

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



24
—
1986

КОНЦЕПТУАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ МОДЕЛИ МОРСКОГО БИОЦЕНОЗА И ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ В НЕМ

Морская экология — быстро развивающаяся область знания. В начале XX в. ее динамизм определялся преимущественно внутридисциплинарными задачами и мотивами развития. Основные «внутренние» явления в биоценозе — обмен веществ и трансформация энергии. Поэтому трофодинамика в водной экологии заняла столь важное место. Со временем, особенно во второй половине нашего века, к внутренним добавились и становятся основными мотивы и стимулы развития, исходящие из социально-экономической сферы [11, 29]. Антропогенное воздействие на био- и гидросферу проявляется прежде всего в интенсификации потоков химических элементов и веществ. Природа внутренних и внешних явлений такова, что биогеохимический и эколого-биохимический анализы жизни водных экосистем, населяющих их организмов и популяций, становятся все актуальнее. В той мере, в какой речь идет о получении чистой продукции водных биоценозов, анализ притока в систему и распределения веществ важнее, чем анализ притока и распределения энергии [7].

Главная особенность обмена веществ в натуральной биосфере — его цикличность, многократно повторяющееся движение химических элементов по бесчисленным кольцевым потокам, проходящим через разные биологические и небиологические блоки (фонды). Коэффициент замкнутости потока углерода биосферы, относенный ко времени ее существования, 99,999% [9]. Расчеты рециклинга углерода Мирового океана [8] показывают, что в области ложа замкнутость цикла составляет 99,89%, а у океанических окраин 99,27%. Коэффициенты замкнутости отдельных экосистем по химическим элементам, естественно, ниже этих величин и обычно находятся в пределах 0,5—0,8 [19]. Тем не менее они в 2—3 раза выше аналогичных коэффициентов, рассчитанных для потоков энергии. Последние иногда снижаются до нуля [19].

Для построения структурно-функциональных схем водных биоценозов могут использоваться данные о потоках и фондах энергии (такие описания стали популярны в экологии [26]) и о потоках и фондах химических элементов [8, 10, 15, 27, 29], что отвечает более поздним тенденциям и потребностям, связанным с антропогенными процессами. Публикуемая в настоящем сборнике статья П. Дж. Вангерски [4] отражает второй из названных подходов.

П. Дж. Вангерски дает общий очерк развития модели углеродного цикла в океане. Он заканчивает тем, что в прошлом успех биоокеанографа во многом складывался из успеха химической и физической океанографии, в будущем, как он полагает, всем нам придется стать также практическикими микробиологами. Эти слова сжато передают его мысль о начавшемся сдвиге интересов морской экологии и экологической биохимии в сторону микробной части ценоза. Разделяя эту мысль, я продолжу ее в своей статье, но поставлю вопрос в более биоэкологической плоскости: как, почему и в каком общем направлении изменяется вся концепция водного биоценоза? Раньше я уже касался этой темы [2]. Позже она интересно и подробно рассматривалась в работах Дж. Сибурса [23—25]. Моя точка зрения на структуру и функционирование морской экосистемы, в которой биоценозом осуществляется обмен веществ, не во всем совпадает с точкой зрения П. Дж. Вангерски. Однако только сопоставление разных представлений приближает к более объемному видению объекта.

В качестве отправной точки возьмем восходящее к Линдеману представление о четком монотрофическом делении групп организмов,

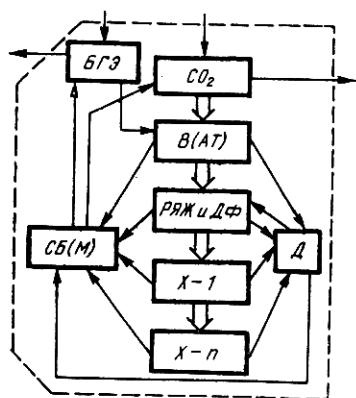


Рис. 1. Первоначальная схема биоценоза:

БГЭ — биогенные элементы; В (АТ) — водоросли автотрофные; РЯЖ и ДФ — растительноядные животные и детритофаги; $X-1$ — хищники первого порядка; $X-n$ — хищники n -го порядка; СВ(М) — сапрофитные бактерии; Д — детрит.

