



ДИСКУССІИ

УДК 581.1:581.132:582.26/27

К. М. Хайлов, докт. биол. наук, гл. науч. сотр.,
С. А. Ковардаков, канд. биол. наук, ст. н. с., **А. В. Празукин**, канд. биол. наук, ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОВЕРХНОСТИ МНОГОУРОВНЕВЫХ ФИТОСИСТЕМ
И РАСЧЕТ ИХ ЧИСЛЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК**

Сделан краткий обзор исследований, посвященных оценке площади биологической поверхности, удельной (отнесенной к телесной массе объекта) поверхности и индекса поверхности фитосистем разного типа и уровня организации (растений, популяций, сообществ). Описаны и сравниваются между собой применяющиеся разными исследователями уравнения для расчета названных характеристик. На примере ряда конкретных фитосистем проведено численное сравнение результатов, полученных двумя описанными в литературе группами расчетных методов (один из них – авторов статьи, второй – д. б. н. Г. Г. Миничевой). Показано, что во всех изученных случаях алгоритмы расчета по Г. Г. Миничевой органически ведут к ошибочным результатам. Проанализирован источник ошибок. Величина ошибок в конкретных ситуациях разнообразна и не предсказуема, но в общем случае зависит от диапазона значений удельной поверхности в объекте. Кратко обсуждены основные имеющиеся в литературе интерпретации роли параметров биологической поверхности в агроэкологических и гидроэкологических моделях.

Ключевые слова: многоуровневые фитосистемы, биологические поверхности, удельная поверхность, одноклеточные и многоклеточные водоросли, алгоритмы расчетов биологической поверхности

В разных разделах биологии и экологии изучаются объекты, представляющие собой неслучайные множества биологических тел, скомпонованные Природой в иерархические (многоуровневые) системы. В каждой отрасли знания такие объекты имеют несхожий внешний вид, а соответственно и специфические названия, особенно если объекты относятся к разным уровням организации Природы.

Характерным биологическим примером такой системы является многоклеточный *индивид*, например, растение, состоящее из множества однотипных структур – группы корней, группы побегов, листьев, цветков и т. д. Отдельно взятая *ветка* сложно рассеченного растения является объектом такого же типа, но с

меньшим разнообразием структурных элементов (ветка не имеет собственных корней, но может нести на себе цветки или соцветия). Любое *соцветие* – это аналогичный объект, но с еще меньшим разнообразием частей (соцветие представляет собой группу, не имеющую корня, плода). Отдельный цветок, соцветие, побег с листьями и соцветиями и целое растение, содержащее все перечисленные выше части, в совокупности образуют целостное растение – иерархическую фитосистему.

Характерные примеры экологических объектов такого же типа – группа совместно обитающих растений одного вида (локальная *популяция*) или совместно обитающих популяций разных видов (локальное *сообщество*;

в случае растений – *фитоценоз*). Фитоценоз, популяции в нем, отдельные растения, побег растения, ветка с побега – все они образуют иерархическую фитосистему с иным составом уровней организации, чем в первом случае.

Естественно, что терминология и методы описания растений, их популяций и сообществ, принятые в разных специализированных науках, в большинстве случаев не совпадают, и на сопоставление объектов разного уровня организации они не рассчитаны. Хотя в задачи специализированных наук такое сопоставление не входит, оно и желательно, и возможно.

Ввиду сходства композиции и главных характеристик объекты типа цветка, соцветия, ветки, целого растения, любой естественно сформировавшейся группы растений (локальной популяции, фитоценоза), уместно обобщить под названием *иерархических популятивных объектов*, что подчеркнет их принципиальное сходство как биологических множеств, нисколько не исключая использования и не умаляя их традиционных названий, уместных в специализированных науках.

Большая часть работ по определению геометрических параметров водорослей проводилась с фитопланктоном. Привлекательные автоматические методы получения исходных данных с использованием проточной цитометрии, анализа образов и компьютерной томографии применимы лишь в отдельных случаях. В большинстве же случаев преимущество до сих пор отдается визуальной морфометрии с последующим расчетом объема и площади поверхности клеток по геометрическим формулам (напр., [19, 25, 34]). На основе морфометрии клеток, численности и массы размерных групп вычисляется площадь поверхности популяций и сообществ фитопланктона [2, 3, 25].

Площадь поверхности, а иногда и телесный прижизненный объем многоклеточных водорослей и высших наземных растений со сложной внешней морфологией рассчитывают на основе морфометрии всего растения [4, 5,

20, 21, 30] или только листьев [26]. В других случаях телесный объем растения вычисляют по массе и удельному весу. Морфометрические данные позволяют вычислять также общую площадь поверхности растений в групповых объектах – популяциях, фитоценозах. Исходя из морфометрии растений и анализа размерно-возрастной структуры популяций, вычисляется и общая площадь живой поверхности растений в популяциях и сообществах водных [6, 22, 30] и наземных растений, в том числе сельскохозяйственных [23, 28]. У высших растений иногда вычисляют индивидуальную и групповую площадь поверхности клеточных хлоропластов [18].

В любой биоэкологической системе обмен веществ между живым объектом и окружающим его пространством происходит через разделяющие их граничные поверхности. У растений это, прежде всего, молекулярный обмен через внешнюю поверхность листьев, стеблей, корней, а у низших растений – через поверхность аналогов этих органов. Хотя внешний обмен веществ растений изучается в самых разных аспектах, и участие поверхностей раздела всегда предполагается, расчет площади живых поверхностей требуется не всегда, трудоемок и ему должны предшествовать специальные методические разработки.

Во всех упоминавшихся выше публикациях роль параметров поверхности в процессах роста и продукции растений подчеркивается и обсуждается, но авторы этих публикаций отнюдь не считают параметры поверхности главными регуляторами роста и продукции растений. Отдельно стоят работы Г. Г. Миничевой [9 – 12, 14, 15], в которых параметры поверхности объявляются главными регуляторами “автотрофного процесса” и продукции у всех групп растений – низших и высших, одноклеточных и многоклеточных, морских и пресноводных. Исходя из таких представлений, автор строит прогноз структуры и функций автотрофной составляющей морских и пресноводных экосистем.

Ниже будут рассмотрены разные способы расчета основных параметров поверхности популятивных фитосистем с разным уровнем организации. Это: 1) слоевища, локальные популяции и сообщества морских многоклеточных водорослей; 2) локальные популяции высших водных растений; 3) локальные популяции и сообщества фитопланктона. Попутно сравним численные значения параметров поверхности индивидуальных растений и их групп, полученные разными расчетными методами, а также некоторые интерпретации роли граничных поверхностей в жизни и продуктивности экосистем.

Расчеты абсолютной и относительной площади поверхности популятивных объектов с множественными граничными поверхностями. Общими для всех перечисленных выше популятивных объектов, их дискретных частей и их множеств являются: индивидуальная и общая групповая масса (W), прижизненный геометрический объем (V), их численность (N), площадь индивидуальной и общей групповой биологической поверхности (S), и удельная (отнесенная к массе¹) площадь поверхности части или группы (S/W). Другие общие характеристики будут упоминаться ниже по мере надобности.

Рассмотрим три последовательно расположенных в иерархии уровня организации. Это: 1) отдельное растение – i (в качестве его условно-элементарных структур – k возьмем только листья плоской формы и стебли конической формы у высших растений или их аналоги у низших растений); 2) локальная популяция – p (ее структурами будем считать растения размерно-возрастных групп – t , в свою очередь, состоящих из особей i); 3) локальный фитоценоз – c (его структурами являются локальные популяции p разных видов, состоящие из соответствующих особей i). Параметры

¹ Обсуждение удельной площади поверхности, рассчитанной по отношению к другим параметрам биоэкологических объектов, имеется в [26, 28, 33].

$W, V, N, S, S/W$ присущи особям, их отдельным органам, популяциям и сообществам одноклеточных и многоклеточных водорослей, свойственны высшим водным и наземным растениям. Существенным с экологической точки зрения являются также безразмерное соотношение между площадью биологической поверхности популяции или сообщества, и площадью поверхности Земли (горизонтальная плоскость), на которой данная группа растений находится – $S_0: S/S_0$. В экологии наземных растений эта величина называется “индексом поверхности” или “листовым индексом”, если при его расчете учитывается только ассимиляционная поверхность листьев [26, 28].

Приведем алгоритм расчета основных параметров биологической поверхности отдельных растений, популяций и сообществ, который используется в работах лаборатории экологического метаболизма (ЛЭМ) ИнБЮМ НАН Украины [2, 30, 32] и сравним его с алгоритмом, по которому те же параметры вычисляются Г. Г. Миничевой. Поскольку символика, применяемая в ЛЭМ и названным автором, отчасти различна, при сравнении все уравнения (за некоторыми исключениями, которые специально поясняются) записаны нами в символике ЛЭМ.

