их размерам

Суммируя потребление всех организмов, попадающих в интервал размеров от l до $l + \Delta l$, можно построить распределение плотности потребления по размерам организмов. Однако в широкой области размеров, перекрывающей несколько порядков величин, плотность потребления, приходящаяся на универсальный единичный интервал размера Δl , не имеет смысла, ибо любая функция, характеризующая организмы, может меняться на характерном протяжении Δl порядка размеров организма l . Поэтому осмысленной является функция распределения $\beta(x)$, приходящаяся на универсальный единичный относительный интервал размера $\Delta x \sim \Delta l/l$, которую определим следующим образом:

$$\beta(x) = \frac{1}{\Delta x} \sum_l^{l+\Delta l} \beta^l, \quad \Delta x = 0,43 \frac{\Delta l}{l}, \quad \int_{x_{\min}}^{x_{\max}} \beta(x) dx = 1, \quad x = \lg \frac{l}{l_0}, \quad l_0 = 1 \text{ см}, \quad (10)$$

где сумма берется по всем видам, попадающим в интервал размеров от l до $l + \Delta l$ **.

Множитель 0,43 связан с использованием десятичных логарифмов вместо натуральных.

* Сплошной слой гетеротрофов не должен затенять продуцентов от Солнца и поэтому может располагаться под фотосинтезирующими органами растений (например, в почвенном горизонте). Слой биомассы бактерий и грибов в почве $L = B/\rho \sim 10^{-4} \div 10^{-5} \text{ м}$ (Macfadyen, 1963a; Went, 1963). Размер бактерий $l \sim 10^{-6} \text{ м}$, размер грибов (толщина грибов) $l \sim 10^{-5} \text{ м}$, для бактерий $L = dl \leq 5 \cdot 10^{-5} \text{ м}$, для грибов $L \leq 5 \cdot 10^{-4} \text{ м}$, ибо $d = j/\beta \leq P_1/j \leq 50 (P \leq 2 \text{ Вт/м}^2, j \geq 0,04 \text{ Вт/м}^2, \text{ см. рис. 1})$.

** Разные возрастные группы организмов одного вида, сильно различающиеся по размерам, распределяются по различным относительным интервалам размеров.

Аналогично можно определить плотность распределения по размерам слоя биомассы $L(x) = l\beta(x)/f$ [см. (11)].

Распределения $\beta(x)$ и $L(x)$ могут быть построены для отдельных экосистем и для средних значений суши, океана и всей биосферы в целом. Для сравнения данных измерений в различных экосистемах рассмотрим гистограмму $\beta(x)$ рис. 2. Интервалы гистограммы выбраны в соответствии с размерами групп (1—4) организмов на рис. 1. В первый интервал 10^{-8} м $< l < 10^{-4}$ м попадают только бактерии и грибы-сапрофиты. Во втором интервале 10^{-4} м $< l < 10^{-2}$ м потребление первичной продукции определяется беспозвоночными животными. Бактерии и грибы, попадающие во второй интервал размеров, не играют существенной роли в потреблении этого интервала в силу малости их удельного потребления λ (см. рис. 1), даже если их биомасса превосходит биомассу беспозвоночных животных. В третьем интервале 10^{-2} м $< l < 1$ м господствуют позвоночные животные, в основном млекопитающие. Вклад потребления беспозвоночных животных, попадающих в третий интервал, незначителен.

