АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОБЛЕМЫ МОРСКОЙ БИОЛОГИИ

К СТОЛЕТИЮ ИНСТИТУТА
БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
«НАУКОВА ДУМКА»
КИЕВ — 1971

with the study of principal ecological features, particularly of behaviour of animals under natural conditions.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ В ПРИБРЕЖНЫХ СООБЩЕСТВАХ

К. М. Хайлов

Одной из основных задач количественного анализа продукционных процессов в водоемах является описание сообществ как открытых систем в категориях потоков вещества и энергии. Потоки углеродистых соединений циркулируют между организмами сообществ в трех основных формах — в виде углекислоты, твердой пищи и растворенных в воде органических веществ (РОВ). В то время как две первые формы обмена изучаются давно, третья привлекает внимание главным образом в последнее время в связи с тем, что балансовые трофодинамические расчеты обнаруживают в ряде случаев недостаточность притока твердой пищи для сведения материально-энергетического баланса организмов.

Изучение роли внешних метаболитов в жизни морских организмов и сообществ сопровождалось важными и стимулирующими обобщениями [1—4]. Со временем они приобретали отчетливую трофодинамическую ориентацию [5, 6] и привели к формированию представлений о биохимии сообществ [7] и о ее центральном явлении — экологическом метаболизме [7,8], т. е. межорганизменном обмене веществ при участии внешних органических и неорганических метаболитов.

По мере исследования экологического метаболизма задачи в этой области быстро углублялись и усложнялись. Многочисленные на первых порах феноменологические описания взаимных биохимических влияний организмов сменились качественным и количественным анализом процессов выделения метаболитов, трансформации последних в воде и утилизации их другими организмами. В последние годы появились работы, рассматривающие кинетику элементарных процессов, а в отдельных случаях и кинетику процессов в сложных внешнеметаболических системах [9, 10].

Изучение внешнеметаболической трофодинамики началось в ИнБЮМ в 1963 г. с чисто качественной регистрации прижизненного выделения РОВ морскими макрофитами [11, 12]. Детально изучался также химический и молекулярный состав внешних метаболитов водорослей [13, 14]. Однако основное внимание было направлено на процессы передачи внешних метаболитов в сообществах прибрежных макрофитов: выделение РОВ членами сообществ, трансформацию внешних метаболитов в воде и утили-

зацию их членами тех же сообществ (микроорганизмы, макрофиты, животные).

Первой стадией такой работы было количественное описание прижизненной экскреции у макрофитов. Анализ кинетики выделения позволил определить удельные скорости этого процесса у разных видов, рассчитать валовые потоки выделений и долю выделения по отношению к общему биосинтезу [15]. Оказалось, что с учетом посмертного выделения в воду переходит 50—70% общей продукции макрофитов, то есть мощность автотрофной части внешнеметаболического потока в прибрежных сообществах равна или несколько превышает мощность потока, направленного на другие трофические уровни в форме твердого вещества (выедаемые биомассы и детрит). Это поставило на очередь проблемы, связанные, во-первых, с концентрациями и составом РОВ в воде прибрежной зоны, а во-вторых, с трансформацией поступающих в воду метаболитов — переходом их в одних случаях в более, в других случаях в менее усвояемое состояние.

В состав РОВ прибрежной зоны входят практически все классы органических метаболитов. Изучение их молекулярного состава показало, что около 80% РОВ в прибрежной воде имеет молекулярный вес ниже 400 и с этой точки зрения легко доступно для утилизации. Однако кроме низкомолекулярных компонентов РОВ в прибрежной воде оказались и высокомолекулярные гидрофильные соединения, в том числе полисахариды и вещества, обладающие свойствами гуминовых кислот [16]. Сорбируясь на детрите, полимеры типа полисахаридов и белков вступают во взаимодействие с его микробным населением, частично включаются в обмен микроорганизмов и претерпевают другие превращения [17].

С другой стороны, растворенные биополимеры, особенно полисахариды, поступающие в воду прибрежной зоны в больших количествах, подвергаются в воде ферментативному гидролизу, что определяет чрезвычайно высокую скорость их оборота [18], на два-три порядка превышающую скорость оборота РОВ морской воды в целом.

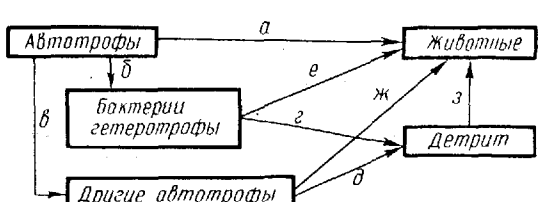
Еще один (кроме выделения и гидролиза) тип процессов, формирующих состав РОВ в прибрежных сообществах, — гумификация органических остатков, приводящая к образованию стойких компонентов РОВ типа водного «гумуса». Однако выход этих веществ очень невелик — ниже 10% общего количества разлагающихся органических веществ [8].

