

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



24
—
1986

ЦИКЛ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА В ОКЕАНЕ. РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

УДК 551.464

П. Дж. ВАНГЕРСКИ

ЦИКЛ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА В ОКЕАНАХ

Когда в 1951 г. я впервые заинтересовался циклом * органического углерода в океанах, наша концепция цикла была очень проста. Считалось, что растворенное и взвешенное вещество из наземных источников и взвешенная фракция открытого океана имеют в основном детритное происхождение. Полагали, что неорганические питательные вещества в основном регенерируют на глубине и первичная продуктивность поверхности поддерживается переносом питательных веществ вверх с помощью всеобъемлющей мелкомасштабной турбулентности. Полагали, что поток органического углерода идет в направлении от фотосинтезирующих организмов во взвешенное органическое вещество (как живое, так и детритное), затем в растворенное органическое вещество и далее через микробную регенерацию питательных веществ на глубине опять в карбонатную форму. Небольшая часть взвешенного вещества, содержащая углерод и основные неорганические питательные вещества, инкорпорируется в грунты, и, таким образом, выпадала из цикла; но эта небольшая потеря восстанавливалась притоком нового органического материала из наземных источников. Считалось, что цикл протекает всего лишь в одном направлении. Его отражает простая схема (рис. 1).

Эта относительно простая картина усложнилась вследствие работ Байлора, Сатклиффа и Харшфилда [4], которые отметили физический путь трансформации растворенного органического вещества во взвешенное путем агрегирования и конденсации поверхностно-активного органического вещества и коллоидов на поверхности лопающихся пузырьков. Они также показали, что такие частицы способны поддерживать популяционный рост некоторых зоопланктеров-фильтраторов [4]. Эта работа предполагает, что довольно большая часть растворенного органического пула — в десять—сто раз больше взвешенной биомассы, — доступна организмам, размерами крупнее бактерий. В последующие годы были обнаружены также другие механизмы переноса органического вещества во взвешенный пул. Райли [135] изучал роль взвешенного органического вещества в морских экосистемах, а мною по данным, собранным в экспедиции «Гудзон-70» [170, 171], были сделаны предположения относительно континуального распределения взвешенного органического углерода. Эти открытия привели к несколько более сложному варианту углеродного цикла (рис. 2 [169]). Недавние исследования показали, что даже такая схема — чрезвычайное упрощение.

* В СССР в биохимической литературе слово «цикл» общепринято и обозначает многократное прохождение вещества по одному и тому же замкнутому метаболическому кольцу; в экологической литературе аналогичное явление в экосистемах называется «круговоротом». Поскольку П. Дж. Вангерски рассматривает явления как клеточного, так и экологического уровня, широко используя при этом различные понятия биохимии метаболизма, мы считаем правильным переводить английское слово *cycle* как «цикл», что соответствует также всему духу работы этого автора (Переводчики В. И. Лисовская и К. М. Хайлов).

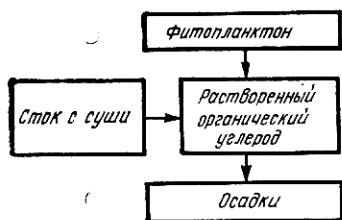


Рис. 1. Первоначальная схема потоков углерода в океанах.

ИСТОЧНИКИ ПОСТУПЛЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА (SOURCES)

Наземные источники. Поступление органического вещества в океаны из наземных источников преимущественно с речным стоком было предметом несколько противоречивых оценок. Различия оценок объяснялись отчасти отсутствием информации. Мы имеем данные по распределению растворенного и взвешенного органического углерода только для наших основных рек,

но даже для них эти данные получены на основе единичных проб, разделенных в пространстве и времени.

Поскольку речной сток даже в тропиках скорее периодичен, чем устойчив, использование единичных проб нежелательно. Например, во многих северных реках, основная часть годового транспорта — возможно, до 80% переноса осадков — происходит за несколько паводковых дней. Как раз эти периоды менее всего представлены пробами.

Обработывая литературные данные, Мэйбек [110] пришел к выводу, что вклад рек в океан должен рассчитываться в среднем из концентрации 10,5 мг/л общего органического углерода и что 45% приходится на взвешенное органическое вещество. Эти цифры отражают средние концентрации органического углерода в речной воде и предполагают, что органическое вещество устойчиво к разложению, так что проба, взятая в любом месте, отражает весь органический сток рек. Однако в действительности концентрация органического вещества в реках является результатом процессов синтеза и распада. Мы имеем результаты определения органического углерода вдоль течения только немногих рек, таких, как Амазонка [179] и Маккензи [121]. В обоих случаях самые низкие значения содержания общего органического углерода наблюдаются в дельтах, позволяя думать, что основная часть рециклинга происходит в речной системе [171]. Если для оценки речного стока органики в океан использовать единичные пробы, их надо отбирать в зоне смешения речных и соленых вод. В двух названных речных системах такие пробы показывают содержание общего органического углерода в диапазоне 3—4 мг/л вместо 10,5, рассчитанных Мэйбеком.

Влияние взвешенного органического вещества наземного происхождения на цикл углерода в океанах может быть оценено на основе анализа органической фракции осадков в эстуариях и прибрежных зонах. Два критерия — соотношение стабильных изотопов углерода и химический состав гуминовых веществ — использовались для оценки различных морских отложений и осадков наземного происхождения. Соотношение изотопов,

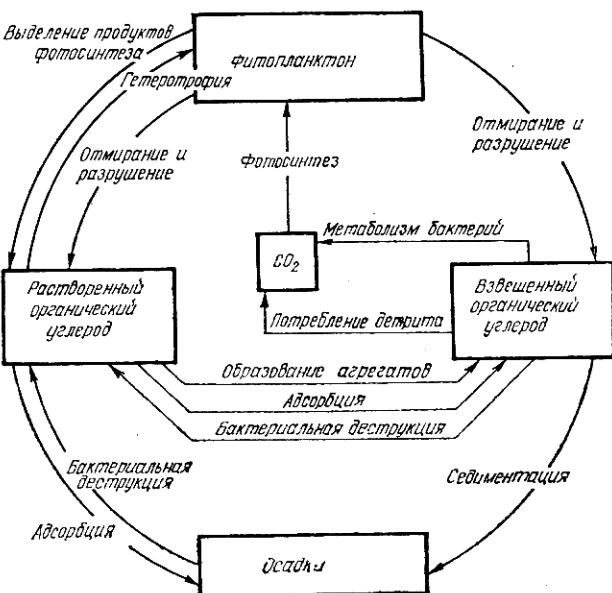


Рис. 2. Современная схема цикла углерода в океанах (не отражающая пропорций отдельных фондов и потоков углерода).

как показано в литературе, несколько менее надежно для характеристики источника вещества, так как оно зависит от различного изотопного соотношения в самих источниках [126, 141], от температуры, а также от дискриминации изотопов углерода организмами, чьи остатки образуют осадок. Однако изотопное соотношение может служить по крайней мере качественным индикатором источника [137]. И изотопные соотношения, и химический состав гуминовых веществ показывают, что влияние наземных веществ на океан не идет дальше эстуариев. В пробах, взятых дальше в открытом море, гуминовые структуры и изотопные соотношения сходны с пробами, в которых преобладают планктонные организмы [18, 65, 116, 117].

Влияние растворенного органического вещества проследить не так легко. Возможно, наилучшее доказательство слабости наземных притоков — это отсутствие повышенных концентраций растворенного органического углерода сразу за зоной эстуариев. По моему мнению, главное влияние органического вещества речного происхождения состоит в добавке неорганических питательных веществ в эстуарии в результате бактериальной регенерации органики в реке. В тех случаях, когда обмен с открытым морем ограничен, такое повышенное содержание питательных веществ, вызывающее развитие фитопланктона в эстуарных поверхностных водах, может привести к заморам рыб в придонных водах и выделению сероводорода. Однако это строго локальная проблема, несзначительно нарушающая океанический цикл органического углерода.

В целом вклад органического углерода из наземных источников в океан важен, скорее, в качественном, чем в количественном отношении. Многие пестициды, углеводороды и промышленные химикаты попадают в океан через воздух, а не через реки и ручейки [10, 171, 185]. Эти вещества могут концентрироваться в поверхностных микрослоях и на взвешенном веществе в количестве, достаточном, чтобы повлиять на организмы, использующие их при питании. Эффективные количества накопленных здесь поллютантов, измеренные по их участию в рационах организмов, по величине могут быть на порядок выше, чем в окружающей воде. Эффективность воздушного переноса доказывается быстротой, с которой ДДТ попал даже в отдаленные районы Антарктики.

Прибрежные районы. Наши представления о вкладе прибрежных районов в океанический цикл углерода мало изменились в последние годы. Взвешенный и растворенный органический углерод поступает в океан из соленых маршей и благодаря переносимым в океан остаткам разлагающихся макроводорослей; но это влияние, по-видимому, очень локально. Исключение составляют образование и перенос с водой желтых водорастворимых веществ (*gelbstoff*), что типично для прибрежных вод. В работах Сибурса и Янсена [146, 147] показано происхождение этих веществ из макрофитов. Недавно Раган и Янсен [129, 130] изолировали из макрофитов полифенолы со многими свойствами *gelbstoff*. Возможно, что *gelbstoff* ограничены преимущественно прибрежной зоной потому, что существует подвижное равновесие между их образованием макрофитами и распадом в результате фотоокисления [98].

Прибрежные зоны давно известны как районы высокой продуктивности. Многие факторы благоприятствуют этому. Неровности дна способствуют турбулентности и апвеллингу, принося регенерировавшие питательные вещества в фотическую зону. Сгонные ветры также могут вызвать апвеллинг, отесняя поверхностные воды от побережья. Относительно небольшая глубина позволяет во время штормов перемешивать воду до самого дна, обогащенные питательными веществами воды поднимаются в поверхностные слои. Эти же штормы могут вызвать взмучивание грунтов, обеспечивая твердую поверхность для бактериального прикрепления и роста. В итоге наблюдается более высокая первичная продуктивность и ускоренный оборот органических веществ, но незначительное увеличение концентрации растворенного органиче-

ского углерода [105]. Повышенная продуктивность и малое время оседания частиц свидетельствуют о том, что большая часть взвешенного органического вещества достигает дна. В донном осадке с высоким содержанием органического вещества и некоторым недостатком кислорода последовательность реакций, трансформирующих органическое вещество, значительно отличается от той, которая характерна для трансформации органического вещества в толще вод открытого океана. В донных осадках прибрежных вод концентрируется значительная часть первичносинтезированного в верхних слоях воды органического вещества. Эти органические вещества и их неорганические составляющие могут вернуться в цикл только после взмучивания донных осадков.