Площадь внешней биологической поверхности отдельного многоклеточного растения S_i равна сумме поверхностей группы листьев S_{k1} и группы стеблей S_{k2} . Понятно, что в пределе расчет биологической поверхности может включать все органы растения и k принимает значения от 1 до m . Тогда

$$S_i = \sum_{k=1}^m S_k \quad (1)$$

Здесь S_k – общая площадь поверхности k -ой группы органов. Она равна:

$$S_k = (S/W)_k \cdot W_k \quad (2)$$

Здесь W_k – масса k -ой группы органов.

Значения $(S/W)_k$ получим из соотношения:

$$(S/W)_k = \Sigma S_k / \Sigma W_k \quad (3)$$

После этого может быть рассчитана величина удельной поверхности целого растения:

$$(S/W)_i = S_i / W_i \quad (4)$$

Площадь поверхности локальной популяции S_p равна, аналогично (1), сумме поверхностей размерно-возрастных групп растений S_t (t изменяется от 1 до m):

$$S_p = \Sigma S_t \quad (5)$$

где: $S_t = \Sigma_{i=1}^m S_i$

или другим путем:

$$S_t = (S/W)_t \cdot W_t \quad (6)$$

Значения удельной поверхности размерно-возрастных групп выражает соотношение:

$$(S/W)_t = S_t / W_t \quad (7)$$

Удельную поверхность популяции получим, аналогично (3) и (7), как частное от деления общей площади поверхности размерных групп растений (ΣS_t) на их общую массу (ΣW_t):

$$(S/W)_p = \Sigma S_t / \Sigma W_t \quad (8)$$

Общую площадь поверхности популяции можно вычислить также аналогично (2) и (6):

$$S_p = (S/W)_p \cdot W_p \quad (9)$$

Следующий уровень в иерархии популятивных фитосистем – локальное сообщество одноклеточных или многоклеточных водорослей. Представим его как состоящее из j видовых локальных популяций от 1 до n . Тогда :

$$S_c = \Sigma_{j=1}^n S_j \quad (10)$$

Удельная поверхность сообщества равна:

$$(S/W)_c = \Sigma S_j / \Sigma W_j \quad (11)$$

Здесь $\Sigma W_j = W_c$ – общая масса растений сообщества.

Поверхность сообщества можно рассчитать не только по (10), но также аналогично (7) и (9):

$$S_c = (S/W)_c \cdot W_c \quad (12)$$

По такой схеме с дополнительными ответвлениями и вариантами были рассчитаны опубликованные разными авторами данные о площади поверхности клеток и популяций разных видов одноклеточных водорослей [3, 25, 2], слоевищ, популяций и сообществ морских макрофитов [30]. Принципиально так же, но с разными расширениями, диктуемыми особенностями высших наземных растений, вычисляются значения S , S/W , W/S и S/S_0 применительно к сельскохозяйственным растениям [5, 23, 27, 28 и др.].

От описанного выше подхода принципиально отличается расчет параметров поверхности популятивных объектов в работах [9 – 12, 14, 15]. Детальное изучение и описание морфологии растений со сложным внешним строением оказывается излишним. Все физиологические измерения, используемые в продукционных исследованиях растений (прямые измерения фотосинтеза, дыхания, роста и т. д.), исключаются вовсе. Понятие “общая интенсивность автотрофного процесса”, в понимании Г. Г. Миничевой, охватывает не только многоклеточные водоросли, но и фитопланктон с тремя уровнями его организации – отдельными клетками, популяциями, сообществами, а также флористические объекты. Другие аспекты концепции этого автора, называемые *теоретическими*, будут обсуждаться ниже, после анализа расчетных методов.

Описание алгоритма расчета параметров поверхности начнем с базового ботанического уровня – отдельного растения (i), имеющего k групп органов.

В [14] (с. 11, табл. 1) приведено уравнение для расчета удельной поверхности слоевища водоросли:

$$(S/W)_i = \Sigma(S/W)_k \quad (13)$$

Непригодность такого уравнения очевидна, поскольку определяемая величина $(S/W)_i$ оказывается зависящей от количества измерений. В дальнейшем автор рекомендует вычислять удельную поверхность растения, состоящего из k групп органов по уравнениям, аналогичным нашим (1 – 4).

Однако, уравнения (1 – 4) достаточны лишь в тех случаях, когда слоевище не имеет на своей поверхности растений-эпифитов. Между тем, эпифитирование – явление обычное, а в эвтрофных водах – постоянное. В работах, в которых прогнозируется отклик сообществ макрофитов на повышение трофности вод [11, 14, 15], эпифитирование должно учитываться. На рис. 1а, б и в показано, какая ошибка возникает при использовании уравнения (15 – см. ниже) Г. Г. Миничевой по отношению к слоевищу цистозеры всего лишь с одним из типичных для этого вида эпифитов – кюлинией. Очевидно, что при нескольких видах эпифитов ошибка в расчете эпифитированных слоевищ становится непредсказуемой.

Вклад эпифитов в численные значения параметров поверхности растения-хозяина был рассмотрен в [30] (с. 210 – 214, рис. 83 и 84) на примере слоевищ черноморской цистозеры с разными видами эпифитов. В частности, было показано, что на глубине 0.5 м безразмерный индекс поверхности (S/S_0) слоевищ цистозеры без эпифитов равен 10, а с эпифитами – 14, на глубине 2 м соответственно 3 и 13. Следовательно, на глубине 2 м площадь биологической поверхности эпифитов в 4.3 раза превышает таковую растения-хозяина. В обсуждаемых же нами публикациях [8, 12, 14 и др.] мы не нашли никаких данных, позволяющих заключить, что эпифиты были учтены при расчете S/W слоевищ и соответствующих значений S/S_0 . Однако если бы даже они учитывались (как “органы” растения-хозяина), то расчет параметров поверхности следовало проводить по уравнениям (10 – 12) для сообщества, с уче-

том массы отдельно каждого вида (что следует из численного примера в таблице). Цитируемый же автор вычисляет удельную площадь поверхности сообщества $(S/W)_c$ по уравнению (15), а индекс поверхности – по (18), без учета масс входящих в сообщество видов, т. е. с неизбежной и непредсказуемой ошибкой.

Сравним результаты расчета параметров поверхности по алгоритму Г. Г. Миничевой (уравнения 14 – 18) и по алгоритму ЛЭМ (уравнения 1 – 12). Для сравнения вариантов расчета, за отсутствием у нас исходных численных данных по объектам, изучавшимся Г. Г. Миничевой, мы выбрали исходные данные нескольких объектов разного типа и уровня организации из числа изучавшихся нами и другими авторами.

На рис. 1а показана связь удельной площади поверхности «популяций» структурных элементов слоевища морской многоклеточной водоросли цистозеры с их средней индивидуальной массой. Простейшими морфологическими элементами слоевища цистозеры являются осевые структуры (“оси”), имеющие форму вытянутого усеченного конуса. Отметим, что рецептакулы и воздушные пузыри рассматриваются нами как элементы, формирующие морфологическую структуру оси, а поэтому осевые структуры могут принимать форму, несколько отличную от формы усеченного конуса. В состав слоевища входят 4 – 6 размерных групп осей. Оси разного порядка имеют обозначения, использованные на рис. 1а, в. Ствол имеет нулевой порядок k_0 , далее по номерам порядков – k_{01} , k_{02} и т. д. Из геометрически простых осей составлены более сложные ветви первого (k_1) и второго (k_2) порядка. Из иерархически соподчиненных осей и ветвей разного порядка составлено иерархически организованное слоевище цистозеры.