Разброс значений измерений в различных экосистемах соответствует заштрихованным областям. Потребление первого и второго интервалов гистограммы определено по данным работ (Teal, 1962; Macfadyen, 1963b; Дажо, 1975; Whittaker, 1975; Singh, Gupta, 1977; Humphreys, 1979). Потребление в третьем интервале найдено по данным работ* (Buechner, Golley, 1967; McNeill, Lawton, 1970; Grodzinski, 1971; Golley, 1973; Ryszkowski et al., 1973; Humphreys, 1979). Наибольшее потребление $I' = 1,0 \cdot 10^{-2}$ Вт/м среди видов крупных копытных зарегистрировано в заповеднике Торо (Уганда) у антилопы *Adenota kob thomasi* с $l \approx 0,4$ м (Buechner, Golley, 1967). Оценивая чистую первичную продукцию заповедника величиной $P_1 \approx 2$ Вт/м² ($P_1 \sim 30$ т/га-год сухой массы) получим для доли потребления антилопы $\beta^1 \sim 0,5\%$. Максимальная биомасса растительноядных млекопитающих $B = 240$ кг/га ($L = 2,4 \cdot 10^{-5}$ м) наблюдалась в национальном парке Киву (Киншаса) (Дажо, 1975). Предполагая, что средний размер млекопитающих $l > 0,3$ м ($m > 30$ кг), при $j \sim 600$ Вт/м², $P_1 \sim 2$ Вт/м², получим из (8) $\beta < 2\%$. Мелкие грызуны потребляют не более 20% доступной продукции, которая составляет около 10% чистой первичной продукции, т. е. для них $\beta \sim 2\%$ (Grodzinski, 1971; Golley, 1973; Ryszkowski et al., 1973). Таким образом, можно считать, что потребление позвоночных нигде не превосходит 2% чистой первичной продукции.

Как следует из рис. 2, в естественных экосистемах, не нарушенных антропогенным воздействием (исключая текущие воды с большим импортом биогенов), бактерии и грибы-сапрофиты потребляют около 90%, беспозвоночные — около 10%, а позвоночные животные — ~1% чистой первичной продукции. Доля потребления $\beta(x)$ в среднем на порядок уменьшается при уменьшении l на два порядка, т. е. $\beta(x) \sim l^{-1/2}$. Если бы такое поведение $\beta(x)$ имело место также и внутри каждого интервала гистограммы рис. 2, слой биомассы каждой из групп организмов 1—4 с фиксированным потреблением на единицу проекции j (5) на рис. 1 должен был бы нарастать с увеличением размера l пропорционально $L(x) = l\beta(x)/f \sim l^{1/2}$. Однако биомасса каждой группы организмов, по видимому, не нарастает с увеличением размеров l , что свидетельствует о более быстром уменьшении $\beta(x)$ внутри каждого интервала и скачкообразном изменении $\beta(x)$ на границах интервалов.

В области размеров млекопитающих поведение $\beta(x)$ можно оценить следующим образом. Средняя биомасса растительноядных видов млекопитающих суши практически не зависит от размеров и близка к 200 г/га, или $L^1 \sim L_m = 2 \cdot 10^{-8}$ м (Calder, 1974). Средняя плотность числа видов

* В случае отсутствия данных о чистой первичной продукции P_1 , необходимой для определения $\beta = I/P_1$, величина P_1 оценивалась по таблице (Whittaker, Likens, 1975).

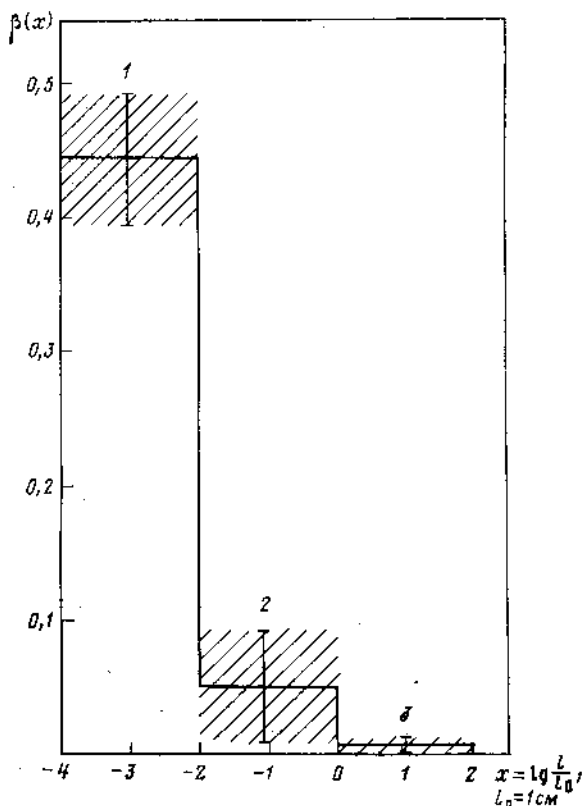


Рис. 2. Распределение потребления первичной продукции по размерам организмов. Аргумент тот же, что и на рис. 1. Функция $\beta(x)$ — плотность доли потребления первичной продукции всеми организмами заданного размера ($\Delta x = 1$), приходящимися на единичный относительный интервал размера ($dx = 1$). Области гистограммы: 1 — бактерии, грибы-сапрофиты; 2 — беспозвоночные; 3 — позвоночные. Сплошная линия — среднее распределение. Области наблюдаемых вариаций распределения в различных экосистемах заштрихованы