Открытое море. Главный источник органического углерода в открытом море — фотосинтез. Зная о важности фитопланктона в цикле углерода, мы должны правильно количественно оценивать не определенную до сих пор роль цианобактерий. Нам также мало известно о величине океанической первичной продуктивности. Методика ^{14}C , на которую мы полагались, в течение многих лет недооценивает истинную продукцию. Размеры этой недооценки еще не известны, хотя работы с CO_2 [138] предполагают поправочный коэффициент 1,46. Некоторое расхождение происходит из-за выделения растворенных органических веществ фитопланктоном во время естественно протекающего фотосинтеза. Но даже в тех случаях, когда были сделаны попытки измерить количество эксудатов, не было возможности учесть бактериальное использование выделенного органического вещества. Сибурс [145], работая с литоральными водорослями, не обнаружил накопления растворенного органического углерода в присутствии бактерий, но в безбактериальных системах он наблюдал накопление в воде до 30% количества углерода, фиксированного в процессе фотосинтеза в биомассе. Мне не известны опубликованные сведения о подобных экспериментах в натуральных системах фитопланктона, хотя в печати в настоящее время находятся данные об экспериментах, продолжающих работу Сибурса.

Исследования аксенических культур планктонных водорослей позволили предположить, что многие виды выделяют органические вещества в среду. Большая часть этой работы резюмировалась Дурсмой, Доусоном [42] и Вангерски [171]. Стадия в жизненном цикле клетки, когда вещества выделяются в среду, а также качественный состав и количество выделенных веществ у разных видов различны. Виды, покрытые мукополисахаридными капсулами, теряют часть вещества своих оболочек в течение всего жизненного цикла, тогда как другие виды, по крайней мере выращенные в периодических культурах, выделяют большие количества органического вещества только во время старения [62]. В литературе есть предположения, что фитопланктон, развивающийся в олиготрофных водах, выделяет больше органического углерода, чем организмы, живущие в водах большей трофности. Это предположение трудно подтвердить, если использовать чистые хемостатные культуры, поскольку в хемостатах, работающих при низких скоростях поступления питательных веществ, сохраняются низкие плотности популяций, на фоне которых выделение растворенного органического углерода находится в пределах ошибки аналитических методов.

Приведенное предположение можно легко подтвердить или опровергнуть, если бы можно было выращивать плотные культуры при низкой скорости поступления питательных веществ. Такие опыты можно провести в турбидостатах, где плотность популяции поддерживается на определенном уровне путем отбора излишка клеточной популяции [148]. Мы использовали этот метод для исследования влияния стресса питательных веществ на продукцию растворенного органического углерода у *Phaeodactylum tricornutum* (солоноватоводной диатомеи). Хотя наши данные предварительны, мы предполагаем, что выделение внеклеточных веществ в логарифмической фазе роста может достичь 50%

фотосинтетически фиксированного углерода; выделение идет быстрее, когда культура выращивается при низкой скорости роста, на внутриклеточном запасе питательных веществ.

В энергетическом отношении потеря фиксированного углерода была бы расточительством и такой процесс прекратился бы на заре эволюции. В литературе приводится много причин полезности выделения органических веществ, начиная от образования феромонов и кончая хелированием свободных металлов, но эти причины только вторичны. Мое раннее предположение [168], что клеточная стенка достаточно тверда, чтобы удерживать все продукты фотосинтеза, но позволяет поступать необходимым питательным веществам, слабо объясняет повышенную экскрецию при низком трофическом уровне.

Я хочу предложить другое объяснение этому феномену. Если бы нужно было сконструировать фотосинтетический организм для существования в условиях плохого питания, какие характеристики были бы необходимы? Следует учесть, что в районах с большой океанической циркуляцией перенос питательных веществ из более глубоких обогащенных водных слоев происходит прерывисто, в основном во время штормового перемешивания. Остальное время популяционный рост зависит от регенерирования питательных веществ бактериями или зоопланктоном. Такая регенерация происходит в дискретных микропятнах и питательные вещества съедаются фитопланктоном прежде, чем начнется эффективная диффузия пятен. Для фитопланктона океан не является средой гомогенного распределения питательных веществ, он представляет собой довольно нестабильную среду, где «пакеты» пищи появляются случайно во времени и пространстве. Влияние такого трофического режима на динамику популяционного роста было исследовано в работах [172, 173].

Так как эти микропятна возникают неожиданно и не обязательно в соответствии с соотношением Редфилда, то, чтобы выжить, организм должен быть в состоянии использовать любые питательные вещества, хотя бы чтобы сделать в клетке запас. Для этого организм должен быть постоянно «готов ко включению»; за время, необходимое для операции «включение — выключение», другой организм может использовать имеющиеся в среде питательные вещества. Как только питательные вещества поглощаются, они вводятся в цикл фотосинтеза. Цикл продолжается до тех пор, пока он не будет блокирован недостатком необходимого ингредиента. Так, при недостатке азота фотосинтетический процесс продолжается до тех пор, пока весь азот не иссякнет. С этих пор накопленные продукты или откладываются в депо, или выбрасываются. Пока организм не перешел в стадию покоя, цикл должен работать, а выделяющегося из цикла вещества (органическая экскреция) должно быть больше или меньше, в зависимости от изменения запаса пищи. Когда всех питательных веществ достаточно, хотя бы локально, такой процесс должен приводить к образованию нового организма, и выделяться в среду много органического вещества не может. Когда наблюдается лимитирование хотя бы по одному из питательных веществ, должно выделяться сравнительно много органического вещества, прежде чем цикл полностью завершится.

Если эта последовательность событий близка к действительно происходящей во время роста и размножения планктона, то можно выдвинуть и проверить некоторые гипотезы.

Во-первых, места, где цикл прерывается, должны быть различны при разных формах лимитирования. Так, органическое вещество, выделяемое при лимитировании азотом, будет отличаться от вещества, выделяемого при лимитировании фосфором. Это будет изучаться в нашей лаборатории.

Во-вторых, потребление питательных веществ должно быть очень быстрым. Это предположение уже было сделано разными исследователями [59]. В работе [149] Скоглунд и Янсен предположили, что ско-

рости потребления в действительности являются скоростями молекулярной диффузии питательных веществ через пограничный слой, окружающий организм.

В-третьих, даже в системах, которые, как мы полагаем, хорошо перемешиваются, лимитирование может вызываться неравномерным распределением питательных веществ в пространстве и неодинаковой их доступностью всем организмам. При низких скоростях популяционного роста некоторые организмы находят достаточно питательных веществ для размножения, тогда как другие не могут пройти весь жизненный цикл и вынуждены будут выделить в среду часть накопленного ими органического вещества. Увеличение в среднем части выделенной органики может происходить из-за увеличения числа организмов, неспособных завершить весь цикл до стадии деления клетки, а не от увеличения экскреции всеми организмами.

Природа органических веществ, выделенных в окружающую среду, исследуется обычно с помощью аксенических культур частично потому, что легче держать такие культуры свободными от бактерий, и потому, что трудно поддерживать хемотратные культуры под стрессом питательных веществ при высокой популяционной плотности. Следует отметить, что органическое вещество, выделенное в среду периодических культур, отличается от выделенного в естественных условиях по количеству и качеству в зависимости от того, на какой стадии кривой роста взята проба. В начале логарифмической фазы роста клетки находятся в обогащенной среде с достаточным питанием, фотосинтетический цикл продолжается до стадии образования новых клеток и выделяется минимальное количество внеклеточного углерода. Выше по кривой роста появляются первые признаки выделения, индуцированного стрессом. Вещество в среде состоит в таком случае из смеси нормального и стрессового выделений. Их соотношение изменяется по мере старения культуры. На вершине логарифмической фазы, когда культура «стареет», индуцированные стрессом продукты будут преобладать. Если проба действительно аксенична, органический углерод будет представлять собой сумму продуктов, выделенных на всех стадиях роста культуры. Если культура продолжает развиваться до стадии популяционного спада, появятся продукты гидролиза. В природе они появляются в конце цветения фитопланктона, когда вода обедняется питательными веществами и фитопланктонная популяция слишком велика, чтобы ее могла поддерживать микробная регенерация биогенов.

Несколько слов о старении фитопланктонных культур. Обычно считают, что оно зависит от накопления токсических продуктов метаболизма. Токсические продукты действительно могут появляться, однако первопричина старения популяции — это истощение среды в отношении питательных веществ. Популяционный рост в периодических культурах соответствует кривой роста Лотка—Вольтерра. Кривые обычно хорошо совпадают до вершины логарифмической фазы, но равновесие не устанавливается. Вместо этого популяция обычно «стареет» и кривая резко падает. Использование формулы Лотка—Вольтерра предполагает, что пропускная способность окружающей среды находится в равновесном состоянии, т. е. что среда непрерывно восстанавливается. На самом же деле пропускная способность среды постоянно снижается, поскольку питательные вещества включаются в организмы. В отсутствие бактерий равновесие не устанавливается. В турбидостатных культурах с непрерывным возобновлением среды плотные популяции поддерживаются при низких скоростях роста в течение длительного периода, возможно, бесконечно, без признаков старения.

Если эти гипотезы относительно выделения органического вещества верны, то разнообразие экспериментальных данных можно объяснить различием условий культивирования от оптимальных. Кто пытался вырастить фитопланктон в строго определенных условиях, знает о невозможности повторить опыт даже после нескольких дней или недель.

Наибольший источник variability — это состав органических веществ в среде. Большинство «химически чистых» неорганических веществ содержит следы органических соединений. Дистиллированная вода имеет такое же высокое содержание органического углерода, как и глубоководная океаническая вода. Состав этой следовой органики в воде изменяется сезонно. Правильная очистка компонентов среды — кропотливая работа [114]; может применяться только для отдельных тест-культур.

Далее заметим, что чистота культур спорна. Нетрудно получить монокультуры водорослей. Если выращивать их в периодических или в нормальных хемотратных культурах, они окажутся чистыми. Однако, если их выращивать в турбидостатах с сохранением всех, или почти всех, организмов, которые появятся в камере в течение недель или месяцев, культуры вскоре окажутся загрязненными хищными простейшими. Они не обнаруживаются в периодических культурах потому, что период между пересевами короче, чем цикл их размножения.

Таким образом, популяция простейших в таких культурах никогда не достигает заметных размеров. Мы работали с культурами организмов из многих источников и за четыре года работы в турбидостате ни разу не получили культуру, свободную от простейших. Единственный метод, который, на мой взгляд, дает свободные от простейших культуры водорослей с достаточной генетической variability и представляющие интерес для эколога, это метод рекомбинации нескольких клоновых культур.

Но даже при всех этих трудностях и неопределенностях в наших знаниях следует признать, что растворенное в океанах органическое вещество, за исключением небольшого количества принесенного с суши ветром, в конечном счете является результатом фотосинтеза. Имеется доказательство [100], что клеточное содержимое фитопланктона может поступать в воду в результате «неряшливого питания» зоопланктона. У нас нет данных относительно настоящего масштаба этого явления. Природа вещества в воде может быть изменена его трофической трансформацией при участии крупных или более мелких организмов. Есть многочисленные литературные данные о выделении органических продуктов метаболизма беспозвоночными и позвоночными. Имеются также литературные данные о трансформации растворенного органического вещества бактериями и растворенными в воде ферментами. Эти вопросы были освещены в недавних публикациях [42, 172]. Однако эти выделения ничего не добавляют к суммарному количеству органического вещества в океане. Прохождение веществ через организм является только временной их задержкой в круговороте углерода.