образующих «цепь» из однозначно связанных блоков: первичных продуцентов, растительноядных животных, хищников разных порядков и заключающих трофическую цепь редуцентов, в качестве которых выступали сапрофитные бактерии (рис. 1). Первоначально-продукционное звено было представлено в схеме только водорослями, так как полагали, что уже известный в начале века хемосинтез не играет в море существенной роли.

Появление и долгая популярность этой схемы в водной экологии во многом объясняется тем, что первыми стали изучаться преимущественно олиго- и мезотрофные объекты. Морские и океанические сообщества, изучавшиеся в 50—60-е годы, имели хорошо выраженные пастбищные цепи, ведущие через зоопланктон к крупным пелагическим рыбам и морским млекопитающим, на которые были направлены промысловые интересы. Сложившийся так выбор

объектов привел к преувеличенному представлению об уникальности пастбищной цепи, которая в высокотрофных экосистемах далеко не столько выражена, как в олиготрофных, и далеко не столь важна.

Изменения и дополнения к первоначальной схеме относятся и к структуре, и к функции биотического сообщества. Что касается структурных элементов биоценоза, то доминирующей тенденцией можно считать постепенное перемещение интересов от крупных форм, занимающих место в конце или середине трофической цепи или сети, к средним, мелким и, наконец, к мельчайшим формам, лежащим в их основании. Это определенно прослеживается в истории и бентосных, и планктонных исследований. Среди планктонных исследований особенно выделяются работы последнего десятилетия, касающиеся фемто-, пико- и нанопланктона. Применение новых химических фиксаторов и расширение возможностей микроскопии, особенно применение сканирующей и электронной техники, позволило начать успешное изучение многих хемотрофных, фотоавтотрофных, фотоорганоотрофных и гетеротрофных форм бактерий и одноклеточных водорослей [24, 25], а также обширной группы простейших с их биотрофическими * [28] и внешнеметаболическими связями. Крупнотелые, длинноциклические эволюционно-продвинутые виды имеют полостное пищеварение и относительно невысокую интенсивность метаболизма. Чем меньше размер тела и ниже эволюционный уровень вида, тем метаболизм интенсивнее и более открыт во внешнюю среду. Это объясняет, почему перенос интереса к мелким и мельчайшим формам планктона сопровождался значительно большим вниманием к обмену этих организмов со средой и к обмену метаболитами между популяциями разных видов. Работы с пико- и нанопланктоном показали преобладающий вклад этих групп в метаболизм планктонного сообщества [25], что особенно привлекает к ним внимание исследователей.

Опуская другие, хотя и весьма важные аспекты новых структурных представлений [22], обратимся к развитию модели функциональной, поточно-трофической организации морских биоценозов. Первым существенным шагом в ее развитии стало расширение сведений о детритной части пищевой сети. Первостепенная важность детритных потоков стала выявляться по мере изучения наиболее продуктивных неритических

* Термин *биотрофические* отношения, использованный Р. Вейгертом и Д. Оуэном [28], соответствует отношениям типа хищник—жертва.

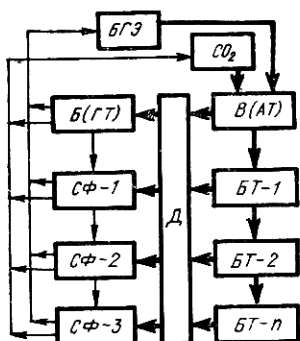


Рис. 2. Схема биоценоза с детритной пищевой сетью: Б(ГТ) — бактерии гетеротрофные; В(АТ) — водоросли автотрофные 5 СФ-1 — сапрофиты первого порядка; СФ-2 и СФ-3 — сапрофиты второго и третьего порядков; БТ-2 — биотрофы первого порядка; БТ-п — биотрофы п-го порядка.