млекопитающих $n(x)$, приходящаяся на единичный относительный интервал размера Δx , также приблизительно постоянна и составляет для

Европы $n(x) = \left(\sum_i^{i+\Delta i} i \right) / \Delta x \sim n_m \leq 5$ (Valverde, 1964; Дажо, 1975) *. По-

этому можно написать:

$$L(x) = \left(\sum_i^{i+\Delta i} L^i \right) / \Delta x \sim L_m n_m \leq 10^{-7} \text{ м}, \quad (11)$$

в результате чего для $\beta(x)$ в области размеров млекопитающих ($x > 0$) для средней продуктивности суши $P_i \sim 0,5 \text{ Вт/м}^2$ (Whittaker, 1975) при $j \approx 600 \text{ Вт/м}^2 (l/l)^{0,2}$ (Brody, 1945) получим для $\beta(x)$ величину:

$$\beta(x) = jL(x)/P_i \leq 5 \cdot 10^{-2} (l/l)^{-0,2}, \quad l = 0,25 \text{ м}. \quad (12)$$

Кумулятивная доля потребления всех млекопитающих получается интегрированием (12) и составляет величину порядка 0,5%, что можно рассматривать как ограничение на среднее значение потребления млекопитающих.

* Значение n_m равнялось бы 5, если бы ареалы всех видов совпадали. По-видимому, истинное значение $n_m \sim 1$.

В дальнейших разделах статьи дано обоснование наблюдаемому характеру распределения потребления по размерам организмов.

5. Диффузия экскретов

Сбор продукции растительными передвигающимися животными с их территории потребления приводит к переносу биогенных элементов в тела животных и концентрации биогенов в экскретах животных. Стационарное состояние возможно в том случае, если за время воспроизводства растительности τ_1 перемещенные и сконцентрированные в экскретах биогены подвергаются диффузионному расплыванию или разнесению внешними потоками по территории, с которой они были собраны.

Пусть среднее расстояние между отдельными экскретами животного равно \mathcal{L}_0 . Средний объем экскретов, пропорциональный объему животного, обозначим через δl^3 , где $\delta \sim 10^{-2}$ (Kleiber, 1961) *. При передвижении на расстояние своего размера l животное съедает объем растительности, равный $l^2 L_1 \beta$, где L_1 — слой растительной биомассы, β — доля потребления растительности животным. Экскреции повторяются при перемещении на расстояние $l \cdot (\delta l^3 / l^2 L_1 \beta)$, т. е.

$$\mathcal{L}_0 = l^2 \frac{\delta}{L_1 \beta} \quad (13)$$

Время диффузионного расплывания биогенов экскрета на расстояние, с которого биогены были собраны, равно (Ландау, Лифшиц, 1954)

$$\tau_D = \frac{\mathcal{L}_0^2}{D} = l^2 \frac{\delta^2}{D L_1^2 \beta^2}, \quad (14)$$

где D — коэффициент диффузии, имеющий размерность $см^2/сек$ (поэтому \mathcal{L}_0^2/D имеет размерность времени). Расплывание экскретов происходит в основном путем молекулярной диффузии при растворении в воде (включая молекулярную диффузию в корнях растений). Коэффициент молекулярной диффузии в воде имеет порядок величины $D \sim 10^{-5} см^2/сек \sim 10^{-2} м^2/год$. Условие $\tau_D \leq \tau_1 \approx 1$ год накладывает ограничение на l :