Измерение первичной продукции является поэтому важным элементом при оценке скорости циркулирования углерода в океане. Мы уже касались современных дискуссий относительно достоверности методов измерения первичной продукции. Я хотел бы вкратце обсудить более фундаментальные проблемы взятия проб для ее измерения. Я не буду рассматривать размер измерительной ячейки и время инкубации, так как механизм этих измерений тщательно изучался Петерсоном [125]. Наоборот, я хочу обсудить вопрос, насколько отдельное измерение, или группа измерений, взятые одновременно, могут отразить первичную продукцию в определенном районе океана.

В прошлом взятие проб по всем интересующим океанографа параметрам было прерывистым. Чтобы получить какую-то пользу из относительно скудных данных, принцип дискретного отбора проб применялся на больших горизонтальных и вертикальных разрезах и во времени, за исключением немногих ситуаций. С применением инструментов, способных вести непрерывную регистрацию данных, в принципе, она стала широко применяться, хотя не всегда в детальных исследованиях. Однако каждый новый инструмент выявляет прерывистость по измеряемым параметрам, особенно в верхнем слое воды. Наличие прерывистости сви-

детельствует о том, что перенос питательных веществ вверх в эвфотическую зону не является постоянным процессом, а продолжается как серия актов перемешивания, разделенных периодами минимального транспорта, результатом чего является прерывистость.

Немедленно после акта перемешивания, когда питательные вещества, поднятые из глубоководных слоев, равномерно распределены в поверхностном слое, рост фитопланктона происходит во многом так же, как и в периодической культуре. Такие «приточные» [171] системы хорошо описываются математической моделью конкуренции Лотка—Вольтерра. Как только установится дискретность «приточных» систем, транспорт питательных веществ извне становится минимальным, а регенерация в зоне *in situ* оказывается основным источником питательных веществ для первичной продукции. «Приточные» системы этого типа, в которые питательные вещества поступают случайно, не могут описываться чисто детерминистическими моделями. Особенно существенно то, что концепция конкурентного исключения не имеет применения к зонам, где успех в добывании питательных веществ определяется состоянием организма от источника регенерации. Свойства таких систем можно изучить с помощью метода Монте-Карло [172—174]. Большая часть районов океана представляет собой переходы от состояний, когда они ведут себя подобно «приточным» системам, к состояниям, когда они в основном являются «регенеративными». Какое из этих состояний преобладает — зависит от среднего интервала между актами перемешивания.

Во время периода притока первичная продукция будет зависеть от условий, обычно обсуждаемых экологами и фитопланктологами, — от концентрации питательных веществ в поверхностных слоях, вида и количества фитопланктона, который использует эти питательные вещества, от интенсивности солнечной радиации, присутствия или отсутствия значительных растительных популяций. Первичная продукция, измеряемая обычными методами, достигнет максимума и снизится по мере использования запасов питательных веществ.

Как только водная толща стабилизируется при установлении прерывистости и запасы питательных веществ почти иссякнут, питательные вещества, необходимые для дальнейшего фотосинтеза, должны поступить из цикла регенерации в самой системе. Если цикл регенерации завершился, можно обнаружить в продукционной системе равновесное состояние, когда новая продукция обеспечивается и балансируется регенерацией. Однако на каждом витке регенерационного цикла часть синтезированного в ходе фотосинтеза органического вещества отчуждается из эвфотической зоны и становится недоступной для регенерации. В такой системе величина продукции будет зависеть от того, сколько времени прошло от последнего акта перемешивания. Каждое единичное измерение продукции, сделанное безотносительно к тому, в какой точке цикла система находится в данный момент, мало скажет нам о состоянии системы или ее продукционном потенциале.

Одно только измерение величины первичной продукции имеет, вероятно, небольшой смысл в любом месте океана, где стабильность столба воды позволяет установить прерывистость характеристик. Повидимому, большое значение имеет интервал между актами перемешивания, так как от него зависит, как далеко ушла система от состояния «приточной» к состоянию «регенеративной». Для каждого района океана должен быть определенный интервал, при котором обеспечивается средняя для данного района первичная продукция. В нашем первом исследовании, проведенном в 10-метровой башне акватрона Дальхосского университета, в котором ставилась задача измерения времени перехода системы из возобновляемого в регенеративное состояние, мы обнаружили, что пик продуктивности был достигнут через 3—4 дня после достижения устойчивости, а продукция снизилась намного ниже исходной величины через неделю. Можно думать, что для локальных

популяций фитопланктона оптимальный интервал между актами перемешивания при данной температуре воды 5—6 дней. Более короткие интервалы не приводят к максимуму продукции, тогда как более длинные намного снижают ее.

Эти кратковременные изменения первичной продукции влияют на цикл углерода как непосредственно через фиксацию CO_2 в ходе фотосинтеза, так и косвенно, через выделение фитопланктоном растворенного органического вещества. Когда водоросли находятся в условиях избытка питательных веществ, наиболее сильное выделение должно наблюдаться во время перехода системы из стадии притока в стадию регенерации. Поэтому, чтобы рассчитать потоки углерода между двумя региональными пулами, нужно знать не только среднюю первичную продукцию регионов, но и как она варьирует по сезонам года. Хотя необходимость таких сведений прибавляет расчетные трудности в моделировании продукции региона, в природных условиях проблема может найти простое решение на основе применения дистанционных измерений. Если установить зависимость между первичной продукцией и временем между двумя актами перемешивания вод, то интенсивность перемешивания и, следовательно, количество питательных веществ, выносимых в поверхностный слой, можно рассчитать на основе изменений температуры поверхностной воды непосредственно после акта перемешивания. Безусловно, потребуется много биологических исследований, чтобы соединить вместе сведения о биомассе, концентрациях биогенов в воде, освещенности, температуре и, конечно, о первичной продукции после акта перемешивания. Такие исследования возможны, так как мы знаем, что нам требуется выяснить. До сих пор дистанционное наблюдение мало использовалось биологами-океанографами, в будущем открывается перспектива применения этого метода как главного в изучении продукции океанов.

МЕСТА ВКЛЮЧЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА (SINK)

Поскольку мы нашли, как вводить органический углерод в океан, мы должны теперь найти способ, как его оттуда выводить. Даже самые минимальные оценки скорости поступления растворенного органического углерода в поверхностные воды показывают, что океан должен был бы иметь консистенцию кленового сока, если бы не было скоростей удаления углерода, равных скоростям его поступления. Скоро станет ясно, что имеется столько же механизмов изъятия органики из морской воды, сколько есть источников ее поступления в океан и что определение скоростей в этих механизмах представляет собой основную задачу в нашей области исследований.

Фотохимический распад. До недавнего времени считалось, что фотохимический распад не является важным фактором в механизме окисления органического вещества в естественных водах хотя бы в сравнении с различными биологическими механизмами. Такое мнение основано на факте хорошо известного поглощения коротких, богатых энергией длин световых волн в нескольких сантиметрах от поверхности океана. На основе убедительных данных считали [70, 71, 101, 175], что вещества, концентрирующиеся у поверхности раздела вода—воздух, находятся под разрушающим воздействием ультрафиолетовых лучей. Считалось также, что некоторые вещества, обычно не находимые в природе, могут обнаруживаться на поверхности взвешенных частиц и удерживаются на них, или возле них, достаточно долго, чтобы начать разрушаться. Такие реакции были описаны в отношении полихлорбифенилов [21], эфиров 2—4-Д [188] и других поллютантов [112]. Однако сходство этих реакций было и остается до сих пор предметом некоторых сомнений.

Многие исследования свидетельствуют о том, что фотохимические реакции более распространены, чем предполагалось. Вероятно, наибо-

лее интересна хорошо доказанная корреляция между дневной освещенностью и образованием СО в океанических поверхностных водах [29, 180]. Специфические органические вещества, участвующие в этих реакциях, не были идентифицированы, но скорость реакции достаточно высока, чтобы океан стал скорее источником (*source*), чем ловушкой (*senk*) СО. Окончательной ловушкой для СО, вероятно, является атмосфера. Другие фотореакции служат механизмами разрушения. Это полная противоположность нашему прежнему представлению о цикле СО. Перемена мнения — еще один пример того, что теперь океан представляется источником веществ, в отношении которых он прежде считался их ловушкой.

Еще один пример фотоокисления — деструкция веществ, называемых различными терминами: гуминовыми веществами, веществами с желтой флуоресценцией и *gelbstoff*. Хотя гуминовые вещества не обязательно устойчивы к разрушающему действию гетеротрофных организмов, они в то же время не относятся к наиболее потребляемым ими. Причина локализации *gelbstoff* в прибрежных водах ожидает своего, по-видимому, не очень простого, объяснения. Какой-то механизм его удаления или деструкции существует, но он должен быть достаточно быстрым для того, чтобы эти вещества не перемешивались в океанах. Зика [189] показал, что эти вещества могут быть разрушены при освещении солнечным светом. Его работа подтверждается Крамером [98] и продолжается Зеппом, Бауманом и Шлотсхауером [187].

Сейчас мы у самого начала трудного исследовательского пути. Мы идем по нему значительно медленнее, чем хотелось бы, в основном из-за недостатка подходящего оборудования. Исследователи должны создавать и калибровать свои собственные приборы. Стоит вспомнить, что на изучение характеристик источников света и фотоэлементов ушло значительно больше усилий, чем на изучение химических фотореакций в организмах. Однако, я полагаю, эта область исследований станет очень важной в следующие двадцать лет.

Потребление крупными организмами. Начиная с ранней работы Пюттера [128], вопрос о поглощении и использовании растворенного органического вещества крупными организмами дебатировался в литературе. Использование радиоактивных меток в веществах, внесенных в культурную среду, показало, как происходит поглощение и утилизация. Вопрос теперь заключается в оценке значения этого пути питания. Из недавних работ известно, что все мягкотелые и многие животные с твердой оболочкой поглощают такие простые органические вещества, как аминокислоты и моносахариды при обычных океанических концентрациях. Поглощение и утилизация изучались на личинках морских ежей [26], морских полихетах [30, 133], медузах [45], морских звездах [48—50, 122, 144], копеподах [95, 99], мидиях [107, 123], актиниях [139], кораллах [159, 160] и устрицах [186]. Вся область исследований была недавно рассмотрена в обзоре Стюарта [161].

В этот список я не включил организмы без развитого пищеварительного тракта, которые, как казалось, целиком зависят от растворенного органического вещества, — погонофоры [154], некоторые бентосные двусторчатые [132], олигохеты [54]. Недавние исследования с погонофорами свидетельствуют о том, что механизм гетеротрофного использования включает бактериальный симбионт, помимо прямого поглощения и инкорпорирования [154, 155]. Это, по-видимому, наблюдается у большинства крупных организмов.

В любом случае большинство крупных организмов, которые способны использовать растворенное органическое вещество, — это бентосные формы. Поскольку их распределение связано с необходимыми им повышенными концентрациями пищевого субстрата, их влияние вряд ли выходит за локальные границы. Скорее всего, донные организмы используют органическое вещество на границе раздела воды и грунта. В меньшей мере им доступны низкие концентрации раство-

ренного вещества в толще воды, в которой хватает своих голодных охотников.