На рис. 1а показано изменение S/W с увеличением индивидуальной и общей массы ΣW структурных элементов слоевища цистозеры вплоть до образования целого растения с эпифитирующими на нем тонко рассеченными

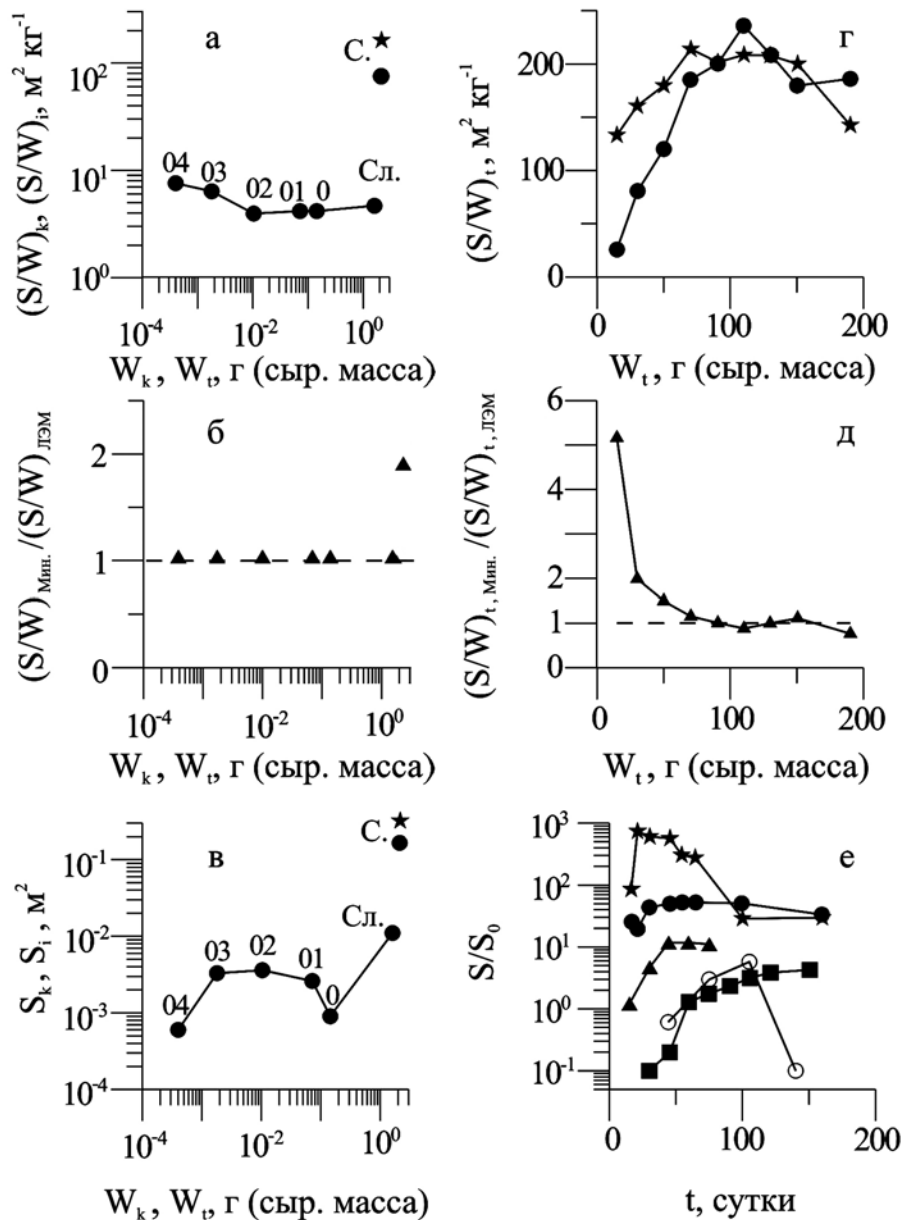


Рис.1. Параметры биологической поверхности растительных объектов разной массы и разного уровня организации, рассчитанные двумя методами. а – соотношение удельной поверхности и сырой массы в “популяциях” осевых структур *Cystoseira crinita* (0, 01–04 – ствол и “популяции” осевых структур), целого слоевища *C. crinita* (Сл) и слоевища цистозеры с эпифитирующей на нем кюлинией (С). Нижний индекс (k) – параметры осей, индекс (i) – параметры целых слоевищ. Расчет по методике: – Г. Г. Миничевой (Мин), ● – лаб. экологического метаболизма (ЛЭМ); б – соотношение между S/W по методикам Г. Г. Миничевой и ЛЭМ для тех же объектов; в – значения площади поверхности осевых структур (S_k) и целых слоевищ цистозеры (S_i) для тех же объектов. г – соотношение удельной поверхности возрастных групп растений камыша $(S/W)_t$ и их сырой массы W_t по методикам – Г. Г. Миничевой и ● ЛЭМ. д – соотношение между S/W для камыша по методикам Г.

Г. Миничевой и ЛЭМ. е – изменение индекса поверхности (S/S_0) с возрастом (t) в популяциях: камыша – по алгоритмам Г. Г. Миничевой (○), ЛЭМ (●); картофеля (○), кукурузы (■), многолетних трав (▲) – из [27]. Fig.1. Parameters of biological surface of plant objects of different weight and different level of organizations calculated by two methods. а - Ratio of specific surface area and wet weight: in "populations" of axial morphological structures of the multicellular alga (*Cystoseira crinita*) (0 - trunk, 01–04 - "populations" of axial morphological structures), whole thallus of *C. crinita* (Сл) and thallus of the cystoseira with epiphytting multicellular alga *Kylinia* sp. (С) on it. The bottom index (k) designates parameters of axial morphological structures, index (i) - whole thallus parameters of the *C. crinita*. – calculated by Minicheva's algorithm; ● – calculated by LEM's algorithm. б - ratio between S/W calculated by Minicheva's algorithm and by LEM's algorithm for the same objects. в - value of the surface area of morphological structures (S_k) and whole thallus of *C. crinita* (S_i) for the same objects. г – ratio of specific surface area of cane plants age groups $(S/W)_t$ and their wet weight, W_t . - calculated by Minicheva's algorithm ● ● by LEM's algorithm. д – ratio between S/W for plants of cane on Minicheva's algorithm and LEM's algorithm. е – change of surface index (S/S_0) by age (t) in populations of different species plants: plants of cane by Minicheva's algorithm (○) and by LEM's algorithm (●); potatoes (○), corn (■), long-term grass (▲) – from [27].

слоевищами другой водоросли – кюлинии. Значения S/W рассчитаны по (3), (4) и (11) и по уравнению (15 – см. ниже).

При расчете удельной поверхности эпифитированного слоевища по (11) и (15) наблюдается несоответствие результатов в 1.9 раза (рис. 1 а, б). Это значительно отражается на величине расчетной поверхности данного объекта (рис. 1 в). Понятно, что ошибочные значения S/W эпифитированных слоевищ переходят и в расчеты параметров поверхности популяций, причем добавляются ошибки вследствие не учета масс возрастных групп популяции.

Сравним результаты расчета двумя методами значений удельной поверхности возрастных групп растений из популяции тростника, индивидуальная и групповая масса которых увеличивается по мере роста. Как следует из рис. 1 г, д в группе молодых растений величина $(S/W)_t$ по методу Г. Г. Миничевой, в 5 – 6 раз выше, чем по методу ЛЭМ, но с увеличением массы растений различие уменьшается. Аналогичное различие видим по параметру S/S_0 (для сравнения с камышом на рис. 1е приведены литературные данные по другим видам растений). В силу этого корректная научная интерпретация морфофункциональных данных по популяциям многоклеточных водных или полуводных растений со сложным внешним строением, по прописи Г. Г. Миничевой, становится невозможной. Вывод популяций одноклеточных водорослей в [14] (с. 11, табл. 1) и в [17] (с. 46) написано: “удельная поверхность популяции фитопланктона (S/W_x) рассчитывалась как средняя величина для совокупности всех значений S/W групп одноразмерных клеток, зафиксированных в составе популяции данного вида“. В нашей символике этот расчет запишется в виде:

$$(S/W)_p = [\Sigma(S/W)_t] / n_t \quad (14)$$

Здесь n_t - количество групп одноразмерных клеток в популяции.

По соотношению (14) автор вычисляет удельную поверхность популяции также и многоклеточных растений, будь то водоросли-макрофиты или же высшие водные растения [12, 14].

Очевидно, что уравнение (14) содержит ошибку: популяция, важнейшими структурными характеристиками которой являются телесные массы организмов и численность их размерных групп, лишаются этих характеристик.

Насколько же велики ошибки при использовании выражения (14) в расчетах площади поверхности, удельной поверхности популяции одноклеточных и многоклеточных растений и индекса поверхности тех и других?

В таблице приведен пример расчета основных параметров поверхности популяции условных растений, состоящей из 5 размерных групп, каждая со своими характеристиками: численностью (N_t) растений в группе, их общей массой (W_t), общей площадью поверхности (S_t), групповой удельной поверхности растений $(S/W)_t$. Общая поверхность растений популяции (S_p) вычислена по уравнению (5), а удельная поверхность $(S/W)_p$ – по (8). Для сравнения с выполненным нами расчетом, значения $(S/W)_p$ получены также по уравнению (14).