$$l \leq l_0 = (\tau_1 D)^{1/2} (L_1 \beta / \delta)^{1/2}. \quad (15)$$

Полагая среднюю толщину метаболически активной биомассы растительности $L_1 \sim 10^{-3} \div 10^{-2} м$, $\delta \sim 10^{-2}$, $\beta \sim 10^{-2}$, $\tau_1 \sim 1$ год, $D \sim 10^{-2} м^2/год$, получим, что $l_0 \sim l_0 = 10^{-2} м$. Полученное значение l_0 , как видно из (15), мало чувствительно к значительным вариациям всех входных величин. Таким образом, для организмов с $l < l_0$ проблемы расплывания экскретов не существует — это расплывание осуществляется за времена, меньшие времени воспроизводства растений с помощью самого медленного процесса — молекулярной диффузии в жидкости. С другой стороны, для животных с размерами $l > l_0$ время диффузионного расплывания быстро возрастает, увеличиваясь на четыре порядка при изменении l на один порядок: при $l \sim 10^{-1} м$; $\tau_D \sim 10^4$ лет; при $l \sim 1 м$, $\tau_D \sim 10^8$ лет. Эти оценки принципиально не меняются при увеличении коэффициента диффузии на несколько порядков величин. Поэтому биогены, выведенные из организмов крупных животных, не могут возвращаться в места, с которых они были собраны, за счет диффузионных процессов.

Стабильные экосистемы с крупными животными могут существовать только за счет внешних природных потоков, которые перемешивают и разносят их экскреты по земной поверхности. На суше главную роль в

* Режим непрерывной экскреции не используется животными. Передвигающиеся редуценты разносят менее 0,2% экскретов: в телах животных разносятся 10% съеденных биогенов, поедаются 10% фекалий (рис. 2), которые составляют 1—4% экскретов.

перемешивании экскретов крупных животных играет поверхностный сток водных осадков. Количество перемешиваемых поверхностным стоком биогенов можно оценить, исходя из величины ионного стока, равного в среднем для суши $1,7 \cdot 10^{-1}$ т/га·год (Львович, 1974), что составляет 2% от величины средней продуктивности суши — 8 т/га·год сухой массы (Whittaker, 1975). В стационарном случае количество биогенов, сконцентрированных в экскретах крупных животных, не должно превышать количество возвращаемых в первоначальное положение биогенов за счет поверхностного ионного стока. Следовательно, глобальное среднее потребление всех крупных животных не должно превышать величину порядка одного-двух процентов чистой первичной продукции*. В областях с малым поверхностным стоком крупные животные могут приводить к сравнительно быстрому опустыниванию земной поверхности. Наоборот, вдоль пойм рек и в самих реках и озерах, где величины ионного стока становятся порядка величины или превышают растительную продукцию, доля потребления крупных животных может быть значительно выше среднего глобального значения**.

Таким образом, условия возврата биогенов, перемещенных передвигающимися животными, в места, с которых они были собраны, накладывают на функцию распределения $\beta(x)$ следующее требование: $\beta(x) \leq 1$ при $x < 0$ и $\beta(x) \leq 10^{-2}$ при $x > 0$ ($l > 1$ см). Ограничения этого раздела в равной степени применимы как к консументам, так и к редуцентам.

6. Неравномерность потребления растительности

Выражение (8) представляет собой среднее значение для доли потребления вида, если под S в определении d (6) понимать среднюю территорию потребления особи. Так как передвигающиеся животные потребляют биомассу растений, возможны флуктуации плотности потребления вида при неизменной продуктивности растений P_1 за счет изменения биомассы растений $B_1 = L_1 \rho$:

$$K \frac{dL_1}{dt} = \bar{J} - J \quad \text{или} \quad \frac{K}{P_1} \frac{dL_1}{dt} = \bar{\beta} - \beta, \quad \bar{\beta} \leq 1 \quad (16)$$

где K — энергосодержание единицы объема живой органической массы. Предполагается, что все изменение растительной биомассы происходит за счет изменения потребления рассматриваемого вида. Очевидно, что при сохранении продуктивности величина флуктуации биомассы за времена порядка времени воспроизводства растительности $\tau_1 = KL_1/P_1$ не должна превосходить некоей допустимой величины, меньшей величины самой биомассы растений (Silliman, 1969). Это значит, что средняя квадратичная флуктуация нормированной доли потребления должна быть ограничена:

$$\Delta = \sqrt{(\beta - \bar{\beta})^2} = \frac{\tau_1}{L_1} \left| \frac{dL_1}{dt} \right| < 1.$$

Рассмотрим выедание одного растения или группы растений общей площадью $S_1 \gg S$ некоторым числом гетеротрофных организмов заданного размера. Гетеротрофы могут принадлежать, вообще говоря, к раз-

* Относительное содержание основных биогенных элементов в ионном стоке ниже такового в продукции сухой массы органики, поэтому величину 2% следует рассматривать как верхнюю границу. Атмосферой разносится меньше биогенов, чем речным стоком.