Гетеротрофия фитопланктона. Большая часть исследований гетеротрофии фитопланктона проводилась в чистых культурах. Перенести экспериментальные данные на полевые условия трудно. Одна из проблем состоит в том, чтобы отделить фитопланктонную утилизацию органического вещества от бактериальной. Часто полевые исследования ограничиваются определением гетеротрофности всего планктонного сообщества, включая фитопланктон и бактерии.

Работы с чистыми культурами показали, что большинство видов фитопланктона могут использовать простые органические субстраты для гетеротрофного роста [7, 9, 11, 22, 77, 78, 103, 104, 113, 118, 120, 127, 131]. Доказано, что некоторые фитопланктеры имеют активные транспортные системы для небольших молекул [73—75, 118]. Однако, когда меченные органические субстраты вводятся в естественные сообщества, бактерии реагируют на них быстрее, чем фитопланктон [8, 79, 115, 142, 184]. Сейчас считается, что, за исключением мочевины, которая используется как источник азота многими диатомовыми [11, 25, 84, 108, 134], почти все гетеротрофное поглощение растворенного органического вещества является результатом бактериальной деятельности.

Бактериальная гетеротрофия. Оценка части первичной продукции, которая используется бактериями, находится в пределах 10—80%. Мало кто из исследователей стал бы возражать против утверждения, что половина первичной продукции рециркулирует через звено бактерий. Однако это, вероятно, единственное утверждение о морских бактериях, которое не вызвало бы больших споров. До недавнего времени не было единого мнения ни относительно количества присутствующих бактерий, ни о методах их подсчета. С применением прямого счета после окраски акридиновым оранжевым [32] споры относительно интерпретации результатов разных методов определения численности бактерий [66, 88, 109] прекратились. Достаточно определенно можно подсчитать бактерии везде, возможно за исключением их поселений на взвешенных частицах, когда вся частица как бы флуоресцирует. Вопрос теперь о том, какая часть этих бактерий способна к росту.

Были предложены методы подсчета числа активно растущих бактерий. Каждый метод дает разное количество. Предполагаю, что разные методы определяют разные аспекты роста. Сейчас нам необходимо определить, что измеряет метод прежде, чем защищать его, а все остальные методы объявить реликтами реферативных журналов и положить на полку.

Самый простой путь — сосчитать все бактерии, находящиеся в процессе деления. С помощью электронной микроскопии это можно, но чрезвычайно трудоемко. Современная вычислительная техника делает решение такой задачи более практичным [64]. Заметим, что этот метод дает минимальную скорость роста, так как момент, когда клетка приготовилась к делению, чрезвычайно трудно заметить. Однако немногие лаборатории имеют квалифицированную помощь или вычислительную технику, чтобы попытаться применить этот метод. Обычно предпочитают какую-то менее трудоемкую биохимическую методику.

Наиболее чувствительные методы, отражающие гетеротрофное использование органических растворенных веществ, предполагают применение субстратов с меткой по ^{14}C . В ранних экспериментах обычно измерялся перенос ^{14}C из органического субстрата в растворенную CO_2 при инкубации проб в темноте, а также включение ^{14}C в биомассу [67, 76, 151, 184]. При такой технике экспериментов измеряется величина общей гетеротрофии и различие между потреблением субстрата бактериями и более крупными организмами не наблюдается. Для того чтобы разграничить потребление разных групп организмов, проводилось дробное фракционирование по размерам [36, 70, 178], или же рост бактерий подавлялся антибиотиками [27, 36, 86]. Необходима

также поправка на величину дыхания. Тем не менее ни один из применяемых в настоящее время методов не лишен недостатков, нет метода, принятого большинством микробиологов.

Автораддиография пока остается более чувствительным методом для измерения поглощения меченого субстрата, позволяя локализовать место поглощения. Этот метод использовался многими исследователями [46, 111, 124, 156, 183]. Недавно изучалось поглощение меченых тритием субстратов [1, 38, 83], особенно в связи с включением метки H_3 в предшественник ДНК — тимидин [53, 94, 97].

Одна из проблем в связи с изотопными методами обнаружилась при их сравнении с кислородным методом и расчетом углеродного бюджета в одних и тех же водах. Применение изотопных методов приводит к значительной недооценке истинных скоростей микробной гетеротрофии [33, 58, 92, 93, 142]. Другая проблема всех методов, которыми проводится тотальная оценка потребления, заключается в том, что нет такого вещества, которое потреблялось бы всеми активными бактериями. Часть исследователей показали, что от выбора меченого органического субстрата зависит, какая скорость будет получена в экспериментах по гетеротрофии [39, 67, 68]. Даже тимидин, который, как полагают, включается в ДНК активно растущими бактериями, на самом деле поглощается лишь небольшой частью этих организмов [39]. Опять сталкиваемся с трудностью, которая так часто возникает при исследовании органических веществ в море, — недостаточной согласованностью в методах, измеряющих одну и ту же величину. Выход известен — тщательное определение того, что эти методы на самом деле измеряют, т. е. изучение основных предпосылок методов. Обзор исследований в этой области опубликован Ван-Эс и Мейер-Рейл [167].

Спорным остается вопрос: гетеротрофная деятельность выполняется прикрепленными или свободно плавающими бактериями. Микробиологи, которые работают в устьевых и прибрежных зонах, отмечают деятельность прикрепленных форм [6, 40, 60, 63, 72, 89, 96, 177]. Те, кто работает в открытом океане, так же определенно подчеркивают преимущество свободноплавающих видов [2]. Трудно оценить относительную важность этих двух групп бактерий потому, что современные методы измерения скоростей продукции предполагают время инкубации, которое короче времени генерации, и поэтому они более пригодны для оценки биомассы, чем продукции. Проблемы, связанные с интерпретацией таких измерений, были описаны Ван-Эсом и Мейер-Рейлом [167].

В любом случае оценка части первичной продукции, которая направляется в бактериальный цикл, постепенно возрастает. По некоторым подсчетам, эта величина составляет 20—80%, другие исследователи предпочитают величину 50%. Наиболее недостающие в настоящее время данные — это данные о скоростях, которые труднее всего измерить. Предполагаю, что когда мы, наконец, измерим скорости, то обнаружим, что часть первичной продукции, проходящая через звено бактерий, еще больше, чем представляется сейчас, особенно если учесть такие боковые разветвления этого цикла, как бактериальное разложение фекальных масс организмов, питающихся бактериями.

Перенос на морское дно. Окончательным местом захоронения (*sink*) органического вещества в океанах должно быть отложение в грунтах. В устьевых и прибрежных районах сочетание высокой продуктивности в эвфотической зоне и малой глубины могут привести к такому интенсивному накоплению органического вещества, которое вызовет аноксию в грунте. Если циркуляция придонной воды невелика, как в фиордах, прибрежных впадинах типа Кариакто или внутренних морях, подобных Черному морю, в придонной воде тоже может начаться аноксия. Без кислорода совокупность реакций, ведущих к возвращению углерода в поверхностные воды, протекает очень медленно. Но если условия аноксии устанавливаются, они могут поддерживаться до тех

пор, пока скорость обогащения вод органическим веществом выше, чем скорость их обогащения кислородом. В таких условиях грунты являются настоящими ловушками органического вещества. Однако углеродный обмен этих районов составляет небольшую часть всего океанического цикла углерода. Над большей частью океана донная циркуляция вод обеспечивает достаточно кислорода для разрушения почти всего органического вещества, достигающего дна.

Трудно определить, сколько органического вещества в действительности достигает дна. В работе [170] по распределению взвешенного органического вещества, выполненной с применением фильтрации воды, собранной батометрами, показано экспоненциальное уменьшение его концентрации с глубиной океана. Эта работа позволила предположить утилизацию органического вещества по пути ко дну. Однако взятие проб батометрами не позволяет получить полную инвентаризацию взвешенного вещества в толще воды. Размеры частиц в батометре определяются размерами отверстия, как распределение частиц на фильтре определяется размерами входного отверстия. Более крупные и тяжелые частицы, попав во входное отверстие, могут оседать ниже его и, таким образом, не будут учтены [23, 24]. Более серьезная проблема — неспособность батометров уловить такие частицы, как фекальные комки и фораминиферы с большой скоростью оседания. Масштаб этого недостающего звена в наших расчетах по переносу приведен в работах [12—15], выполненных с помощью скоростного насоса *in situ*. Наши сборы и расчеты показали, что основная часть переноса углерода вниз — результат очень быстрого оседания частиц, которые не улавливались батометрами.

Техника применения насоса в ее первоначальном виде — не наилучшее решение задачи. Немногие лаборатории могли работать на судах с достаточно большими лебедками, чтобы справиться с насосом и тросом. Кроме того, насос нельзя было опустить до глубины 1500 м. Скорости биологической утилизации частиц между этой глубиной и дном можно вычислить путем экстраполяции. Однако для этого требуются сведения о том, как изменяется гетеротрофная активность с глубиной и в зависимости от температуры. Поэтому возобновился интерес к ловушке осадков (осадкомеру) как способу определения потоков вещества, поступающих на морское дно.

Осадкомеры не являются изобретением 80-х годов. Как и многие простые по своей идее устройства, они многократно возвращаются в океанографию, каждый раз с меньшим количеством недостатков. Применение осадкомера в последнем техническом варианте подтверждает результаты, полученные с упомянутыми выше насосами большой мощности [28, 31, 41, 47, 81, 157, 176]. Однако две основные проблемы так и не были решены. Мы не знаем, какая часть материала, оседающая через водную толщу, действительно улавливается осадкомерами и нам мало известно о вариабельности оседания. Была проведена полевая интеркалибрация ловушек разного типа [20, 43, 158]. Интеркалибрация показала, что от конструкции ловушки зависит, что в нее попадает. В тех случаях, когда осадкомеры применялись параллельно с насосной системой, оказалось, что последняя улавливала больше материала на единицу объема пропущенной воды, чем осадкомер. Последнее позволяло считать, что осадкомеры — менее эффективные устройства. Из опубликованных до сих пор данных невозможно определить, улавливают осадкомеры просто часть суммарного количества или они избирательно улавливают некоторые частицы. Обзор работ в этой области недавно опубликован [17].

В результате проделанной работы наши представления о взвесах расширились и значительно отличаются от тех, которые были всего несколько лет назад. Сейчас мы полагаем, что в толще воды имеется как бы фон из очень мелких частиц, непрерывно образующихся в результате бактериальной деятельности, отчасти после разрыва пузырьков

в поверхностных слоях воды, а отчасти в результате разрушения более крупных частиц. Плотность этих частиц достаточно близка к плотности морской воды, что позволяет им оставаться во взвеси бесконечно долго. Некоторые частицы собираются на поверхности пузырьков, возникающих в результате волнения, а затем соединяются в большие частицы, когда пузырьки или лопаются на поверхности, или растворяются на глубине. На этих пузырьках собираются и бактерии, что приближает субстрат к организмам, способным его использовать [16].