На рис. 2 показано, как изменяются значения $(S/W)_p$ реальной популяции черноморской цистозеры с увеличением глубины. Величины $(S/W)_p$ рассчитаны по уравнению ЛЭМ (8) и по уравнению Г. Г. Миничевой (14). Как следует из рис. 2, результаты двух расчетов расходятся, показывая как разные величины, так и разные трендовые зависимости $(S/W)_p$ от глубины. Согласно нашим расчетам (рис. 2 а), максимальная удельная поверхность популяции цистозеры отмечается на мелководных участках на глубине не более 1 м. Здесь популяция цистозеры представлена слоевищами, возраст которых не превышает 8 лет, а основная масса популяции представлена 1 – 3-летними особями [6].

Таблица. Расчет основных параметров поверхности популяции условных растений
Table. Calculation of the basic surface parameters of conditional plants population

Групповые параметры	Размерно-возрастные группы, t				
	1	2	3	4	5
$(S/W)_t$ - средняя по растениям группы	20	60	50	30	20
W_t - средняя масса особи в группе	5	10	15	8	3
N_t - численность особей группы	10	20	40	12	3
W_t - общая масса группы	50	200	600	96	9
S_t - общая площадь поверхности растений в группе	1000	12000	30000	2880	180

Примечание: $S_p = \sum S_t = 46060$; уравнение (5); $W_p = \sum W_t = 955$;

$(S/W)_p = \sum S_t / \sum W_t = 48.2$; уравнение (8) – по методу ЛЭМ

$(S/W)_p = ([\sum (S/W)_t] / n_t = 36$; уравнение (14) – по методу Г. Г. Миничевой

Индивидуальный диапазон удельной поверхности слоевищ этого возраста составляет от 3 до $8 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ [29]. На глубинах 2 м и более основной вклад в формирование фитомассы популяции вносят растения в возрасте от 6 до 11 лет, удельная поверхность которых в среднем составляет $4.5 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ [29], что и объясняет относительное постоянство удельной поверхности популяции на глубинах 2 – 8 м. В то же время, согласно расчетам по (14), удельная поверхность популяции цистозиры с увеличением глубины имеет тенденцию возрастать.

Тот факт, что в данном случае различия в значениях $(S/W)_p$ популяции невелики, не может служить аргументом в защиту критикуемого нами метода, поскольку в популяциях с другой размерно-возрастной структурой ошибки по этому методу могут оказаться весьма большими. Приведем в этой связи выдержку из [1] (с. 169): “В зависимости от размеров, морфологических особенностей и структуры популяции, величина S/W_p может колебаться от нескольких до тысячи м^2 фотосинтезирующей поверхности, приходящейся на кг сырой массы”. Таблица позволяет заключить, что при различии на три порядка удельной поверхности видовых популяций сообщества ошибки в расчете $(S/W)_c$ будут весьма велики.

Логика расчета параметров биологической поверхности многоклеточного растения и популяции используется и по отношению к сообществам растений [7, 12, 14]. Удельная поверхность сообщества, по Г. Г. Миничевой, в нашей символике равна:

$$(S/W)_c = [\sum (S/W)_p] / n_p \quad (15)$$

Здесь n_p – количество видовых популяций в сообществе.

В работах по прогнозу структурно-функциональных параметров фитоценоза [10, 11, 14] $(S/W)_c$ также вычисляется через индекс поверхности по уравнению:

$$(S/W)_c = 9.09 + 1.25 (S/S_0) \quad (16)$$

(цитируемый автор индекс поверхности фитоценоза – S/S_0 – обозначает аббревиатурой ИПФ).

Соответственно, общая площадь биологической поверхности всех растений фитоценоза, необходимая для расчета индекса поверхности сообщества, $(S/S_0)_c$, должна быть равна:

$$S_c = \sum S_p = \sum (S/W)_p \cdot W_p \quad (17)$$

Правильность расчета S_c зависит как от корректности расчета $(S/W)_p$, так и от значений W_p . Поскольку уравнение (15) не учитывает значений W_p , т. е. структуру сообщества, состоящего из видовых популяций с разными телесными массами, то неизбежны и ошибки в определении S_c .

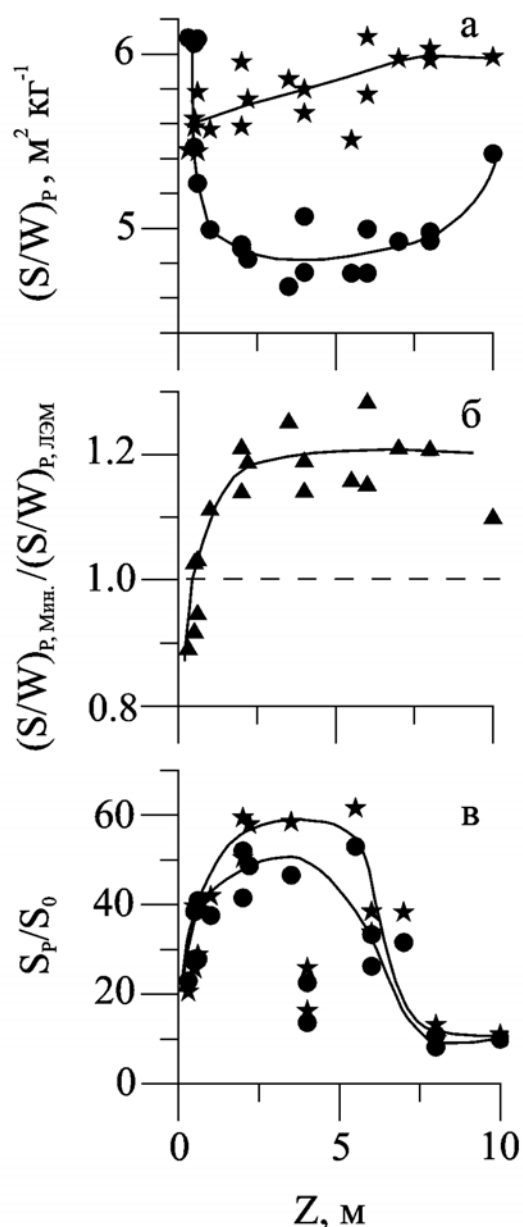


Рис.2. Параметры биологической поверхности популяции цистозеры косматой, рассчитанные по алгоритму Г. Г. Миничевой (●) и по алгоритму ЛЭМ (▲): а – изменение удельной поверхности $(S/W)_p$ с глубиной обитания (Z); б – соотношения величин удельной поверхности $(S/W)_{\text{мин}} / (S/W)_{\text{ЛЭМ}}$, рассчитанных по двум алгоритмам; в – изменение индекса листовой поверхности (S_p/S_0) с глубиной обитания (Z)

Fig. 2. Parameters of biological surface area of *C. crinita* population calculated by G. G. Minicheva's algorithm (●) and by LEM's algorithm (▲): а – change specific surface area $(S/W)_p$ with habitat depth (Z); б – ratio of a specific surface area $(S/W)_{\text{мин}} / (S/W)_{\text{ЛЭМ}}$ calculated by two algorithms; в – change of leaf surface index (S_p/S_0) with habitat depth (Z).

Исходя из значений S_c , вычисляется [14] (с. 11, табл. 1) индекс поверхности фитоценоза:

$$(S/S_0)_c = \Sigma (S/W)_p \cdot (W/S_0)_p \quad (18)$$

Понятно, что при ошибочности значений $(S/W)_c$, рассчитанных по уравнению (16), использование (18), в свою очередь, ведет к неверным значениям индекса поверхности сообществ растений.

Сравнение трех вариантов расчета $(S/W)_c$ выполнено на сообществе морских макрофитов из бухты Ласпи (Южный берег Крым)². Проанализировано 96 количественных проб фитобентоса по 4 вертикальным разрезам с глубин 1, 3, 5, 10, 15 и 20 м. Расчет значений $(S/W)_c$ проведен по уравнению (11) (рис. 3а, черные точки) и по (15) и (16) (рис. 3а, звездочки). Из рис. 3а и 3б следует, что как тренды, так и численные значения $(S/W)_c$, рассчитанные по (15) и (16), значительно отличаются от результатов, полученных по (11). На малых глубинах (1 – 5 м) величины $(S/W)_c$, рассчитанные по (15) и (16), завышены в 3 – 4 раза (рис. 3б), на больших глубинах (10 – 20 м) – в 2 – 3 раза. Более существенное завышение (в 3 – 8 раз) наблюдается при использовании уравнения (16) для расчета $(S/W)_c$ на малых глубинах.

Подчеркнем, что удельная поверхность фитоценоза оказывается существенно разной даже при сравнении уравнений (15) и (16) [14]. Следовательно, и индексы поверхности фитоценоза (ИПФ), вычисленные по уравнению (18), неизбежно окажутся ошибочными в силу ошибки в оценке $(S/W)_c$.