Анализ процессов выделения метаболитов водорослями, концентраций и молекулярного состава РОВ прибрежной зоны естественно поставил вопрос о включении РОВ в трофику морских организмов, в частности о передаче внешних метаболитов автотрофного происхождения на гетеротрофные уровни продукционного процесса. В рамках такой задачи мы рассматривали

в первую очередь взаимодействие РОВ с сообществами микрофитона, типичными для прибрежной зоны и сходными с сообществами на поверхности детрита [19, 20]. Основные члены этих сообществ — гетеротрофные бактерии и одноклеточные водоросли с гетеротрофными потребностями, а также их свободноживущие формы — участвуют в передаче вещества на высшие трофические уровни. Однако известно, что животные способны и к прямой утилизации РОВ. С 1968 г. в отделе физиологии животных было начато изучение закономерностей внешнеметаболического питания беспозвоночных, обитающих в прибрежных сообществах. Тем самым было охвачено третье звено внешнеметаболической цепи: водоросли → РОВ → животные.

Было обнаружено, что удельные скорости утилизации РОВ ракообразными, иглокожими, моллюсками зависят, с одной стороны, от систематического положения вида, размеров тела особей и особенностей их внутреннего обмена веществ, а с другой стороны, определяются внешними условиями, в первую очередь концентрациями РОВ в биотопе [21, 22]. Важной закономерностью представляется обратная параболическая зависимость между весом тела и удельной скоростью утилизации РОВ. Эта закономерность показывает, что интенсивность участия животных в экологическом метаболизме убывает с увеличением их размеров, то есть в целом в направлении от низших трофических уровней к высшим. Оказалось также, что для большинства исследованных видов животных фактором, лимитирующим интенсивность утилизации РОВ, является не низкая концентрация РОВ в биотопах, а ограниченная способность организмов к транспорту РОВ из внешней среды через поверхность тела.

Выяснение некоторых перечисленных выше закономерностей выделения, трансформации и утилизации внешних органических метаболитов — лишь начало изучения этой специфической формы передачи вещества и энергии в сообществах. Первоочередной интерес представляет, конечно, прямая (*а*) и различные формы косвенной (*б, в, г, д, е, ж, з*) передачи внешних органических и неорганических метаболитов на высшие трофические уровни:



Анализ суммарной (прямой и косвенной) передачи одних только внешних органических метаболитов между водорослями и ти-

гриопусами [22] показывает, что в исследованном биотопе она составляет около 13% общего рациона тигриопусов. Передача по тем же каналам метаболической, выделяемой водорослями углекислоты — вопрос совершенно не изученный. Текущие исследования показывают, что все эти каналы работают одновременно, причем общая мощность потока внешних метаболитов и соотношение отдельных каналов очень широко варьируют в зависимости от конкретных условий, так что единого ответа на вопрос о роли внешнеметаболической трофики в жизни морских организмов быть не может.

Весьма существенны также и другие разветвления внешнеметаболических цепей, в частности реутилизация внешних метаболитов водорослей другими видами водорослей того же сообщества (З. П. Бурлакова). Имеющиеся данные показывают, что доля органических метаболитов в общем углеродном обмене между видами макрофитов может достигать 15—20%; это проливает свет, в частности, на явления эпифитизма у макрофитов.

Специальный раздел исследований касается включения внешних метаболитов в обмен веществ организмов: в биосинтез их клеточных компонентов (В. Е. Ерохин, К. М. Хайлов), использование компонентов РОВ на энергетический обмен (В. Е. Ерохин). Фундаментальный интерес представляет определение доли внешнеметаболической трофики в общем балансе вещества и энергий у организмов различных трофических уровней. Наконец, актуальной становится задача количественного анализа передачи внешних метаболитов в сложных, особенно гетерогенных цепях в сообществах.

Таким образом, выступая как самостоятельное явление, экологический метаболизм представляет собой, с другой стороны, часть общей трофодинамики сообщества. В силу этого исследования его опираются на общие принципы и методы экологической физиологии и биохимии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Lucas C. E. — Journ. Int. Explot. Mer., **8**, 3, 1938.
2. Lucas C. E. — Biol. Rev., **22**, 3, 1947.
3. Provasoli L. The Sea, Wiley, N. X., 1963.
4. Rae K. M. Perspectives in Marine Biology. Berkeley, Calif., 1960.
5. Lucas C. E. Deep-Sea Res. (Suppl.), 1955.
6. Хайлов К. М. Физиология морских животных. М., 1966.
7. Хайлов К. М. — Океанология, **5**, 1, 1965.
8. Хайлов К. М. — Экологический метаболизм в море. «Наукова думка», К., 1970.
9. Wright R. T., Hobbie J. E. — Limnol. and Oceanogr., 10, 1965.
10. Айзатуллин Т. А., Хайлов К. М. Гидробиол. журн., **4**, 6, 1970.
11. Хайлов К. М. — Бот. журн., **43**, 3, 1964.
12. Хайлов К. М., Ланская Л. А. — Тр. Севастоп. биол. ст., **17**, 1964.
13. Бурлакова З. П., Хайлов К. М., Ланская Л. А. — Гидробиол. журн., **2**, 6, 1966.