Мелкие частицы и бактерии аккумулируются, в том числе сорбционно, на различных тонких структурах типа «морской паутины», образуемых в толще воды более крупными организмами, например апендикуляриями [56, 164]. Такие структуры образуются не только в поверхностных слоях воды, они наблюдались и в глубоких водах [3]. Эти коллекторы частиц имеют большое значение в цикле органического углерода, потому что они продолжают вылавливать частицы и после того, как организмы, их создавшие и населявшие, покинут их. Эти «сети» трудно опознать, когда они отфильтровываются на обычных стеклянных фильтрах. Когда на них осело много частиц, сети относительно быстро погружаются в водную толщу, по крайней мере пока не разрушатся.

Фекалии зоопланктона, крупных беспозвоночных и рыб также попадают в эту категорию частиц, которые оседают слишком быстро, чтобы их можно было учесть батометрами. Вычисления скоростей оседания сделаны для фекалий зоопланктона [20, 41, 51, 52, 81, 85, 106, 140, 150, 166] и рыб [136]. По датам опубликования можно видеть, насколько этот предмет исследования вызван недавним интересом к осадкомерам.

Организмы с известковыми оболочками также слишком быстро погружаются, чтобы их можно было обнаружить на фильтрах. Мне приходилось микроскопировать тысячи стеклянных и серебряных фильтров с порами 0,45 мкм и я видел мало фораминифер, хотя эти организмы обычно обнаруживаются в большом количестве на фильтрах высокоскоростных насосов. Вычисления скоростей оседания этих организмов проводили Суннель, Ходжо [165] и др. В категорию быстро оседающих частиц включаются и такие редкие в батометрических пробах экзоскелеты зоопланктона, и случайно попавшие мертвые рыбы [162]. Хотя быстро оседающие частицы осуществляют основную часть переноса органического углерода из поверхностных слоев, они несут не всю органическую ношу к морскому дну. Эйди и Джеффри [44] показали, что всего лишь 5% взвешенного углерода поверхностных слоев действительно достигает морского дна, но не инкорпорируется в грунт, а ассимилируется на поверхности раздела грунт—вода. Это не удивительно, так как большинство частиц несет на себе живую бактериальную массу, которая включает деструкцию, когда частица только лишь начинает свой путь ко дну. Было рассчитано, что органическая оболочка на некоторых фекалиях почти полностью разрушается бактериями на протяжении 2000 м свободного падения. Когда эта внешняя оболочка разрушается, разрушаются и фекальный комок, отламываются кусочки и частички, образуются частицы меньших размеров, которые падают не так быстро. Комок может полностью разрушиться и образовать облако мелких частиц, не улавливаемых ловушками. По этой причине применение ловушек позволяет рассчитывать не истинное включение органического вещества в метаболизм по пути на дно, но отражает также и простое распыление крупных частиц до состояния очень тонких взвесей. Когда, наконец, частицы достигнут дна (если это не прибрежные высокопродуктивные воды), они уже не могут существенно повлиять на его органические отложения.

Все вышеизложенное может свидетельствовать или о низкой скорости осаждения неорганических частиц, или о высокой скорости трансформации органических взвесей в верхних слоях воды, тем более что

эксперименты «Альвина» [87] и другие измерения скоростей бактериального метаболизма при температурах и давлениях глубоководных зон [90, 182] показали скорости на порядок более низкие, чем у бактерий, обитающих в слое перемешивания вод. Эти результаты не удивительны, так как частицы, падающие на дно, несут с собой собственную бактериофлору. Возможно, что бактерии, которые мы изучали в большинстве упомянутых опытов, это пришельцы в среду морского дна, адаптированные к высоким температурам и низким давлениям морской поверхности и едва функционирующие на новом месте обитания [91].

У дна, вдали от прибрежной зоны, дождь пищевых частиц распределяется в пространстве и времени хаотично; к этой характеристике надо еще добавить наречие «скудно». Радиус действия, доступный бактериям, мал и их возможности поиска пищи ограничены, даже если принять во внимание передвижение по градиенту концентрации пищевого материала. Если бы мы захотели придумать наилучшее место и наилучшую стратегию выживания микробов, то, наверное, лучшим было бы прикрепить их к крупному организму, передвигающемуся по морскому дну в поисках пищи. Вероятно, самое выгодное место для микробов — это пищевой тракт донных беспозвоночных. Изолированные из пищевых органов бактерии имеют скорости метаболизма того же порядка, что и бактерии, обитающие в поверхностных водах океана [35, 90, 182]. Возможно, что все истинно бентосные бактерии находятся именно в таких средах. Причина, почему мы обнаружили так мало барофильных бактерий, заключается в том, что мы их не там ищем.

Цикл углерода, каким он выглядит теперь. Разница между той моделью цикла органического углерода, которую мы имеем в настоящее время и имели всего несколько лет назад, заключается в основном в новом распределении акцентов, в том, на какие углеродные фонды и потоки обращается наибольшее внимание. Мы не обнаружили за это время каких-либо новых путей поступления и удаления органического вещества в океане, но мы несколько более уверены в нашем их понимании. Единственным главным источником органического углерода по-прежнему остается фотосинтез в поверхностных водах. И хотя сегодня мы имеем хорошее доказательство существования бактериального хемосинтеза в разных горячих зонах морского дна, имеющиеся в настоящее время сведения свидетельствуют о том, что данный источник первичной продукции мало влияет на океан за пределами маленьких районов, окружающих эти зоны.

С другой стороны, мы знаем, что значительная часть первичной продукции распределяется между микрофлагеллятами и цианобактериями, хотя точно не знаем, как именно. Не следует доверять нашей стандартной методике измерения первичной продукции и также не следует принимать единичные дневные измерения как представляющие продукцию района или сезона, пока не узнаем местоположение биоты в цикле возобновления — регенерации. Мы также не очень уверены, какая часть первичной продукции выделяется в воду в форме органических экссудатов и используется сразу же бактериями. Более того, мы менее уверены в этих цифрах, чем десять лет назад.

Хотя нам было известно, что батометры не учитывают быстрооседающие частицы, мы всего лишь недавно поняли их значение в переносе органического углерода. Пока у нас нет расчетов истинной скорости переноса углерода в более глубокие воды в процессе деструкции тяжелых частиц. Наши предыдущие оценки поверхностной продукции были, несомненно, занижены из-за отсутствия сведений и масштабов органической экскреции, а также потому, что подсчеты не охватывали группу неучитываемых батометрическими пробами крупных частиц. Даже теперь мы полагаем, что распределение взвешенного вещества однородно и лишь отчасти пятнисто, игнорируем дискретные слои, описанные некоторыми аквалангистами и подводниками.

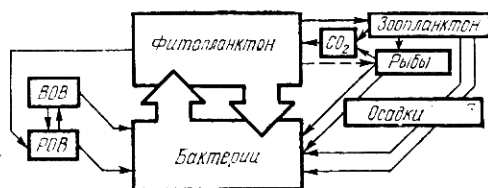


Рис. 3. Упрощенная схема цикла углерода в океанах (не отражающая ряда фондов и потоков, но дающая представление о соотношении основных процессов, протекающих между бактериями и фитопланктоном).

Наши оценки гетеротрофии на глубине слишком низки, поскольку не учитывается приток взвешенного и растворенного органического углерода с поверхности в ходе опускания крупных частиц. Наконец, наши оценки скоростей бактериального разложения на морском дне, основанные на экспериментах «Альвина» и других, также слишком низки. Истинные скорости, вероятно, определяются бактериями в пищевом тракте донных организмов.

Учитывая изложенное, цикл органического углерода в море следует рассматривать как управляемый двумя главными участниками — фотосинтезирующими организмами и бактериями. Большая доля первичной продукции используется непосредственно бактериями, которые выделяют неорганические вещества, необходимые другим организмам, чтобы завершить цикл. Остаточная часть первичной продукции направляется на высшие уровни пищевой сети, в которых бактерии играют роль налоговосборщиков, отбирающих свою часть на каждом этапе потока. Наше представление о цикле показано на рис. 2, но размеры и значение фондов и потоков лучше отражает рис. 3. Мы видели, что в прошлом успех биоокеанографа в значительной мере определялся совмещением знаний в области физической и химической океанографии. Боюсь, что в будущем всем нам будет необходимо стать практическими морскими микробиологами.

1. Azam F., Holm-Hansen O. Use of tritiated substrates in the study of heterotrophy in seawater. — *Mar. Biol.*, 1973, 23, p. 191—196.
2. Azam F., Fenchel T., Field J. G. et al. The ecological role of water-column microbes in the sea. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1983, 10, p. 257—263.
3. Barham E. G. Giant larvacean houses: observations from deep submersibles. — *Sci.*, 1979, 205, p. 1129—1131.
4. Baylor E. R., Sutcliffe W. H. Dissolved organic matter in sea-water as a source of particulate food. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1963, 8, p. 213—219.
5. Baylor E. R., Sutcliffe W. H., Hirschfeld D. S. Adsorption of phosphates onto bubbles. — *Deep Sea Res.*, 1962, 9, p. 120—124.
6. Bent E. J., Goulder R. Planktonic bacteria in the Humber Estuary (NE England); seasonal variation in population density and heterotrophic activity. — *Mar. Biol.*, 1981, 62, p. 35—45.
7. Berland B. R., Bonin D. J., Guerin-Ancey O., Antia N. J. Concentration requirement of glycine as nitrogen source for supporting effective growth of certain marine microplanktonic algae. — *Mar. Biol.*, 1979, 55, p. 83—92.
8. Berman T. Size fractionation of natural aquatic populations associated with autotrophic and heterotrophic carbon uptake. — *Mar. Biol.*, 1975, 33, p. 215—220.
9. Berman T., Hadas O., Kaplan B. Uptake and respiration of organic compounds and heterotrophic growth in *Pediastrum duplex* (Meyen). — *Freshwater Biol.*, 1977, 7, p. 495—502.
10. Bidleman T. F., Christensen E. J., Billings W. N., Leonard R. Atmospheric transport of organochlorines in the North Atlantic Gyre. — *J. Mar. Res.*, 1981, 39, p. 443—464.
11. Birdsey E. C., Lynch V. H. Utilization of nitrogen compounds by unicellular algae. — *Sci.*, 1962, 137, p. 763—764.
12. Bishop J. K. B., Collier R. W., Ketten D. R., Edmond J. H. The chemistry, biology and vertical flux of particulate matter from the upper 1500 m of the Panama Basin. — *Deep Sea Res.*, 1980, 27, p. 615—640.
13. Bishop J. K. B., Edmond J. M. A new large volume filtration system for the sampling of oceanic particulate matter. — *J. Mar. Res.*, 1976, 34, p. 181—198.
14. Bishop J. K. B., Edmond J. M., Ketten D. R. et al. The chemistry, biology and vertical flux of particulate matter from the upper 400 m of the equatorial Atlantic Ocean. — *Deep Sea Res.*, 1977, 24, p. 511—548.
15. Bishop J. K. B., Edmond J. M., Ketten D. R. The chemistry, biology and vertical flux of particulate matter from the upper 400 m of the Cape Basin in the southeast Atlantic Ocean. — *Deep Sea Res.*, 1978, 25, p. 1121—1161.