** В океане диффузия экскретов животных происходит путем турбулентной диффузии. Коэффициент турбулентной диффузии в поверхностном слое имеет порядок $10 \text{ см}^2/\text{сек} \sim 10^4 \text{ м}^2/\text{год}$ (Вейль, 1976). При времени воспроизводства фитопланктона $\tau_1 = KL_1/P_1 \sim 0,03$ лет, средней толщине слоя биомассы фитопланктона $L_1 \sim 10^{-5}$ м и $\beta \sim 10^{-2}$ (Whittaker, 1975) получаем $l_0 \sim 10^{-2}$ м (15), т. е. такую же величину, как и на суше.

ным видам. Будем для простоты считать, что удельное потребление на единицу проекции организма j у всех гетеротрофов одинаково.

Плотность доли потребления растительности β этими гетеротрофами (8), (10) равна:

$$\bar{\beta} = \sum_n b_n = \mathcal{N}\bar{b}, \quad b_n = \frac{\beta_n s_n}{S_1}, \quad s \leq s_n \leq S = \frac{fs}{\beta}, \quad (17)$$

где s — проекция организма на поверхность Земли (для передвигающихся организмов $s=l^2$), S — территория потребления одного организма (6), β_n — доля потребления отдельного организма на территории s_n . Если потребление отдельных гетеротрофных организмов происходит статистически независимо на территориях с площадью s_n (17) *

$$\sum_{m,n} (b_m - \bar{b})(b_n - \bar{b}) = 0,$$

то средняя квадратичная флуктуация Δ величины β равна (Ландау, Лифшиц, 1964):

$$\Delta = \delta\bar{b} \sqrt{\mathcal{N}}, \quad \delta = \sqrt{(b - \bar{b})^2 / \bar{b}}. \quad (18)$$

Из (17) и (18) находим:

$$\frac{\Delta \sqrt{S_1}}{\delta \sqrt{s}} > \bar{\beta} = \frac{\Delta^2}{\delta^2 \bar{b}} > \frac{\Delta^2 S_1}{\delta^2 fs}, \quad (19)$$

В (19) величины Δ и S_1 определяются характером растительности и не зависят от l^{**} . Если считать, что относительная флуктуация потребления отдельного животного δ не зависит от размеров, то $\bar{\beta} \ll \text{const } l^{-1}$. Статистическая независимость потребления отдельных организмов выполняется тем точнее, чем больше число видов заданного размера участвует в потреблении. При отсутствии статистической независимости получаем $\Delta = \delta\bar{b}\mathcal{N}$ и $\bar{\beta} = \Delta/\delta$, что меньше значения

$$\bar{\beta} = \frac{\Delta}{\delta} \frac{\Delta}{\delta\bar{b}} (\Delta \gg \delta\bar{b}) \text{ в (19).}$$

Видовое разнообразие приводит к большей возможной доле потребления организмами заданного размера при фиксированных Δ , S_1 и δ и к быстрому росту потребления с уменьшением размера.

Эмпирические данные, рассмотренные в разделе 4, указывают на то, что падение потребления с ростом размера происходит медленнее, чем l^{-1} . Это означает, что относительная флуктуация δ потребления отдельного организма уменьшается с ростом размера. На это требуются дополнительные затраты энергии со стороны организма, что возможно только за счет усложнения степени организации животного. В частности, поведение β (12) для млекопитающих получается при $\delta \ll \text{const } f^{-1} \sim l^{-0,2}$.

Флуктуации скоростей разложения отмершей растительности приводят к флуктуациям образования минеральных питательных веществ,

* Величина площади корреляции s_n не может быть меньше проекции животного s . Потребление пищи животными на различных кормовых территориях S как правило не скоррелировано.