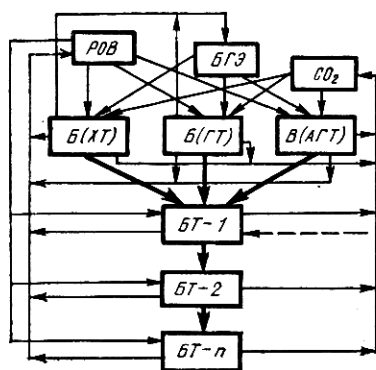


Рис. 3. Схема биоценоза, сокращенно отражающая обмен веществ между блоками микробной части пищевой сети:

РОВ — растворенное органическое вещество; БГЗ — биогенные элементы; Б(ХТ) — бактерии хемотротрофы; Б(ГТ) — бактерии гетеротрофы; В(АГТ) — водоросли автотетротрофы; БТ-1, БТ-2, БТ-п — биотрофы первого, второго и п-го порядков.

и эстуарных экосистем и соленых маршей, где неожиданно высокими оказались величины прижизненного опада и общей продукции многоклеточных водорослей и высших водных растений, доминирующих в таких экосистемах [29]. Детритная пищевая сеть увеличивается, становясь иногда основной, в эвтрофируемых водоемах типа Азовского моря [1], в морских прибрежных экосистемах, обогащаемых сточными водами, в эвтрофируемых озерах. Одновременно выяснилось, что детритный поток разветвляется по многочисленным каналам, имеет вид сложной многовариантной сети. Соответственно более полным представлениям о детритообразовании расширилась схема включения детрита в рациональные организмов-сапрофагов [28]. В структуре биоценоза появилась боковая — через детрит — разветвка главной трофической цепи (рис. 2), усложнившая общую схему биотического сообщества.

Второй важной составляющей в развитии первоначальной схемы водного, особенно морского, биоценоза стали работы по разложению органических остатков и регенерации биогенных элементов, исследование циклов их небактериальной регенерации и затем ранжирование целых экосистем и стадий их развития по соотношению биосинтеза и суммарной деструкции органического вещества [4, 6, 12]. Согласно первоначальной схеме (рис. 1), регенерация сосредоточивается в звене бактерий-сапрофитов. В действительности биосинтетическая функция бактерий оказалась не менее, а в некоторых ситуациях более важной, чем минерализующая. С другой стороны, оказалось, что в минерализации органических веществ принимают существенное участие практически все группы организмов, что отражается и на схемах потоков углерода (рис. 3, 4) [26, 29]. Теперь бактерии-сапрофиты, как и другие группы бактерий, оказались в самом начале трофической сети (рис. 3), в древнейшей ее части. Возник важный, но не простой вопрос о том, каково соотношение первичной и бактериальной продукции в океане. В других участках трофической сети имелись свои циклы минерализации. В олиготрофных водах это цикл пищевого взаимобеспечения фито- и зоопланктона, в эвтрофных водах — аналогичный цикл фитопланктона с простейшими [24, 25]. Подобные циклы минерализации органического вещества и быстрой утилизации биогенных элементов описаны в системе фитопланктон — морские птицы. Даже в экосистемах апвеллингов рециклинг азота составляет существенную часть продукционного механизма, причем в разных ситуациях регенерация аммония,

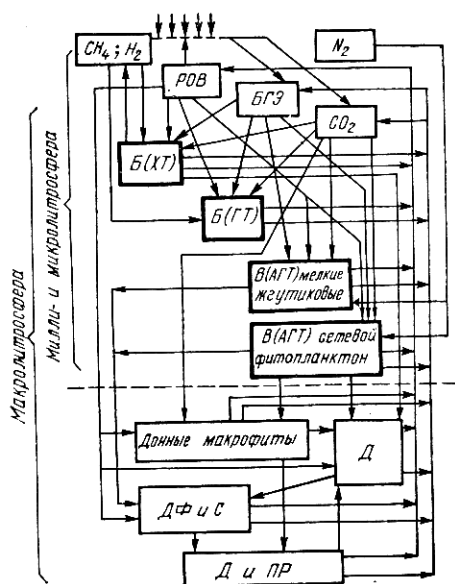


Рис. 4. Схема биоценоза и обмена веществ, характерная для эвтрофных вод прибрежных районов океана:

Д — детрит; ДФ и С — дитритофаги и сестонофаги; Д и ПР — донные и планктонные рыбы; остальные условные обозначения см. на рис. 3.