14. Хайлов К. М., Бурлакова З. П., Ланская Л. А. — Микробиология, **36**, 4, 1967.
15. Khailov K. M., Burlakova Z. P. — Limnol. and Oceanogr., **14**, 4, 1969.
16. Хайлов К. М. — Геохимия, 5, 1968.
17. Хайлов К. М., Финенко З. З. — Океанология, **9**, 6, 1968.
18. Хайлов К. М. — Микробиология, **38**, 3, 1968.
19. Хайлов К. М., Горбенко Ю. А. — ДАН СССР, **173**, 6, 1967.
20. Хайлов К. М., Горбенко Ю. А. — Океанология, **9**, 6, 1969.
21. Reisch D. J., Stephens G. C. — Marine Biol., **3**, 4, 1969.
22. Хайлов К. М., Ерохин В. Е. — Океанология, **11**, 1, 1971.

ECOLOGICAL METABOLISM IN COASTAL COMMUNITIES

K. M. KHAILOV

Summary

The main facts and generalizations considering external organic metabolites in the sea have already been discussed in many papers [1—10]. Investigations on the role of dissolved organic matter (DOM) in trophodynamics of coastal communities were started at the Institute of Biology of Southern Seas in 1963 with qualitative account of DOM released by marine macrophytes during their lifetime [11, 12] and with chemical analysis of external organic metabolites [13, 14]. The emphasis was put, however, on the processes of external metabolites transfer in the coastal macrophyte communities.

An initial stage of the work was a quantitative analysis of excretion in macrophytes. The examination of excretion kinetics enabled one to determine specific rates of this process in different species as well as the part of the release in total biosynthesis [15]. It was found that 50—70% of total macrophyte production (including postmortal release) enter into water, i. e. autotrophic part of external metabolic flow in coastal communities is equal to or somewhat exceed the flow directed to higher trophic levels in the form of consumed biomass and detritus. This phenomenon posed problems connected with the concentration and composition of DOM in coastal waters, transformation of DOM in water and utilization of DOM by members of the community.

Inshore DOM includes practically all the classes of organic metabolites. It was found that approximately 80% of DOM have molecular weight lees then 400 and for this reason can be easily utilized. But, besides the low-molecular components, coastal waters also contain high-molecular compounds, including polysaccharides and humic matter [16], which come into a complicated physico-chemical and biochemical interaction with detritus [17].

On the other hand, dissolved biopolymers, especially polysaccharides, undergo enzymatic hydrolysis in water, and for this reason their turnover rate is extremely high [18], exceeding by two or three orders that of DOM in seawater on the whole.

The third type of the processes controlling DOM composition in coastal water is the humification of organic residua resulting in formation of stable DOM components like aquatic «humus». However, the yield of these matters is very low, less then 10% of the total quantity of organic matter undergoing decomposition [8].

The analysis of the release of metabolites by algae, the determination of DOM concentration and DOM composition in coastal water naturally put the problem of DOM inclusion into trophic chains and, in particular, of external metabolite transfer from autotrophic to heterotrophic levels. In this aspect we, first of all, examined interaction between DOM and the communities of microperiphyte organisms and detritus, both typical of coastal waters [19, 20]. The main members of these communities are heterotrophic bacteria and algae with heterotrophic requirements, as well as their free-living forms. All these take part in the transfer of the matter to higher trophic levels. It is well known, however, that animals are also capable of direct utilization of DOM.

Since 1968 a study of external metabolic nutrition in coastal invertebrates has been carried out at the Department of Animal Physiology. In this way the investigations involved the third link of the external metabolic chain: algae → DOM → animals.

It was found that specific rates of DOM utilization by crustacea, echinodermatae and molluscae depend on the one hand on taxonomic position of the species, body size of an individual and specific features of its internal metabolism. On the other hand, these rates depend on the environmental conditions, first of all, DOM concentration in the biotope. The inverse proportional dependence between body weight and specific rate of DOM utilization appears to be an important general problem. This dependence shows that the part playing by animals in ecological metabolism decreases with their size, i. e. on the whole from the lower trophic levels to the higher ones.

It was also found that for the most species under investigation the factor limiting intensity of DOM utilization was the restricted ability of organism membranes for DOM transfer out of the environment through the surface of the body rather than low DOM concentration in biotopes.

Revealing of the mentioned regularities of DOM release, transformations and utilization is only the very beginning of the investigations of ecological metabolism in inshore communities. At present these investigations are carried out in several directions extending the previous researches.

БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ОСОБЕННОСТЕЙ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО И ПЛАСТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У РЫБ

Г. Е. Шульман

За последние два десятилетия в литературе накопился огромный материал по интенсивности общего энергетического обмена у рыб [1—4 и др.]. Исследования в этой области являются прочным фундаментом для изучения физиологической химии стандартного и активного обмена у рыб, для вскрытия тесных взаимосвязей, существующих между энергетическим и пластическим обменом. Именно на этой основе с 1966 г. в отделе физиологии