Расчеты параметров поверхности сообществ фитопланктона Г. Г. Миничева проводит по той же схеме, что для и многоклеточных водорослей.

² Выражаем благодарность сотрудникам отдела биотехнологий и фиторесурсов ИнБЮМ Н. А. Мильчаковой, И. К. Евстигнеевой, И. Н. Танковской и Н. В. Мироновой за совместно проведенную работу.

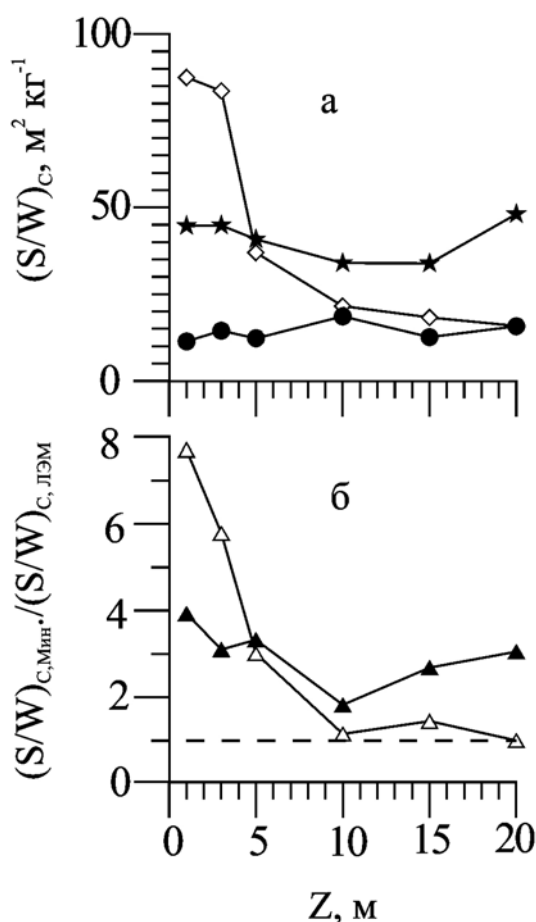


Рис. 3. Три варианта расчета удельной поверхности сообщества морских макрофитов из прибрежной акватории бухты Ласпи: а: – расчет по уравнению (11); \star и \diamond – расчеты соответственно по уравнениям (16) и (17); б: \blacktriangle – соотношения значений удельной поверхности, полученных по уравнениям (16) и (11); \triangle – соотношения значений удельной поверхности, полученных по уравнениям (17) и (11) (пунктирная линия соответствует полному совпадению результатов расчетов).

Fig. 3. Three calculations variants of seaweeds community specific surface area from coastal water of Laspi bay (Black Sea): а: – calculation by equation (11); \star and \diamond – calculation accordingly by equations (16) and (17); б: \blacktriangle – ratio of values of a specific surface area received by the equations (16) and (11); \triangle – ratio of values of a specific surface area received on the equations (17) and (11) (dashed line corresponds to complete coincidence of results of calculations).

Для оценки величины ошибок, возникающих по анализируемой методике, мы использовали данные о годовой динамике основных параметров сообщества фитопланктона в метровом

поверхностном слое Севастопольской бухты, полученные совместно с [2]. В этой работе микроскопический анализ фитопланктона (видовой состав и морфометрия линейных параметров клеток) выполнен по 35 пробам, приведены расчеты численности клеток ($\text{млн.кл}\cdot\text{м}^{-3}$), биомассы ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$), средних индивидуальных объемов (мкм^3), поверхностей (мкм^2) и удельных поверхностей (мм^{-1}) клеток видов, входящих в состав сообщества. Мы провели расчеты $(S/W)_c$ для сообщества фитопланктона по этим данным (рис. 4). Сравнение результатов, полученных двумя методами расчета, показывает, что, как и в случае с макроводорослями, при применении уравнения (15) для расчета удельной поверхности фитопланктонного сообщества в большинстве случаев происходит регулярное завышение данных (рис. 4 а, б). Ошибка расчетов носит случайный характер, и данные в рассматриваемом примере могут искажаться до 2.5 раз (рис. 4 а).

Для более наглядной демонстрации сравнения двух методов расчета S/W сообществ фитопланктона мы воспользовались работой [24], где рассматривается сезонная динамика продукционных параметров размерных групп фитопланктона в различных по трофности водоемах Подмосковья. Автор этой работы распределил фитопланктон во всех водоемах на 4 размерные группы – до 4 мкм, 4 – 20 мкм, 20 – 50 мкм и более 50 мкм. Все эти размерные группы вносят различный вклад в продукцию фитопланктона в летне-осенний период. Для каждой размерной группы мы рассчитали средний объем и среднюю поверхность клетки. Эти данные послужили основой расчетов удельной поверхности сообщества фитопланктона с использованием обсуждаемых алгоритмов.

На рис. 5 сравнивается динамика величины $(S/W)_c$ фитопланктона трех водоемов за 4 мес. Даже сравнительно простая ситуация, когда во всех водоемах имеются только четыре одноразмерные группы фитопланктона, наглядно вскрывает недостатки уравнения (15).

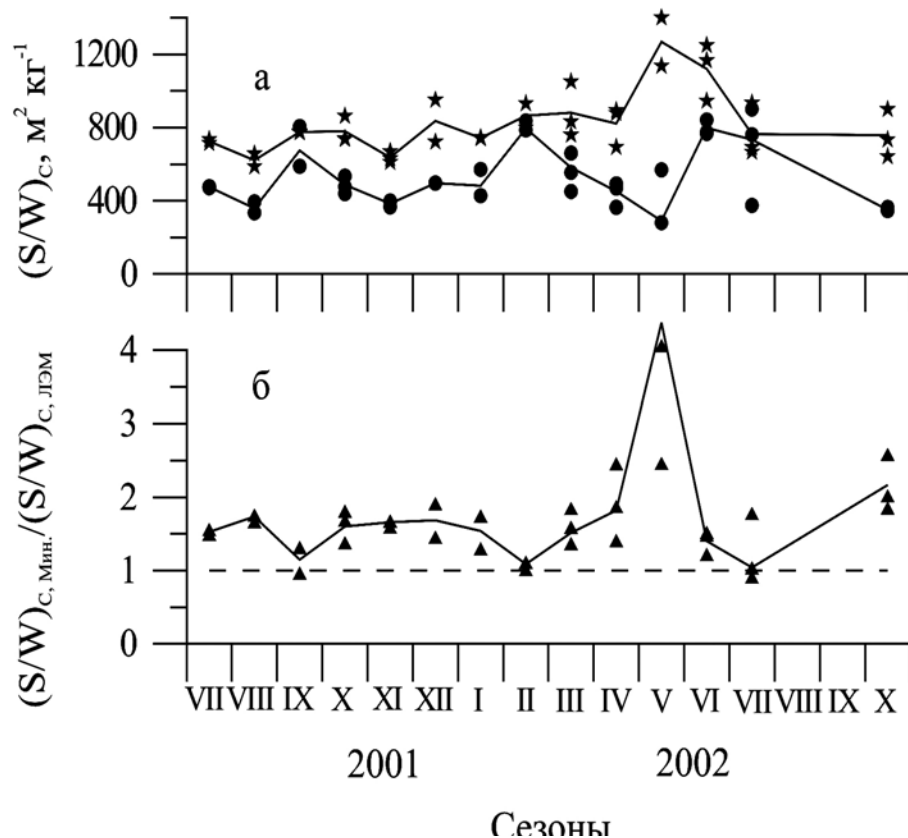


Рис. 4. Сезонная динамика параметра $(S/W)_c$ фитопланктонного сообщества в метровом поверхностном слое Севастопольской бухты: а - расчет: • – по методике ЛЭМ; – по методике Г. Г. Миничевой; б: ▲ – соотношения величин, полученных двумя методами (пунктирная линия соответствует полному совпадению результатов расчетов)

Fig. 4. Seasonal dynamics of $(S/W)_c$ parameter of phytoplankton community in one meter layer of the Sevastopol bay: а: • – calculated by LEM's algorithm; – calculated by Minicheva's algorithm; б: ▲ – ratio of values received by two methods (dashed line corresponds to complete coincidence of calculations results)