16. Blanchard D. C., Syzdek L. D. Concentration of bacteria in jet drops from bursting bubbles. — J. Geophys. Res., 1972, 77, p. 5087—5099.
17. Blomquist S., Hakanson L. A review on sediment traps in aquatic environments. — Arch. Hydrobiol., 1981, 91, p. 101—123.
18. Brown M. Transmission spectroscopy examinations of natural waters. C. Ultraviolet spectral characteristics of the transition from terrestrial humus to marine yellow stuff. — Estuar. coast mar. Sci., 1977, 5, p. 309—317.
19. Bruland K. W., Franks R. P., Landing W. M., Soutar A. Southern California inner basin sediment trap calibration. — Earth and planet. Sci. Lett., 1981, 53, p. 400—408.
20. Bruland K. W., Silver M. W. Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (salps, pteropods, doliolids). — Mar. Biol., 1981, 63, p. 295—300.
21. Bunce N. J., Kumar Y., Brownlee B. G. An assessment of the impact of solar degradation of polychlorinated diphenyls in the aquatic environment. — Chemosphere, 1978, 7, p. 155—164.
22. Bunt J. S. Observations on photoheterotrophy in a marine diatom. — J. Phycol., 1969, 5, p. 37—42.
23. Burns N. M., Pashley A. E. In situ measurement of the settling velocity profile of particulate organic carbon in Lake Ontario. — J. Fish. Res. Board Can., 1974, 31, p. 291—297.
24. Calvert S. E., McCartney M. J. The effect of incomplete recovery of large particles from water samplers on the chemical composition of oceanic particulate matter. — Limnol. and Oceanogr., 1979, 24, p. 532—536.
25. Carpenter E. J., Remsen C. C., Watson S. W. Utilization of urea by some marine phytoplankters. — Limnol. and Oceanogr., 1972, 17, p. 265—269.
26. Chia F.-S. Note on the assimilation of glucose and glycine from seawater by the embryos of a sea anemone, *Actinia equina*. — Can. J. Zool., 1972, 50, p. 1333—1334.
27. Chrost R. J. The estimation of extracellular release by phytoplankton and heterotrophic activity of aquatic bacteria. — Acta Microbiol. Pol., 1978, 27, p. 139—146.
28. Cobler R., Dymond J. Sediment trap experiment on the Galapagos Spreading Center, equatorial Pacific. — Sci., 1980, 209, p. 801—803.
29. Conrad R., Seiler W. Photo-oxidative production and microbial consumption of carbon monoxide in seawater. — FEMS Microbiol. Letts., 1980, 9, p. 61—64.
30. Costopulos J. J., Stephens G. C., Wright S. H. Uptake of amino acids by marine polychaetes under anoxic conditions. — Biol. Bull., 1979, 157, p. 434—444.
31. Crisp P. T., Brenner S., Venkatesan M. I. et al. Organic chemical characterization of sediment-trap particulates from San Nicolas, Santa Barbara, Santa Monica and San Pedro Basins, California. — Geochem. et cosmochim. acta, 1979, 43, p. 1791—1801.
32. Daley R. J., Hobbie J. E. Direct counts of aquatic bacteria by a modified epifluorescent technique. — Limnol. and Oceanogr., 1975, 20, p. 875—881.
33. Dawson R., Gocke K. Heterotrophic activity in comparison to the free amino acid concentrations in Baltic sea water samples. — Oceanol. Acta, 1978, 1, p. 45—54.
34. Delmas D. Influence of the volume of the water sample on the distribution of particulate organic matter. — Tethys, 1980, 9, p. 279—284.
35. Deming J. W., Tabor P. S., Colwell R. R. Barophilic growth of bacteria from intestinal tracts of deep-sea invertebrates. — Microbiol. Ecol., 1981, 7, p. 85—94.
36. Derenbach J. B., LeB Williams P. J. Autotrophic and bacterial production: fractionation of plankton populations by differential filtration of samples from the English Channel. — Mar. Biol., 1974, 25, p. 263—269.
37. Deuser W. G., Ross E. H., Anderson R. E. Seasonality in the supply of sediment to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid transfer of matter to the deep ocean. — Deep Sea Res., 1981, 28, p. 495—505.
38. Dietz A. S., Albright L. J. Respiration correction for microbial heterotrophic activity assays that use tritiumlabeled substrates. — Appl. Environ. Microbiol., 1978, 35, p. 456—458.
39. Douglas D. J. Spatial and dynamic coupling of bacteria with phytoplankton in the euphotic zone. — Unpubl. Ph. D. thesis, Dalhousie Univ., 1983.
40. Ducklow H. W., Kirchman D. L., Rowe G. T. Production and vertical flux of attached bacteria in the Hudson River Plume of the New York Bight as studied with floating sediment traps. — Appl. Environ. Microbiol., 1982, 43, p. 769—776.
41. Dunbar R. B., Berger W. H. Fecal pellet flux to modern bottom sediment of Santa Barbara Basin (California) based on sediment trapping. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1981, 92, p. 212—218.
42. Duursma E. K., Dawson R. Marine Organic Chemistry. — Elsevier Scientific Publ. Co., N. Y., 1981. — 521 p.
43. Dymond J., Fisher K., Clauson M. et al. A sediment trap intercomparison study in the Santa Barbara Basin. — Earth and Planet. Sci. Lett., 1981, 53, p. 409—418.
44. Eadie B. J., Jeffrey L. M. S 13-C analyses of oceanic particulate organic matter. — Mar. Chem., 1973, 1, p. 199—209.
45. Erokhin V. Ye. The accumulation and utilization of algal metabolites dissolved in sea water by the medusa *Tiaropsis multicirrata*. — Nauk. docl. vyssh. shkoly. Biolog. nauk., 1971, 10, p. 24—29.
46. Faust M. A., Correl D. L. Autoradiographis study to detect metabolically active

- phytoplankton and bacteria in the Rhode River estuary. — *Mar. Biol.*, 1977, **41**, p. 293—303.
47. *Fellows D. A., Karl D. M., Knauer G. A.* Large particle fluxes and the vertical transport of living carbon in the upper 1500 m of the northeast Pacific Ocean. — *Deep Sea Res.*, 1981, **28**, p. 921—936.
 48. *Ferguson J. C.* Utilization of dissolved exogenous nutrients by the starfishes, *Asterias forbesi* and *Henricia sanguinolenta*. — *Biol. Bull.*, 1967, **132**, p. 161—173.
 49. *Ferguson J. C.* An autoradiographic study of the utilization of free exogenous amino acids by starfishes. — *Biol. Bull.*, 1967, **133**, p. 317—329.
 50. *Ferguson J. C.* Feeding activity in *Echinaster* and its induction with dissolved nutrients. — *Biol. Bull.*, 1969, **136**, p. 374—384.
 51. *Fowler S. W., Small L. F.* Sinking rates of Euphausiid fecal pellets. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1972, **17**, p. 293—296.
 52. *Frankenberg D., Coles S. L., Johannes R. E.* The potential trophic significance of *Callinassa* major fecal pellets. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1967, **12**, p. 113—120.
 53. *Fuhrman J. A., Azam F.* Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. — *Mar. Biol.*, 1981, **66**, p. 109—120.
 54. *Giere O., Liebezeit G., Dawson R.* Habitat conditions and distribution pattern of the gutless oligochaete *Phallodrilus leukodermatus*. — *Mar. Ecol. Ser.*, 1982, **8**, p. 291—299.
 55. *Gieskes W. W., Kraay G. W.* Primary production and consumption of organic matter in the southern North Sea during the spring bloom of 1975. — *Neth. J. Sea Res.*, 1977, **11**, p. 146—167.
 56. *Gilmer R. W.* Free-floating mucus webs: a novel feeding adaptation for the open ocean. — *Sci.*, 1972, **176**, p. 1239—1240.
 57. *Gocke K.* Short-term variations of heterotrophic activity in the Kiel fjord. — *Mar. Biol.*, 1975, **33**, p. 49—55.
 58. *Gocke K.* Comparisons of methods for determining the turnover times of dissolved organic compounds. — *Mar. Biol.*, 1977, **42**, p. 131—141.
 59. *Goldman J. C., Clibert P. M.* Comparative rapid ammonium uptake by four species of marine phytoplankton. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1982, **27**, p. 814—827.
 60. *Goulder R.* Relationships between suspended solids and standing crops and activities of bacteria in an estuary during a neap-spring-neap tidal cycle. — *Oecologia*, 1976, **2**, p. 83—90.
 61. *Goulder R.* Attached and free bacteria in an estuary with abundant suspended solids. — *J. Appl. Bacteriol.*, 1977, **43**, p. 399—405.
 62. *Guillard R. R. L., Wangersky P. J.* The production of extracellular carbohydrates by some marine flagellates. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1958, **3**, p. 449—454.
 63. *Gundersen K., Mountain C. W., Taylor D. et al.* Some chemical and microbiological observations in the Pacific Ocean of the Hawaiian Islands. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1972, **17**, p. 524—531.
 64. *Hagstrom A., Larsson U., Horstedt P., Normark S.* Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. — *Appl. Environ. Microbiol.*, 1979, **37**, p. 805—812.
 65. *Hair M. E., Bassett C. R.* Dissolved and particulate humic acids in an east coast estuary. — *Estuar. coast. mar. Sci.*, 1973, **1**, p. 107—111.
 66. *Hallegraeff G. M.* A comparison of different methods used for the quantitative evaluation of biomass of freshwater. — *Hydrobiologia*, 1977, **55**, p. 145—165.
 67. *Hamilton R. D., Austin K. E.* Assay of relative heterotrophic potential in the sea: The use of specifically labelled glucose. — *Can. J. Microbiol.*, 1967, **13**, p. 1165—1173.
 68. *Hamilton R. D., Preslan J. E.* Observations on heterotrophic activity in the eastern tropical Pacific. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1970, **15**, p. 395—401.
 69. *Hansen H. P.* Photochemical degradation of petroleum hydrocarbon surface films on seawater. — *Mar. Chem.*, 1975, **3**, p. 183—195.
 70. *Hanson R. B., Wiebe W. J.* Heterotrophic activity associated with particulate size fractions in a *Spartina alterniflora* salt-marsh estuary, Sapelo Island, Georgia, U. S. A. and the continental shelf waters. — *Mar. Biol.*, 1977, **42**, p. 321—330.
 71. *Harrison W., Winnik M. A., Kwong P. T. Y., Mackay D.* Crude oil spills. Disappearance of aromatic and aliphatic components from small sea-surface slicks. — *Environ. Sci. and Technol.*, 1975, **9**, p. 231—234.
 72. *Harvey R. W., Young L. Y.* Enrichment and association of bacteria and particulates in salt marsh surface water. — *Appl. Environ. Microbiol.*, 1980, **39**, p. 894—899.
 73. *Hellebust J. A.* Kinetics of glucose transport and growth of *Cyclotella cryptica* Reimann, Lemin and Guillard. — *J. Phycol.*, 1971, **7**, p. 1—4.
 74. *Hellebust J. A., Guillard R. R. L.* Uptake specificity for organic substrates by the marine diatom *Melosira nummuloides*. — *J. Phycol.*, 1967, **3**, p. 132—136.
 75. *Hellebust J. A., Lewin J.* Transport systems for organic acids induced in the marine pennate diatom *Cylindrotheca fusiformis*. — *Can. J. Microbiol.*, 1972, **18**, p. 225—233.
 76. *Herbland A. M., Bois J. F.* Assimilation and mineralization of the dissolved organic matter in the sea: liquid scintillation counting method. — *Mar. Biol.*, 1974, **24**, p. 203—212.
 77. *Hoare D. S., Hoare S. L., Moore R. B.* The photoassimilation of organic compounds by autotrophic bluegreen algae. — *J. Gen. Microbiol.*, 1967, **49**, p. 351—370.