90% усвоенного ими карбонатного углерода.

Регенерация углерода и других биогенных элементов оказалась столь распространенным и важным явлением, что целые экосистемы стали рассматриваться на предмет соотношения биосинтеза и минерализации органического вещества [12]. Морские экосистемы были классифицированы на регенеративные и приточные [4], причем только приточные способны давать «новую» продукцию — основная причина, по которой прибрежные, особенно эстуарные, системы обладают наибольшим полезным биопродукционным потенциалом [7].

Классическая цепная схема водного биоценоза имеет в своей основе два принципиально важных предположения. Только при их соблюдении большая часть вещества и энергии может следовать по однонаправленной пищевой цепи типа хищник — жертва. Первое предположение состоит в том, что каждому трофическому уровню свойствен преимущественно один тип пищевого входа: водорослям — автотрофное, сапрофитным бактериям — гетеротрофное питание, животным — растительность или плотоядность (рис. 1). Второе предположение состоит в том, что подавляющая часть усвоенных какой-либо группой веществ и связанной энергии включается, за вычетом дыхания, в биомассу и далее либо выделяется на следующих трофических уровнях, либо попадает в детритное звено. Оба эти предположения в общем виде не подтвердились. Оказалось, что большинство групп организмов имеет множество пищевых входов и метаболических выходов. Важный этап в развитии концептуальной схемы морского биоценоза заключался в выявлении многочисленных утечек углерода в форме растворенного органического вещества (РОВ). Это явление совершенно аналогично утечкам карбонатного углерода. В современной литературе оно получило название «растворенной продукции» [18, 20]. Однако в 30—60-е годы, когда физиология экскреции у морских организмов была почти не изучена, многим исследователям прижизненное выделение РОВ водорослями казалось противоестественным, и поэтому невероятным. Случай, когда такие выделения регистрировались, чаще всего объявлялись экспериментальными артефактами.

направляемого в звено фитопланктона, осуществляется разными группами планктонных и нектонных организмов.

Наряду с этим стали известны также «авторегенерационные» явления, в частности выделение неожиданно большой части карбонатного углерода сразу же после его фотосинтетической ассимиляции растениями. Например, в эстуарных экосистемах фитопланктон выделяет так много карбонатного углерода, в основном на свету, что входной и выходной потоки образуют на основе фитопланктона собственный «авто» цикл, в котором происходит мощное возвращение карбонатного углерода [18]. Аналогичный авторегенеративный цикл с почти полным усвоением выделенной клетками углекислоты наблюдался в культуре меченой радиоуглеродом дуналиеллы в условиях темноты. Тонкорассеченные структуры морских макрофитов также обладают способностью быстро выделять до

Дискуссия о выделении и утилизации РОВ морскими организмами велась еще в 30-е годы А. Пюттером и А. Крогом и склонилась к точке зрения А. Крога. Однако в 50—60-е годы проблема возникла вновь [10, 11]. В порядке ее решения в 70-е годы было получено много новых данных об органической экскреции у морского и пресноводного фитопланктона, морских макрофитов, морских животных [4]. Прижизненное выделение органических метаболитов, вопреки сомнениям, оказалось бесспорным фактом, но его оценки имеют очень широкие пределы. По одним данным, морской фитопланктон выделяет всего несколько процентов синтезированного органического вещества [21], по другим — от 4 до 66% [14] и даже до 80% [17, 18]. По одним оценкам, морские макрофиты выделяют до 30—40% синтезированного ими органического вещества, по другим — всего 1—2%. Самый неудовлетворительный путь состоит в усреднении всего диапазона значений экскреции из автотрофного звена к 30% и к рекомендации «универсальной поправки» на выделение РОВ (1,43) [3].