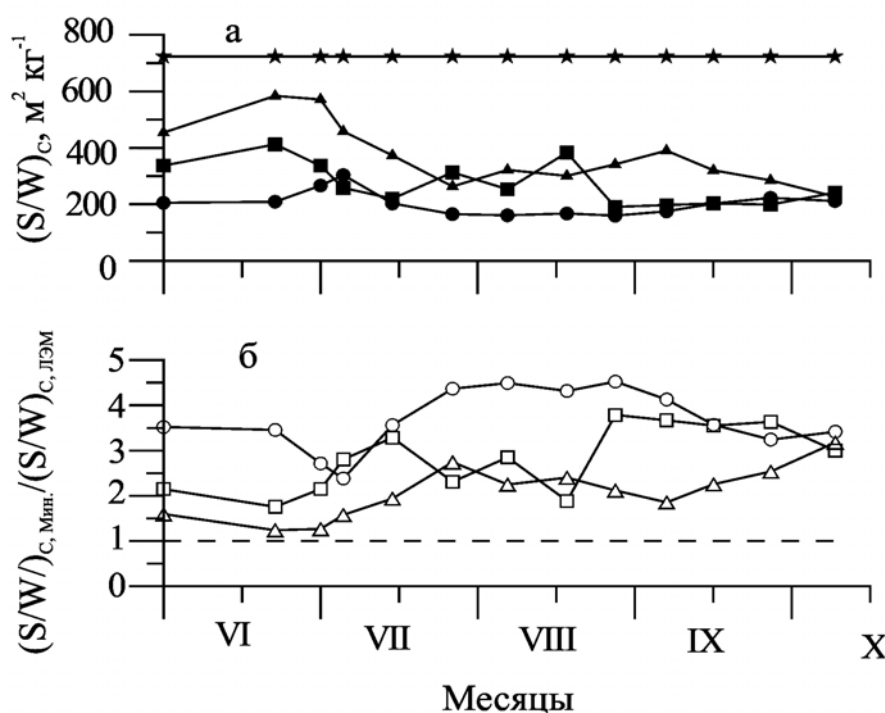


Рис. 5. Расчет динамики параметра $(S/W)_c$ фитопланктонного сообщества в подмосковных водоемах в летне-осенний период: а – по алгоритму ЛЭМ для Можайского водохранилища (○), эвтрофного (■) и гипертрофного пруда (▲); – по алгоритму Г. Г. Миничевой для тех же водоемов; б – соотношение величин, полученных двумя методами соответственно для Можайского водохранилища (○), эвтрофного (□) и гипертрофного пруда (△) (пунктирная линия соответствует полному совпадению результатов расчетов)

Fig. 5. Variants of dynamics of $(S/W)_c$ parameter of phytoplankton community in Moscow's reservoirs in the summer-autumn period: а - calculated by algorithm LEM for Mozhaysky reservoir (○), eutrophic pond (■) and hypertrophic pond (▲); – calculated by Minicheva's algorithm for the same reservoirs; б - ratio of values calculated by two methods accordingly for Mozhaysky reservoir (○), eutrophic pond (□) and hypertrophic pond (△) (dashed line corresponds to complete concurrence of results of accounts)

ics of $(S/W)_c$ parameter of phytoplankton community in Moscow's reservoirs in the summer-autumn period: а - calculated by algorithm LEM for Mozhaysky reservoir (○), eutrophic pond (■) and hypertrophic pond (▲); – calculated by Minicheva's algorithm for the same reservoirs; б - ratio of values calculated by two methods accordingly for Mozhaysky reservoir (○), eutrophic pond (□) and hypertrophic pond (△) (dashed line corresponds to complete concurrence of results of accounts)

Величина $(S/W)_C$, вычисленная по этому уравнению, получается постоянной во времени, вне зависимости от сезона и трофности водоемов. Те же исходные данные, но с учетом долевого вклада размерных групп в численность, биомассу и поверхность сообщества, введенные в (11), показывают совершенно другую картину. Они отражают сезонную динамику величин $(S/W)_C$ (рис. 5 а), которая в водоемах разной трофности оказывается разной вследствие свойственной им разной динамики размерных групп фитопланктона. Величины $(S/W)_C$, полученные двумя методами расчета, различаются в 0.2 – 4.5 раза (рис. 5 б).

В [14, 15] рассматривается также следующий за сообществом уровень организации фитосистем, названный “флористическим составом водной растительности”². Удельная поверхность и индекс поверхности этой структурной единицы (без всякого указания на какие-либо конкретные флористические объекты) вычисляется по уравнениям, аналогичным (16) и (18). Понятно, что на этом уровне организации расчеты не могут быть корректны по рассмотренным выше причинам.

Об интерпретации Г. Г. Миничевой роли параметров биологической поверхности растений в водных экосистемах. В многочисленных работах 70 – 90 годов 20-го столетия по функциональной морфологии сначала сельскохозяйственных, а затем и водных растений, в основном, изучалась роль поверхности в обмене веществ между организмами и косными средами – воздухом и водой. Соответственно вычислялись потоки вещества (прежде всего, углерода, азота, фосфора) и солнечной энергии, протекающие через разные граничные поверхности. В формировании биологической продукции биологические поверхности участвуют опосредованно – через их

участие в миграции и обмене веществ в экосистемах. Попыток перейти от параметров биологической поверхности к биологической продукции, минуя измерение функциональных (поточных) характеристик, прежде всего потоков фотосинтетического углерода, в научной литературе не было. Исключение составляют публикации названного автора.

Рассмотрим основные утверждения, лежащие в основе биоэкологической концепции Г. Г. Миничевой и интерпретации ею биоэкологической роли живых поверхностей в водных экосистемах.

В [14] (с. 1 – 2) утверждается, что “... комплекс показателей, основанный на параметрах активных поверхностей водорослей-макрофитов [7, 8], позволил использовать морфофункциональные показатели в качестве инструмента количественного описания процессов формирования структурно-функциональной организации фитобентоса”.

Что касается “инструмента количественного описания”, т. е. способов расчета S/W и S/S_0 в популятивных объектах разного уровня организации, то они ошибочны, и высказанные на их основе многочисленные выводы научной ценности представлять не могут. Что касается структурной организации популяций и сообществ, то в проанализированных работах отсутствуют структурные сведения, которые в экологии считают обязательными – размерно-возрастной состав популяций и сообществ. Сведения о пространственном распределении организмов в водоеме также не приводятся. Не приводятся в публикациях и условия отбора проб фитопланктона, многоклеточных водорослей и высших водных растений. Без данных такого рода утверждения об изучении “структурно-функциональной организации фитобентоса” и других типов водной растительности не имеют научного смысла.

Если исследование называется структурно-функциональным, то описанию структуры должно сопутствовать описание биологиче-

² Насколько известно авторам, структурной единицы с таким названием ни во флористике, ни в ботанике нет. В [14] (с. 11, табл. 1) “флористический состав” приписывается сообществу, что напоминает смешение понятий флористики и фитоценологии.

ских функций. Однако, в [11] (с. 128) автор пишет: "...**функциональную активность** различных видов водорослей-макрофитов и водных цветковых растений, **а также общую интенсивность автотрофного процесса в экосистеме** (выделено нами – Авт.) предлагается измерять с помощью комплекса показателей поверхности водной растительности».

В другой работе сказано: "Легко измеряемые параметры размера и формы водорослей позволяют судить как об интенсивности физиологических процессов, протекающих на уровне **клетки и слоевища**, так и об особенностях продуцирования органического вещества на уровне **сообщества**" [16] (с. 89) (выделено нами). И далее: "Удельная поверхность **популяции** дает возможность оценивать индивидуальную активность разных видов водорослей как составных элементов сообщества" (там же, с. 89; выделено нами). Конкретные физиологические показатели функциональной активности механически замещаются значениями S/W и S/S_0 . Например, в [1] (с. 420) приводятся такие, якобы функциональные, сведения: «... средняя функциональная активность сообщества $S/W_{пх} - 140 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ » или «Сообщества со средней функциональной активностью $60 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$... достигают максимальной интенсивности в осенний период» (там же). В [14] (с.11) величины с размерностью $\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ неправомерно названы "кинетическими" (известно, что кинетические характеристики отражают процессы во времени).

Отсюда следует, что, вычисляя удельную поверхность популятивного объекта как среднее значение S/W одномерных членов, Г. Г. Миничева и "функциональную активность" группового объекта понимает как среднее значение такой "активности". Примечательно, что в работах этого автора никогда не упоминается, какие именно формы "функциональной активности" имеются в виду.

В исследованиях автотрофной продукции ее основными характеристиками являются скорость и удельная скорость фотосинтеза и

роста массы растений и их множеств. Вычисляя удельную поверхность многовидового сообщества без учета масс отдельных видов по (15) автор, вероятно, и удельную скорость роста и фотосинтеза понимает как среднее значение этой величины у разных видов. Между тем, удельную скорость роста или фотосинтеза сообщества растений разных видов, будь то фитопланктон, водные или наземные многоклеточные растения, можно вычислить только с учетом масс отдельных видов (или измерять фотосинтез непосредственно в сообществе).