78. Hoare D. S., Moore R. B. Photoassimilation of organic compounds by autotrophic blue-green algae. — *Biochim. and Biophys. acta*, 1965, **109**, p. 622—625.
79. Hollibaugh J. T. The biological degradation of arginine and glutamic acid in seawater in relation to growth of phytoplankton. — *Mar. Biol.*, 1976, **36**, p. 303—312.
80. Hollibaugh J. T. Nitrogen regeneration during the degradation of several amino acids by plankton communities collected near Halifax, Nova Scotia. — *Mar. Biol.*, 1978, **45**, p. 191—201.
81. Honjo S. Sedimentation of materials in the Sargasso Sea at a 5357 m deep station. — *J. Mar. Res.*, 1978, **36**, p. 469—492.
82. Honjo S., Roman M. R. Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. — *J. Mar. Res.*, 1978, **36**, p. 45—57.
83. Hoppe H.-G. Microbial activity measurements by means of tritium-labelled substrates. — LAEA-SM-232/5, Behaviour of Tritium in the Environment, 1979, p. 205—218.
84. Horrigan S. G., McCarthy J. J. Urea uptake by phytoplankton at various stages of nutrient depletion. — *J. Plankt. Res.*, 1981, **3**, p. 403—414.
85. Iseki K. Particulate organic matter transport to the deep sea by salp fecal pellets. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1981, **5**, p. 55—60.
86. Inturriaga R., Hoppe H.-G. Observations of heterotrophic activity on photoassimilated organic matter. — *Mar. Biol.*, 1977, **40**, p. 101—108.
87. Jannasch H. W., Eimhjellen K., Wieser C. O., Farman Jarmaian A. Microbial degradation of organic matter in the deep sea. — *Sci.*, 1971, **171**, p. 672—675.
88. Jannasch H. W., Jones G. E. Bacterial populations in seawater as determined by different methods of enumeration. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1959, **4**, p. 128—139.
89. Jannasch H. W., Pritchard P. H. The role of inert particulate matter in the activity of aquatic macroorganisms. — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 1972, **24** (Suppl), p. 289—306.
90. Jannasch H. W., Wirsen C. O. Deep-sea microorganisms: in situ response to nutrient enrichment. — *Sci.*, 1973, **180**, p. 641—643.
91. Jannasch H. W., Wirsen C. O., Taylor C. D. Deep-sea bacteria: Isolation in the absence of decompression. — *Sci.*, 1982, **216**, p. 1315—1317.
92. Johnson K. M., Burney C. M., Sieburth J. McN. Enigmatic marine ecosystem metabolism measured by direct diel CO₂ and O₂ flux in conjunction with DOC release and uptake. — *Mar. Biol.*, 1981, **65**, p. 49—60.
93. Jøris C. On the role of heterotrophic bacteria in marine ecosystems: some problems. — *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.*, 1977, **30**, p. 611—621.
94. Karl D. M. Measurement of microbial activity and growth in the ocean by rates of stable ribonucleic acid synthesis. — *Appl. Environ. Microbiol.*, 1979, **38**, p. 850—860.
95. Khailov K. M., Erokhin V. E. On the utilization of dissolved organic matter by *Tigropius brevicornis* and *Calanus finmarchicus*. — *Okeanologia*, 1971, **11**, p. 117—126.
96. Kholdebarin B., Oertli J. J. Effect of suspended particles and their sizes on the nitrification in surface water. — *J. Water Pollut. Contr. Fed.*, 1977, **49**, p. 1693—1697.
97. Kirchman D., Ducklow H., Mitchell R. Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass. — *Appl. Environ. Microbiol.*, 1982, **44**, p. 1296—1307.
98. Kramer C. J. M. Degradation by sunlight of dissolved fluorescing substances in the upper layers of the eastern Atlantic Ocean. — *Neth. J. Sea Res.*, 1979, **13**, p. 325—329.
99. Kryuchkova N. M., Rybak V. Kh. Growth of *Daphnia magna* Straus in a medium enriched with dissolved organic matter. — *Hydrobiol. J.*, 1976, **12**, p. 48—52.
100. Lampert W. Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1978, **23**, p. 831—834.
101. Larson R. A., Hunt L. L., Blankenship D. W. Formation of toxic products from a Z2 fuel oil by photooxidation. — *Environ. Sci. and Technol.*, 1977, **11**, p. 492—496.
102. Lewin J., Hellebust J. A. Heterotrophic nutrition of the marine pennate diatom, *Cylindrotheca fusiformis*. — *Can. J. Microbiol.*, 1970, **16**, p. 1123—1129.
103. Liu M. S., Hellebust J. A. Uptake of amino acids by the marine centric diatom *Cyclotella cryptica*. — *Can. J. Microbiol.*, 1974, **20**, p. 1109—1118.
104. Lylis J. C., Trainor F. R. The heterotrophic capabilities of *Cyclotella meneghiniana*. — *J. Phycol.*, 1973, **9**, p. 365—369.
105. Mackinnon M. D. A dry oxidation method for the analysis of the TOC in seawater. — *Mar. Chem.*, 1978, **7**, p. 17—37.
106. Madin L. P. Production, composition and sedimentation of salp fecal pellets in oceanic waters. — *Mar. Biol.*, 1982, **67**, p. 39—45.
107. Manahan D. T., Wright S. H., Stephens G. C., Rice M. A. Transport of dissolved amino acids by the mussel, *Mytilus edulis*: Demonstration of net uptake from natural seawater. — *Sci.*, 1982, **215**, p. 1253—1255.
108. McCarthy J. J. The uptake of urea by natural populations of marine phytoplankton. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1972, **17**, p. 738—748.
109. Melnikov I. A. Comparison of microplankton biomass values determined by the ATP method and microscopy. — *Okeanologia*, 1976, **16**, p. 234—328.

110. *Meybeck M.* River transport of organic carbon to the ocean. — In: Flux of Organic Carbon by Rivers to the Oceans. G. E. Likens, ed., U. S. Dept. of Energy Rept. CONF-8009140, 1981, p. 219—269.
111. *Meyer-Reil L.* Autoradiography and epifluorescence microscopy combined for the determination of number and spectrum of actively metabolizing bacteria in natural waters. — Appl. Environ. Microbiol., 1978, **36**, p. 506—512.
112. *Miller G. C., Zepp R. G.* Photoreactivity of aquatic pollutants sorbed on suspended sediments. — Environ. Sci. and Technol., 1979, **13**, p. 860—863.
113. *Miller J. S., Allen M. M.* Carbon utilization patterns in the heterotrophic blue-green alga *Chlorogloea fritschii*. — Arch. Mikrobiol., 1972, **86**, p. 1—12.
114. *Morel F. M. M., Rauter J. G., Anderson D. M., Guillard R. R. L.* Aquil: A chemically defined phytoplankton culture medium for trace metal studies. — J. Phycol., 1979, **15**, p. 135—141.
115. *Munro A. L. S., Brock T. D.* Distinction between bacterial and algal utilization of soluble substances in the sea. — J. Gen. Microbiol., 1968, **51**, p. 35—42.
116. *Nissenbaum A.* Deuterium content of humic acids from marine and non-marine environments. — Mar. Chem., 1974, **2**, p. 59—63.
117. *Nissenbaum A., Kaplan I. R.* Chemical and isotopic evidence for the in situ origin of marine humic substances. — Limnol. and Oceanogr., 1972, **17**, p. 570—582.
118. *North B. B., Stephens G. C.* Uptake and assimilation of amino acids by *Platymonas*. II. Increased uptake in nitrogen-deficient cells. — Biol. Bull., 1971, **140**, p. 242—254.
119. *North B. B., Stephens G. C.* Amino acid transport in *Nitzschia ovalis* Arnott. — J. Phycol., 1972, **8**, p. 64—68.
120. *Parker B. C.* Facultative heterotrophy in some chlorococcacean algae. — Sci., 1961, **133**, p. 761—763.
121. *Peake E., Baker B. L., Hodgson G. W.* Hydrogeochemistry of the surface waters of the Mackenzie River drainage basin, Canada. — II. The contribution of amino acids, hydrocarbons and chlorins to the Beaufort Sea by the Mackenzie River system. — Geochim. et cosmochim. acta, 1972, **36**, p. 867—883.
122. *Péquignat E.* Some new data on skin-digestion and absorption in urchins and sea stars (*Asterias* and *Henricia*). — Mar. Biol., 1972, **12**, p. 28—41.
123. *Péquignat E.* A kinetic and autoradiographic study of the direct assimilation of amino acids and glucose by organs of the mussel *Mytilus edulis*. — Mar. Biol., 1973, **19**, p. 227—244.
124. *Peroni C., Lavarello O.* Microbial activities as a function of water depth in the Ligurian Sea: an autoradiographic study. — Mar. Biol., 1975, **30**, p. 37—50.
125. *Peterson B. J.* Aquatic primary productivity and the ^{14}C - CO_2 method: a history of the productivity problem. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1980, **11**, p. 359—385.
126. *Peterson B. J., Howarth R. W., Lipschultz P., Ashendorf D.* Salt marsh detritus: an alternative interpretation of stable carbon isotope ratios and the fate of *Spartina alterniflora*. — Oikos, 1980, **34**, p. 173—177.
127. *Pintner I. J., Provasoli L.* Heterotrophy in subdued light of 3 *Chrysochromulina* species. — Bull. Misaki Mar. Biol. Inst., Kyoto Univ., 1968, **12**, p. 25—31.
128. *Putter A.* Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. — Jena: Fisher, 1909.
129. *Ragan M. A., Jensen A.* Quantitative studies on brown algal phenols. II. Seasonal variation in polyphenol content of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. and *Fucus vesiculosus* (L.). — J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1978, **34**, p. 245—258.
130. *Ragan M. A., Jensen A.* Quantitative studies on brown algal phenols. III. Light-mediated exudation of polyphenols from *Ascophyllum nodosum nodosum* (L.) Le Jol. — J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1979, **36**, p. 91—101.
131. *Rahat M., Jahn T. L.* Growth of *Rhymnesium parvum* in the dark; note on ichthyotoxin formation. — J. Protozool., 1965, **12**, p. 246—250.
132. *Reid R. D. B., Bernard F. R.* Gutless bivalves. — Sci., 1980, **208**, p. 609—610.
133. *Reish D. J., Stephens G. C.* Uptake of organic material by aquatic invertebrates. V. The influence of age on the uptake of glycine- C^{14} by the polychaete *Neanthes arenaceodentata*. — Mar. Biol., 1969, **3**, p. 352—355.
134. *Remsen C. C., Carpenter E. J., Schroeder B. W.* Competition for urea among estuarine microorganisms. — Ecology, 1972, **53**, p. 921—926.
135. *Riley G. A.* Particulate organic matter in sea water. — Adv. Mar. Biol., 1970, **8**, p. 1—118.
136. *Robison B. H., Bailey T. G.* Sinking rates and dissolution of midwater fish fecal matter. — Mar. Biol., 1981, **65**, p. 135—142.
137. *Salomons W., Mook W. G.* Field observations of the isotopic composition of particulate organic carbon in the southern North Sea and adjacent estuaries. — Mar. Geol., 1981, **41**, p. 11—20.
138. *Salonen K., Holopainen A.-L.* A comparison of methods for the estimation of phytoplankton primary production. — Int. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1979, **64**, p. 147—155.
139. *Schlichter D.* On the ability of *Anemonia sulcata sulcata* (Coelenterata: Anthozoa) to absorb charged and neutral amino acids simultaneously. — Mar. Biol., 1978, **45**, p. 97—104.
140. *Schrader H.-J.* Fecal pellets: role in sedimentation of pelagic diatoms. — Sci., 1971, **174**, p. 55—57.