Введение постоянной «поправки» означает отказ от поисков регуляторов внеклеточной экскреции. Очевидно, необходимо их исследование. Недавно выяснилась одна из важных, быть может, основная причина столь широкого диапазона экскреции РОВ у водорослей — обратная пропорциональность между частью РОВ, выделяемой морским фитопланктоном, и трофностью вод (в широком диапазоне концентрации минерального азота в воде выделение изменяется от 10 до 80% по отношению к фотосинтезу) [18]. Некоторые авторы описали зависимость прижизненной экскреции РОВ у макрофитов от интенсивности потенциального фотосинтеза, присущего разным морфологическим структурам, от интенсивности видимого фотосинтеза, от химического состава среды. Выделение РОВ одноклеточными водорослями связано также с актом клеточного деления, со старением и лизисом клеток. Последнее касается и многоклеточных водорослей. В целом места утечек РОВ в водную среду распределены по всей пищевой сети, что отражено в большинстве современных структурно-функциональных схем морских и пресноводных сообществ (рис. 4) [10, 18, 29].

Следующий шаг в эволюции структурно-функциональной схемы водного биоценоза логически продолжает предыдущий: если во многих местах пищевой сети в воду в молекулярной форме прижизненно и посмертно выделяются различные органические соединения, то какова их дальнейшая судьба? Хорошо известно, что концентрация РОВ в морских и пресных водах в течение исторического времени поддерживается практически на постоянных (хотя и разных в различных водоемах) уровнях. Это свидетельствует о том, что выделенные РОВ, как и неорганические метаболиты, с той или иной, но обычно небольшой задержкой включаются в трофическую сеть. О быстром включении РОВ в метаболизм говорят довольно многочисленные оценки времени биологического оборота разных компонентов РОВ.

Для уточнения структурно-функциональной схемы обмена веществ в биоценозе и в водоеме важно знать, включается ли РОВ в метаболизм в каком-либо одном звене трофической сети или во многих ее звеньях. Согласно классической схеме, основным местом включения и быстрой минерализации РОВ является звено сапрофитных бактерий (рис. 1). Предполагалось, что другие группы организмов существенно-го участия в этом не принимают. Однако работы двух последних десятилетий показали, что РОВ включается в метаболизм и рост практически всех групп водных организмов. Особенно это относится к наиболее древней части трофической сети — гетеро-, хемо- и фотоавтотрофным бактериям, мельчайшим формам одноклеточных водорослей, имеющих несколько разных типов питания [23—25], а также к группе простейших, хотя их основным типом питания является биотрофия. Вследствие этих и других связей образуется сложная метаболическая сеть, связывающая перечисленные группы организмов (рис. 4).

Кроме названных групп, РОВ включается в метаболизм крупных форм фитопланктона, особенно донных и прикрепленных к макрофитам одноклеточных водорослей [2]. В качестве дополнительного источника питания, который может иметь значение при недостатке света, РОВ используется морскими макрофитами [2] и водными беспозвоночными разных систематических групп [13]. У эволюционно развитых организмов промежуточным звеном становятся симбиотические бактерии, обитающие либо в пищевом тракте, либо в поверхностных тканях. Данные последнего времени показывают, что усвоение РОВ погонофорами происходит именно при участии симбиотических бактерий. Возможно, симбиотический механизм характерен и для других групп водных животных. Однако достаточно многочисленны работы, показывающие непосредственное включение радиоактивных РОВ в поверхностные ткани животных без какого-либо участия бактерий [13]. Вероятно, в потреблении РОВ животными участвует несколько разных механизмов транспорта. К тому же надо отметить, что промежуточная роль бактерий аналогична такой же роли симбиотических водорослей в передаче карбонатного углерода зооксантеллам кораллов через органические метаболиты водорослей.