Возможность оценки *функциональной активности* растений без физиологических измерений [8] основывается на утверждении, что "корреляция между фотосинтезом макрофитов и удельной поверхностью составляет 0.76". Неясно, о каком аспекте фотосинтеза – скорости или интенсивности – идет речь? Если даже между какой-то мерой фотосинтеза макрофитов и удельной поверхностью наблюдается корреляция с коэффициентом 0.76, то каким образом значение этого коэффициента зависит (или не зависит) от внешних условий? Можно ли этот коэффициент, полученный на неизвестно каких видах макрофитов, относить ко всем видам макрофитов вообще, а также к высшим водным растениям и фитопланктону? И, наконец, мы утверждаем, что в аллометрических уравнениях, связывающих интенсивность фотосинтеза (в расчете на единицу массы) с величиной удельной поверхности клеток фитопланктона и многоклеточных водорослей, наблюдается разнообразие коэффициентов в соответствующих уравнениях и никакого единого "коэффициента корреляции" не существует.

Кроме понятия "интенсивность автотрофного процесса" используется также понятие "относительная мера автотрофного процесса" [12]. Этой мерой предлагается считать индекс поверхности популяции (по Г. Г. Миничевой – ИПП), фитоценоза (ИПФ) и флористической группировки: "Величина ИПФ (в нашей символике – S/S_0) характеризует струк-

турно-функциональную организацию растительных сообществ, которую можно использовать в качестве относительной меры автотрофного процесса и определяющего его потока вещества и энергии“ [12] (с.28). На основе этой меры проводится мониторинг состояния сообществ в изменяющейся среде обитания. Такой подход “...позволил подвести **теоретическую базу под решение общей проблемы формирования и динамики видового состава и продукционных параметров водорослевых сообществ при изменении экологических условий**“ [16] (с. 89; выделено нами). Это пример того, как одно ошибочное утверждение порождает другое, не менее ошибочное, но выдаваемое за некую “теоретическую базу”.

Почти во всех публикациях Г. Г. Миничева отмечает прогностическую ценность ее метода расчета удельной поверхности и индекса поверхности [7 – 11, 13 – 15]. Особенно подчеркивается ценность прогноза фитосистем в изменяющихся условиях среды, при эвтрофировании. Очевидно, однако, что ошибочные расчеты никакой основой для прогноза служить не могут. Из сравнения данных на рис. 1 – 5 следует, что чем растительный объект сложнее по видовому составу (и диапазон различий по S/W шире), тем величина допускаемых цитируемым автором ошибок больше. Поэтому прогноз особенно неприемлем в отношении наиболее сложных экологических объектов. Неправилен прогноз и потому, что ошибочны тренды изменений S/W по градиенту глубины обитания (рис.2 и 3) и в сезонной динамике сообщества (рис. 4 и 5). Сравнение сезонной динамики S/W в водоемах разной трофности наглядно показывает полную невозможность прогноза S/W, а также основанных на ней прогнозов трофности, сапробности, продуктивности в экосистемах с водной растительностью.

Между тем, для растительности Дунайско-Днепровского междуречья Г. Г. Миничева [14] (с. 27) дает основанные на значениях S/W

оценки “функциональных параметров: ИПФ, биомассы и валовой продукции“ за 17-летний период. Все это выполнено без учета сведений о динамике масс, образующих донную растительность. В то же время, как мы показали на примере временной динамики S/W в сообществах фитопланктона (рис. 5), без учета этих данных значения S/W непредсказуемы.

Не может быть правильным и прогноз по S/W отклика водной растительности на эвтрофирование. Один из таких прогнозов содержится в [14] (с. 24, рис. 5). На стр. 23 – 25 сообщается, что прогноз выполнен «для прибрежного фитоценоза Одесского залива, ... проведены серии прогнозных расчетов для моделируемых ситуаций – 75 и 100 единиц ИПФ (в нашей символике – S/S₀). Результаты расчетов показали, что радикальные перестройки, связанные с заменой доминантов современных сообществ, произойдут только в случае увеличения эвтрофикации до 100 единиц ИПФ...более вероятно ожидание падения значения ИПФ до 35 – 40 единиц, при котором может произойти реконструкция растительной структуры с восстановлением зарослей цистозиры, которое были характерны для этого района в 60-е годы». В той же работе [14] приведен аналогичный прогноз для растительности экосистемы в дельте Дуная. Изложенные нами данные о непредсказуемых ошибках в расчете величин S/S₀ показывают, что оценки уровня трофности вод, по данным этого автора, и экологические прогнозы на такой основе совершенно недопустимы. Приведенные выше значения S/S₀ из [14] для растительности Одесского залива (максимум 100, а по прогнозу – до 35 – 40) встречаются и в эвтрофируемых и в чистых морских прибрежных акваториях.

В свете вышеизложенного, приходится еще раз указать на чрезвычайную широту прогнозного применения Г. Г. Миничевой ее концептуальных положений и ошибочных расчетных методов. Автор дает прогноз биологической структуры фитосистем, их биомассы,

продукции³ трофо-сапробных характеристик среды, изменений растительности при эвтрофировании, а также “автотрофного” процесса [9, 10, 13, 14]. На той же основе составлена и рекомендуется вычислительная программа “Фитоэкспертиза” с блоком прогноза, о котором написано: “С помощью блока прогноза возможно **проводить расчет** изменений в флористическом составе, биомассе и продукции как в целом для сообщества, так и для каждой популяции, которая в соответствии со своими потенциальными возможностями сможет войти в структуру сообщества после изменения уровня автотрофного процесса” [12] (с. 29; выделено нами). На основе рассмотренных выше ошибочных данных и выводов предложено «...метод оценки экологической перспективности сырьевых видов донной растительности морских экосистем, основанный на морфофункциональном подходе и количественных закономерностях формирования структуры растительных сообществ...» [11] (с. 131).

Перечисленные утверждения распространяются на все уровни организации фитосистем, на все группы водных и полуводных автотрофных организмов, а также флористические объекты в экосистемах разного типа. Все это в совокупности [14] (с. 31) названо структурно-функциональным подходом и представ-

³ В виду важности расчета продукции водорослей, анализ данного вопроса будет проведен отдельно. Отметим только, что Г. Г. Миничевой «...предложен метод оценки интенсивности автотрофного процесса, протекающего в бентали водных экосистем на основе величин индексов поверхности донной растительности, что необходимо для проведения оперативной **экспресс-диагностики уровня продукционного процесса** и трофо-сапробного качества водной среды, а также для задания прогнозируемых ситуаций при моделировании структурно-функциональной организации сообществ» [14] (с. 10 – 12) (выделено нами – Авт.). Попутно заметим, что в [14] в табл. 2 значения S/W для так называемого “флористического состава” фитобентоса начинаются с величины 0.1 м²·кг⁻¹. Такого значения S/W донные водоросли иметь не могут; эта величина характерна только для древесной растительности [5].

ляется как развитие функциональной морфологии любых растений и растительности: “На основе системно-иерархической методологии предлагается концепция формирования структурно-функциональной организации автотрофных сообществ водных экосистем”. И в другом месте: “Таким образом, опираясь на целостный подход, механизм, отражающий основные принципы взаимодействия функциональных элементов экосистемы и метод их количественного описания, **возможно, аналогично водной растительности, решать задачу для любого уровня организации и типа биосообществ**” [12] (с. 29; выделено нами).

Как отмечалось выше, методические и содержательные вопросы, относящиеся к роли биологических поверхностей в жизни, продуктивности и урожайности растений и их групповых множеств, наиболее широко и подробно рассмотрены в упоминавшейся нами гидробиологической и, в гораздо более обширной, литературе по сельскохозяйственному растениеводству. Судя по анализируемым публикациям Г. Г. Миничевой, эти работы ею во внимание не принимаются. Вместе с тем, следует заметить, что критикуемые нами методы были использованы их автором в работе над проектом «Экологическая безопасность Черного и Азовского морей и комплексное использование ресурсов шельфа» [11] (с. 132). Полагаем, что это может негативно сказаться на природоохранных гидроэкологических мероприятиях. И, наконец, упомянем, что работы Г. Г. Миничевой уже критиковались ранее [31].

Заключение. Все вышесказанное показывает, что множественные биологические поверхности в экологических объектах разного уровня организации давно и эффективно изучаются. Отдельно от общего научного массива стоят работы Г. Г. Миничевой, которые основаны на ошибочных расчетах и неверных представлениях и, по нашему мнению, не могут иметь ни альгологического, ни экологического, ни, тем более, *теоретического* значения.

1. Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. - Київ: Наук. думка, 1999. - 702 с.
2. Брянцева Ю. В., Ковардаков С. А., Лопухин А. С., Кемп Р., Вильсон Д. Сезонная сукцессия фитопланктона в Севастопольской бухте (2000 - 2001 гг.) // Рыбное хозяйство. – 2004. (в печ.).
3. Зернова В. В., Незлин Н. П. Сезонные изменения фитоценоза северо-восточной части Черного моря / Сезонные изменения черноморского планктона. - М.: Наука, 1983. - С. 12 - 34
4. Камнев А. Н. Структура и функции бурых водорослей. - М.: Изд. МГУ, 1989. -198 с.
5. Карманова И. В., Судницына Т. Н., Ильина Н. А. Пространственная структура сложных сосняков. - М.: Наука, 1987. - 199 с.
6. Ковардаков С. А., Празукин А. В., Фирсов Ю. К., Попов А. Е. Комплексная адаптация цистозиры к градиентным условиям. - Киев: Наук. думка, 1985. - 215 с.
7. Миничева Г. Г. Методические рекомендации по определению комплекса показателей, связанных с поверхностью водорослей-макрофитов. - Препринт. Одесса, 1987. - 22с.
8. Миничева Г. Г. Показатели поверхности водорослей в структурно-функциональной оценке макрофитобентоса: автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Севастополь, 1989. - 19 с.
9. Миничева Г. Г. Прогнозирование структуры фитобентоса с помощью показателей поверхности водорослей // Ботан. журн. - 1990. – 75, 11. - С. 1682 - 1690.
10. Миничева Г.Г. Модель формирования структуры донной растительности и ее использование для прогноза изменений фитобентоса под влиянием эвтрофирования / Деп. рукопись № 3892-В 90. - М.: ВИНТИ, 1990. – 33 с.
11. Миничева Г. Г. Метод прогноза промысловых видов морского фитобентоса при изменении уровня эвтрофного процесса // Растительные ресурсы. - 1996. - Вып.1-2. - С.127-133.
12. Миничева Г. Г. Механизм формирования структурно-функциональной организации биосообществ / Деп. рукопись №1414-В 96. М.: ВИНТИ, 1996. - 33 с.
13. Миничева Г.Г. Подход к прогнозированию флористической структуры сообществ водных экосистем / Тр. II съезда гидроек. Общ-ва Украины. - Киев, 1997. - 1. - С. 129.
14. Миничева Г. Г. Морфофункциональные основы формирования морского фитобентоса: автореф. дис. докт. биол. наук. - Севастополь, 1998. –32 с.
15. Миничева Г. Г. Использование показателей поверхности бентосных водорослей для экспресс-диагностики трофо-сапробного состояния прибрежных экосистем // Альгология. - 1998. – 8, № 4. - С. 344 - 354.
16. Миничева Г. Г. Теоретические и практические возможности морфофункционального подхода при исследовании сообществ водорослей // Альгология. - 1999. – 9, №2. - С. 89 - 94.
17. Миничева Г. Г., Зотов А. Б. Особенности внутривидовой изменчивости удельной поверхности фитопланктона одесского региона (Черное море) // Экология моря. - 2003. - Вып. 63. - С.46 - 51.
18. Мокронос А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. - М.: Наука, 1981. - 194 с.
19. Нестерова Д. А. Расчет среднего веса клеток массовых видов фитопланктона на мелководье северо-западной части Черного моря // Гидробиол., журн. - 1976. - 12, № 6. - С. 69 - 72.
20. Нильсон Т., Росс В., Росс Ю. Некоторые вопросы архитектоники растений и растительного покрова / Пропускание солнечной радиации растительным покровом.–Тарту, 1977.-С.71-144
21. Празукин А. В. Феноменологическое описание роста ветвей *Cystoseira barbata* как основа периодизации их онтогенеза // Экология моря. - 1983. - Вып. 14. - С.70 - 75.
22. Празукин А. В. Структурные и функциональные изменения черноморской цистозиры в условиях эвтрофирования (иерархический подход): автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Севастополь, 1991. - 25 с.
23. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. - Л.: Гидрометеиздат, 1975. - 342 с.
24. Садчиков А. П. Продукция и трансформация органического вещества разными группами фитопланктона и бактериопланктоном (на примере водоемов подмосковья): автореф. дис. ...докт. биол. наук. - М., 1997. - 53 с.
25. Сенчикова Л. Г. Фитопланктон северо-западной части Черного моря в зимний период моря / Сезонные изменения черноморского планктона. - М.: Наука, 1983. - С. 55 - 65.
26. Тамметс Т. Х., Тооминг Х. Г., Мязталу Х. И. Проект методики определения площади листьев посева картофеля. - Л.: Гидрометеиздат, 1989. - 21 с.

27. Тооминг Х. Г. Математическое моделирование структуры и продукционного процесса фитоценоза // Журн. общ. биол. -1974. – **35**, № 2. - С. 181 - 195.
28. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. - Л.: Гидрометеоздат, 1984. - 264 с.
29. Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. – Киев: Наук. думка, 1983. - 253 с.
30. Хайлов К. М., Празукин А. В., Ковардаков С. А., Рыгалов В. Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. Киев: Наук. думка, 1992. - 280 с.
31. Хайлов К. М., Сиренко Л. А. Биомасса и продуктивность водных фитосистем: Сравнительная оценка, прогноз // Альгология. - 2001. – **11**, № 1. - С. 122 - 135.
32. Хайлов К. М., Фирсов Ю. К. Расчет величины ассимиляционной поверхности *Sargassum* на разных уровнях организации // Ботан.журн. - 1985. –**70**, № 2. - С. 215 - 221.
33. Хайлов К. М., Юрченко Ю. Ю., Шошина Е. В. О связи геометрических, биологических и трофодинамических характеристик водных биокосных фитосистем // Океанология. - 2001. – **41**, № 3. - С. 400 - 407.
34. Hillebrand H., Durselen C-D., Krischtel D., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycology. - 1999. - **35**. - P. 403 - 424.

Поступила 12 января 2004 г.

Biological surfaces in multilevel plant systems and the estimation of their numerical characters.
K. M. Khailov, S. A. Kovardakov, A. V. Prazukin. A short survey concerned the estimation of biological surface area, relative (related to body mass) to surface area and surface area index in plant systems of different kind and level of organization (individuals, populations, societies) was carried out. The equations, used by different authors, for the estimation of above mentioned characters were described. Based on the data from some aquatic systems, numerical comparisons of calculated surface parameters, evaluated by algorithms of authors of this paper, and by those of Dr. G. G. Minicheva, were done. It was shown that in all cases considered, algorithms by Minicheva resulted in miscalculations. The source of miscalculations was mentioned. The size of mistakes in different situations varies broadly and appears unpredictable, but generally it depends on relative surface area diversity in the object. The main usage of surface area parameters in agroecological and hydroecological modeling is discussed.

Key words: multilevel phytosystems, biological surfaces, specific surface area, cellular and multicellular algae, algorithms of accounts of biological surface

Біологічні поверхні багаторівневих фітосистем і розрахунок їхніх чисельних характеристик.
К. М. Хайлов, С. А. Ковардаков, О. В. Празукін. Зроблено короткий огляд досліджень, присвячених оцінці площі біологічної поверхні, питомої (віднесеної до тілесної маси об'єкта) поверхні й індексу поверхні фітосистем різного типу і рівня організації (рослин, популяцій, співтовариств). Описано і порівнюються між собою рівняння, що застосовуються в роботах різних дослідників, для розрахунку названих характеристик. На прикладі ряду конкретних фітосистем проведено чисельне порівняння результатів, отриманих двома описаними в літературі групами розрахункових методів (метод авторів цієї статті і метод Г. Г. Мінічевої). Показано, що у всіх вивчених нами випадках алгоритми розрахунку по методу Г. Г. Мінічевої органічно ведуть до помилкових результатів. Проаналізовано джерело помилок. Величина помилок у конкретних ситуаціях різноманітна і не передбачувана, але в загальному випадку залежить від діапазону значень питомої поверхні в об'єкті. Коротко обговорені основні наявні в літературі інтерпретації ролі параметрів біологічної поверхні в агроекологічних, гідроекологічних моделях.

Ключові слова: багаторівневі фітосистеми, біологічні поверхні, питома поверхня, одноклітинні і багатоклітинні водорості, алгоритми розрахунків біологічної поверхні