141. *Schwinghamer P., Tan F., Gordon D. C.* Stable carbon isotope studies on the Pecks Cove mudflat ecosystem in the Cumberland Basin, Bay of Fundy. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1983, **40** (Suppl. 1), p. 262—272.
142. *Sepers A. B. J.* The utilization of dissolved organic compounds in aquatic environments. — *Hydrobiologia*, 1977, **52**, p. 39—54.
143. *Sepers A. B. J., Cahet G., Goossens H.* Comparison between the carbon-14 and oxygen consumption methods for the determination of heterotrophic bacterial populations. — *Mar. Biol.*, 1982, **66**, p. 237—242.
144. *Siebers D.* Transintegumentary uptake of dissolved amino acids in the sea star *Asterias rubens*. A reassessment of its nutritional role with special reference to the significance of heterotrophic bacteria. — *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1979, **1**, p. 169—177.
145. *Sieburth J. Mc.N.* Studies on algal substances in the sea. III. The production of extracellular organic matter by littoral marine algae. — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1969, **3**, p. 290—309.
146. *Sieburth J. Mc.N., Jencen A.* Studies on algal substances in the sea. I. Gelbstoff (humic material) in terrestrial and marine waters. — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1969, **2**, p. 174—189.
147. *Sieburth J. Mc.N., Jensen A.* Studies on algal substances in the sea. II. The formation of gelbstoff (humic material) by exudates of Phaeophyta. — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1969, **3**, p. 275—289.
148. *Skipnes O., Eide I., Jensen A.* Cage culture turbidostat: a device for rapid determination of algal growth rate. — *Appl. Environ. Microbiol.*, 1980, **40**, p. 318—325.
149. *Skoglund L., Jensen A.* Studies on N-limited growth of diatoms in dialysis culture. — *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1976, **21**, p. 169—178.
150. *Small L. F., Fowler S. W., Unlu M. Y.* Sinking rates of natural copepod fecal pellets. — *Mar. Biol.*, 1979, **51**, p. 233—241.
151. *Sorokin Y. I.* Determination of activity of heterotrophic microflora in the ocean using carbon-14 containing organic matter. — *Mikrobiologija*, 1970 **39**, p. 133—138.
152. *Southward A. J., Southward E. C.* Observations on the role of dissolved organic compounds in the nutrition of benthic invertebrates: Experiments on three species of Pogonophora. — *Sarsia*, 1970, **45**, p. 69—96.
153. *Southward A. J., Southward E. C.* Observations on the role of dissolved organic compounds in the nutrition of benthic invertebrates. III. Uptake in relation to organic content of the habitat. — *Sarsia*, 1972, **50**, p. 29—46.
154. *Southward A. J., Southward E. C.* Dissolved organic matter and nutrition of the Pogonophora: a reassessment based on recent studies of their morphology and biology. — *Kiel. Meeresforsch.*, 1981, **5**, p. 445—453.
155. *Southward A. J., Southward E. C., Dando P. R. et al.* Bacterial symbionts and low $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in tissues of Pogonophora indicate unusual nutrition and metabolism. — *Nature*, 1981, **293**, p. 616—620.
156. *Stanley P. M., Stanley J. T.* Acetate uptake by aquatic bacterial communities measured by autoradiography and filterable radioactivity. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1977, **22**, p. 26—37.
157. *Staresinic N., Brockel K., Smodlaka N., Clifford C. H.* A comparison of moored and free-drifting sediment traps of two different designs. — *J. Mar. Res.*, 1982, **40**, p. 273—292.
158. *Staresinic N., Rowe G. T., Shaughnessey D., Williams A. J.* Measurement of the vertical flux of particulate organic matter with a free-drifting sediment trap. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1978, **23**, p. 559—563.
159. *Stephens G. C.* Uptake of glucose from solution by the solitary coral, *Fungia*. — *Sci.*, 1960, **131**, p. 15—32.
160. *Stephens G. C.* Uptake of organic materials by aquatic invertebrates. I. Uptake of glucose by the solitary coral, *Fungia scutaria*. — *Biol.*, 1962, **123**, p. 648—659.
161. *Stewart M. G.* Absorption of dissolved organic nutrients by marine invertebrates. — *Oceanogr. Mar. Biol. a. Rev.*, 1979, **17**, p. 163—192.
162. *Stockton W. L., DeLaca T. E.* Food falls in the deep sea: occurrence, quality and significance. — *Deep. sea Res.*, 1982, **29**, p. 157—169.
163. *Stuermer D. H., Peters K. E., Kaplan I. R.* Source indicators of humic substances and proto-kerogen. Stable isotope ratios, elemental compositions and electron spin resonance spectra. — *Geochim. et cosmochim. acta*, 1978, **42**, p. 989—997.
164. *Taguchi S.* Seasonal study of fecal pellets and discarded houses of Appendicularia in a subtropical inlet, Kaneohe Bay, Hawaii. — *Estuar. coast. Shelf Sci.*, 1982, **14**, p. 545—555.
165. *Thunell R. C., Honjo S.* Planktonic foraminiferal flux to the deep ocean: sediment trap results from the tropical Atlantic and the central Pacific. — *Mar. Geol.*, 1981, **40**, p. 237—253.
166. *Urrère M. A., Knauer G. A.* Zooplankton fecal pellet fluxes and vertical transport organic material in the pelagic environment. — *J. Plankt. Res.*, 1981, **3**, p. 369—387.
167. *Van Es F. B., Meyer-Reil L.-A.* Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. — *Adv. Microb. Ecol.*, 1982, **6**, p. 111—170.
168. *Wangersky P. J.* The organic chemistry of sea water. — *Amer. Sci.*, 1965, **53**, p. 358—374.
169. *Wangersky P. J.* The cycle of organic carbon in sea water. — *Chimia*, 1972, **26**, p. 559—564.

170. Wangersky P. J. Particulate organic carbon in the Atlantic and Pacific oceans. — *Deep Sea Res.*, 1976, 23, p. 457—465.
171. Wangersky P. J. Production of dissolved organic matter. — *Mar. Ecol.*, 1978, 4, p. 115—220.
172. Wangersky P. J., Wangersky C. P. The manna effect: A model of phytoplankton patchiness in a regenerative system. — *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1980, 65, p. 681—690.
173. Wangersky P. J., Wangersky C. P. The manna effect: The structure of benthic populations. — *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1981, 66, p. 777—786.
174. Wangersky P. J., Wangersky C. P. The manna effect: Paradox of the plankton. — *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1983 (in press).
175. Wheeler J. Some effects of solar levels of ultraviolet radiation on lipids in artificial sea water. — *J. Geophys. Res.*, 1972, 77, p. 5302—5306.
176. Wiede P. H., Boyd S. H., Winget C. Particulate matter sinking to the deep-sea floor at 2,000 m in the Tongue of the Ocean, Bahamas — with a description of a new sedimentation trap. — *J. Mar. Res.*, 1976, 34, p. 341—354.
177. Wiede W. J., Pomeroy L. M. Microorganisms and their association with aggregates and detritus in the sea: microscopic study. — *Mem. Ist. ital. idrobiol.*, 1972, 29 (Suppl.), p. 325—352.
178. Williams P. J. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of population and relationship between respiration and incorporation of growth substrates. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1970, 50, p. 859—870.
179. Williams P. M. Organic and inorganic constituents of the Amazon River. — *Nature*, 1968, 208, p. 937—938.
180. Wilson D. F., Swinnerton J. W., Lamontagne R. A. Production of carbon monoxide and gaseous hydrocarbons in seawater: relation to dissolved organic carbon. — *Sci.*, 1970, 168, p. 1577—1579.
181. Wincen C. O., Jannasch H. W. Activity of marine psychrophilic bacteria at elevated hydrostatic pressures and low temperatures. — *Mar. Biol.*, 1975, 31, p. 201—208.
182. Wirsén C. O., Jannasch H. W. Decomposition of solid organic materials in the deep sea. — *Environ. Sci. and Technol.*, 1976, 10, p. 880—886.
183. Wright R. T., Hobbie J. E. The uptake of organic solutes in lake water. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1965, 10, p. 22—28.
184. Wright R. T., Hobbie J. E. Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. — *Ecology*, 1966, 47, p. 447—464.
185. Yamasaki H., Kuwata K., Miyamoto H. Effects of ambient temperature on aspects of airborne polycyclic aromatic hydrocarbons. — *Environ. Sci. and Technol.*, 1982, 16, p. 189—194.
186. Yonge C. M. The absorption of glucose by *Ostrea edulis*. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1928, 15, p. 643—653.
187. Zepp R. G., Baughman G. L., Schlotzhauer P. F. Comparison of photochemical behavior of various humic substances in water. I. Sunlight induced reactions of aquatic pollutants photosensitized by humic substances. — *Chemosphere*, 1981, 10, p. 109—117.
188. Zepp R. G., Wolfe N. L., Gordon J. A., Baughman G. L. Dynamics of 2,4-D esters in surface waters. Hydrolysis, photolysis and vaporization. — *Environ. Sci. and Technol.*, 1975, 9, p. 1144—1150.
189. Zika R. G. An investigation in marine photochemistry. — Unpubl. Ph. D. thesis. Dalhousie Univ., 1977. — 346 p.

Отделение океанографии
Дальхосского университета,
Галифакс, Канада

Получено 07.01.85

P. J. VANGERSKI

ORGANIC CARBON CYCLE IN OCEANS

Summary

The present-day oceanographic literature (mainly English-language) devoted to different aspects of carbon exchange in the marine environment is reviewed. Main sources and flows (the use and burial sites) of different organic carbon forms — mineral, organic, living, dead — as well as main changes in conceptual picture of the carbon exchange in marine environment are considered. An increasing scientific significance is emphasized for the data on rates of different processes, especially of primary production, regeneration, sedimentation of suspensions, bacterial processes.