При исследовании метаболизма организмов безусловно важно, какая именно группа способна к тому или иному типу питания, но при исследовании метаболизма экосистем важно, направляется ли поток углерода или другого химического элемента к данному экологическому звену в трофической сети или нет, а механизм такой передачи (прямой или косвенный) имеет второстепенное значение. Необходимо, чтобы в схемах функционирования сообществ реальные потоки веществ были обозначены и сопровождалась количественными оценками. Именно это и делается в отношении РОВ многими авторами схем функционирования водных сообществ [10, 29] безотносительно к тому, включается оно в питание животных непосредственно или при дополнительном участии симбиотических бактерий.

Необходимо учесть, что структура трофической сети и соотношение в ней различных групп организмов существенно зависят от уровня трофности. В эвтрофных водах, в частности вблизи основных границ раздела фаз (вода — берег, вода — атмосфера), биомасса пико- и нанопланктонных форм в 3 и более раз превышает их количество в олиготрофных, удаленных от границ раздела вод [24, 25]. В этих случаях схема биоценоза приближается к показанной на рис. 4. В олиготрофных водах в целом преобладают более крупные организмы, а трофическая структура сообщества приближается к классической цепной схеме (рис. 5).

Перечисленные основные дополнения к классической модели морского биоценоза и трофических связей в ней принципиально изменили ее лицо. Структура биоценоза стала в общем случае не цепной, а сетевой. В наиболее древней и важной части сети, представленной бактериями, водорослями и простейшими, выявилась сложнейшая сеть метаболических связей, мало изучавшихся классической трофодинамикой. Для метаболических сетей характерны циклические потоки, т. е. многократное использование одних и тех же химических веществ, что практически не учитывается классической трофодинамикой, не отражено в методах определения продукции.

Концептуальная схема биоценоза дополнилась, особенно в последние годы, представлением о разномасштабности экологических явлений в морях и океанах. Крупномасштабные океанические циркуляции заключают в себе планктонные комплексы. Циркуляции меньшего масштаба (например, ринги) несут в себе ограниченные сообщества. Интенсивно изучаются также мезо- и мелкомасштабная дискретность — пятнистость в распределении организмов. П. Дж. Вангерски [4] обсуждает недавно обнаруженную дискретность метаболических событий во времени — чередование высоких и низких скоростей питания планктонных водорослей. В связи с функционированием водных сообществ

особенно интересен аспект пространственного членения пелагиали, который рассматривается в работах Дж. Сибурса [23—25]. Он обобщил сведения о питании хемо-, фото- и гетеротрофных бактерий, фототрофных и фотоорганотрофных водорослей, а также простейших. Соотнеся возрастающие по сложности трофические группировки этих организмов с объемами воды, которые для них характерны, он выделил экологические явления масштаба микролитро-, миллилитро- и метросферы. Схема населяющей их биоты показана на рис. 4. Для первой из них характерны наиболее мелкие и примитивные организмы, очень малое время событий и наиболее быстрая оборачиваемость минеральных и органических веществ между водой и организмами, т. е. многократное использование веществ в кольцевых потоках. Для биоты более крупных сфер (рис. 5) характерны увеличивающиеся по размерам организмы, более длинные трофические цепи и сети, значительно большее время событий, в том числе оборота веществ между водой и организмами. Вся шкала «объемных сфер» образует иерархию по типу включения, характерную для всех природных систем.

Очевидно, что пространственно-временная разномасштабность экологических явлений в море, разный состав биоты, разные механизмы и время обмена веществ в соответствующих биокомплексах — все это вместе взятое имеет прямое отношение к методам определения биологической продукции. Прежде всего возникает непростая проблема отбора проб адекватно экологическим явлениям в условных сферах или реальных пятнах, рингах и т. п. [4]. Проблема повторяется на уровне физиологических экспериментов: объем ячейки и продолжительность опыта в ней должны быть адекватны природному явлению. Априори можно сказать, что и то, и другое не может быть одинаковым при исследовании явлений разного пространственно-временного масштаба. В технике условиям подобия модели и оригинала уделяется огромное внимание. В водной экологии этот вопрос был поднят, по-видимому, лишь в последнее время. Между тем начиная с 50-х годов [5] и до настоящего времени [3] для определения первичной продукции планктонных водорослей рекомендуется объем склянок 60—160 мл, причем это обосновано только соображениями практического удобства [5], без какого-либо анализа подобия структуры и функции планктонного сообщества в природе и в склянке объемом 60—160 мл. Рекомендуемая [3, 5] продолжительность экспозиции для определения первичной продукции 12—24 ч. Она выбрана только в соответствии с суточным солнечным циклом, но никак не соотнесена со временем реального оборота веществ в природной экосистеме и в склянках. Это время отнюдь не совпадает с суточным солнечным циклом.