** Относительная флуктуация биомассы растительности на территории S_1 вследствие естественной вариации размеров растений равна $\Delta_1 = \delta_1 / \sqrt{\mathcal{N}_1}$, $\mathcal{N}_1 = S_1/s_1$, s_1 — площадь независимо функционирующих растений (или их органов — листьев, веток и пр.), δ_1 — относительная флуктуация биомассы отдельного растения (или его органов). Гетеротрофы не меняют характера распределения растений, если $\Delta \ll \Delta_1$, при этом $\Delta^2 S_1 \leq \Delta_1^2 S_1 = \delta_1^2 s_1$ — не зависит от S_1 .

Если считать $\delta_1 \sim \delta \sim 1$ и $\sqrt{s_1} \sim \bar{L}_1 \sim 10^{-3}$ м (средняя толщина метаболически активной биомассы растительности суши $K \bar{L}_1 = \bar{P}_1 \tau_1$, $\tau_1 \sim 1$ год), то из (8) и (19) получаем ограничение на слой биомассы млекопитающих животных ($f \sim 10^4$): $L \leq \delta_1 \sqrt{s_1} / \delta f \sim 10^{-7}$ м, что близко к ограничению (11).

необходимых живым растениям и, следовательно, тормозят развитие растений. Поэтому ограничения настоящего раздела применимы в равной степени к консументам и редуцентам.

7. Заключение

Ограничения двух предыдущих разделов на величину доли потребления передвигающихся животных действуют как в наземных, так и в водных экосистемах. Специфика наземных условий жизни проявляется в дополнительном воздействии животных на растительность за счет силы тяжести животных. Это воздействие зависит от характера передвижения животных и увеличивается с ростом их размера и биомассы.

Воздействие силы тяжести животных на растения обусловлено запасом прочности растений. Запас прочности растений в среднем рассчитан на преодоление давления порядка давления веса растительности, равного $p_i = g\rho L_i$, где ρL_i — биомасса растительности $g = 9,8 \text{ м/сек}^2$ — ускорение свободного падения. Пренебрегая различиями в размерах и характере передвижения животных можно оценить среднее давление силы тяжести животных на растения величиной $p = g\rho L$, где ρL — общая биомасса крупных животных. В естественных экосистемах метаболически активный слой биомассы растений $L_i \geq 10^{-8} \text{ м}$, в то время как $L \leq 10^{-7} \text{ м}$ (11), поэтому отношение $p/p_i = L/L_i < 10^{-4}$, что предохраняет от вытравливания мелкие и молодые растения, составляющие малую часть растительной биомассы. Можно думать, следовательно, что ограничения, накладываемые воздействием силы тяжести животных на растения суши, являются менее жесткими, чем ограничения разделов 5 и 6, и распределение потребления растительности по размерам гетеротрофов имеет сходный характер поведения для водных и наземных экосистем.

Таким образом, условия сохранения распределения минерального питания растительности и требование равномерности потребления растительной биомассы накладывают сильные ограничения на величину потребления растительности крупными животными в экосистемах. Это приводит к тому, что в естественных условиях доля потребления крупных растительных животных уменьшается с ростом их размера, несмотря на увеличивающуюся конкурентоспособность животного.

Автор глубоко благодарен Г. Г. Винбергу и В. Р. Дольнику за многочисленные обсуждения и критику.

ЛИТЕРАТУРА

- Вейль П. 1976. Популярная океанология. Л., Гидрометеониздат.
Винберг Г. Г. 1946. Успехи соврем. биол., 21, 401—410.— 1976. Ж. общ. биол., 37, 56—64.— 1979. Общие основы изучения водных экосистем. Л., «Наука».
Дажо Р. 1975. Основы экологии. М., «Прогресс».
Дольник В. Р. 1968. Успехи соврем. биол., 66, 276—293.— 1978. Ж. общ. биол., 39, 803—815.
Ландау Л. Д., Лифшиц Е. М. 1954. Механика сплошных сред. М., Изд-во АН СССР.— 1964. Статистическая физика. М., «Наука».
Львович М. И. 1974. Мировые водные ресурсы и их будущее. М., «Мысль».
Одум Ю. 1975. Основы экологии. М., «Мир».
Тайсон В. О. 1950. Основные положения растительной биоэнергетики. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Brody S. 1945. Bioenergetics and Growth. N. Y., Reinhold Publ. Co.
Buechner H. K., Golley F. B. 1967. In: Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems. Petrusiewicz K. (ed.). IBP—PT, Warszawa—Krakow, 243—254.
Caldar W. A. 1974. In: Avian Energetics. Paynter R. A. (ed.). Cambridge, Publ. Club, 41—68.
Golley F. B. 1973. In: Ecological Energetics of Homeotherms. Gessaman J. A. (ed.) Logan. Utah State Univ. Press, 142—147.
Grodzinski W. 1971. Ann. Zool. Fennici, 8, 133—136.
Hemmingsen A. H. 1980. Rept. Steno Memor. Hospital Nordisk Insulinlab., 9, 2, 7—110.
Humphreys W. F. 1979. J. Animal Ecology, 48, 427—453.
Kendeigh S. C. 1974. Ecology with Special Reference to Animals and Man. N. Y., Englewood Cliffs.

- King T. 1974. In: Avian Energetics. Paynter R. A. (ed.). Cambridge, Publ. Club, 4—28.
- Kira M. 1975. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Cooper J. P. (ed.). Cambridge Univ. Press, 5—40.
- Kleiber M. 1961. The fire of life. An introduction to animal energetics. N. Y. Wiley.
- Macfadyen A. 1963a. In: Soil organism. Doeksen J., Van Der Drift J. (eds.). Amsterdam, North Holl. Publ. Co, 3—10.—1963b. Animal Ecology Aims and methods. London, Pitman.
- Maginnis L. A., Wells M. J. 1969. J. Exptl. Biol., 51, 3, 607—613.
- McNeill S., Lawton J. H. 1970. Nature, 225, 472—474.
- Reichle D. E. 1971. In: Productivity of forest ecosystem. Divigneaud P. (ed.). Paris, UNESCO, 465—477.
- Riszkowski L., Goszczynski J., Truszkowski J. 1973. Acta Theriol., 18, 125—165.
- Silliman R. P. 1969. Bio Science, 19, 524—528.
- Singh G. S., Gupta S. V. 1977. Botan. Rev., 43, 449—512.
- Teal J. M. 1962. Ecology, 43, 614—624.
- Valverde J. A. 1964. La Terre et la Vie, 111, 121—154.
- Went J. C. 1963. In: Soil organism. Doeksen J., Van Der Drift J. (eds.). London, Pitman, 260—264.
- Whittaker R. H. 1975. Community and Ecosystem. N. Y., MacMillan Publ. Co.
- Whittaker R. H., Likens G. E. 1975. In: Primary Productivity of the Biosphere. Lieth H., Whittaker R. (eds.). N. Y., Springer Verlag, 305—324.

Статья поступила в редакцию
25.VI.1980

THE DISTRIBUTION OF ENERGY FLOWS AMONG THE ORGANISMS OF DIFFERENT DIMENSIONS

V. G. GORSHKOV

Institute of Nuclear Physics, Leningrad

Summary

For all organisms the rate of energy exchange per unit of organism's volume (λ) is varied within certain universal limits. At fixed λ the increase of organism's dimensions is possible only under increase of the rate of energy exchange per unit of surface or per unit of organism's projection (j). The j value of the small plants is less than the value of primary productivity (P_1) and being motionless they can exist at the expense of primary production coming in via these organism's projection on the Earth's surface. The large organisms, characterized by $j \gg P_1$, are obliged to gather the production from the great territory of consumption. Due to accumulation of production in plants' biomass, the harvest of production is possible by means of movement along the territory of consumption and eating of plants' biomass with the speed, which is significantly greater than the biomass local increase. The movement of organism tends to concentration of evenly distributed biogens in excretae of animals, as well as to trampling down of plants' small species. The eating of biomass leads to fluctuations in food consumption, which becomes greater with increase of animals' dimensions. To conserve the stationary state, the quota of primary production consumption by an animal must decrease with increase of animals' dimension. This regularity is observed within the existing natural ecosystems.