Разумные сомнения в адекватности условий в малых склянках и природной среде возникали еще в 50-е годы. «Подкупающе простая методика оказалась ошибочной уже в силу того, что в склянке за сутки могло наступить углекислородное или солевое голодание и задержка фотосинтеза от чрезмерного развития бактерий, а также от накопления продуктов распада в столь небольших объемах воды» (Ласточкин [5, с. 80]). Г. Г. Винберг возражал автору приведенных строк: «Это чисто априорное суждение... Практика применения метода склянок в самых различных условиях показывает, что не может быть и речи об «ошибочности» метода. Для сравнительных оценок метод дает исключительно показательные и ценные данные... Требование соответствия показателей метода склянок процессам, протекающим в свободной воде водое-

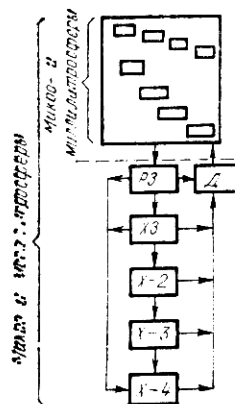


Рис. 5. Схема биоценоза и обмена веществ, характерная для олиготрофных вод открытого океана:

РЗ — растительно-животный зоопланктон; Д — детрит; ХЗ — хищный зоопланктон; Х-2, Х-3, Х-4 — хищники второго, третьего и четвертого порядков.

ма, не означает, что изменения содержания кислорода или другие показатели жизнедеятельности планктона в склянках должны идти строго параллельно с изменениями, которые наблюдаются в то же время в свободной воде» [5, с. 81].

Однако весь накопленный в настоящее время опыт свидетельствует о правильности приведенных сомнений, которых теперь значительно больше. Если процессы в экспериментальной ячейке и в море неадекватны друг другу, то об удовлетворительных данных не может быть и речи. Результаты многолетнего применения радиоуглеродного метода определения первичной продукции охватывают огромное число наблюдений на морском и пресноводном фитопланктоне, на перифитоне, культурах одноклеточных и многоклеточных водорослей. Имеется много работ, в которых анализируются и классифицируются многочисленные недостатки скляночного метода [16, 20]. Отчасти они определяются такими техническими причинами, как химические примеси к препаратам радиокарбоната, выщелачиванием стеклянных склянок и т. п. Но в гораздо большей мере они определяются неадекватностью жизненных условий в склянках малого объема и в море, в частности гибелью пико- и отчасти нанопланктонных форм, разрушением нормальных пищевых отношений в масштабах микро- и миллилитросфер. К числу метаболических причин неадекватности условий относится исчерпание некоторых субстратов, накопление продуктов жизнедеятельности и быстрый, совершенно не учитываемый рециклинг.

Резюмируя изложенное, можно сказать, что концептуальная база морской экологии находится в постоянном и благоприятном развитии. Как и в других развивающихся системах, в морском экологическом знании наблюдается также и временная догматизация тех или иных положений и схем. В последнее десятилетие происходит наиболее значительный отход от ряда упрощений, переход от классической парадигмы, излишне жесткой, не учитывающей всего разнообразия состояний морского биоценоза, к значительно более широкой и гибкой парадигме. Эти изменения в значительной мере связаны с переносом интереса от крупных и средних к мелким и мельчайшим организмам, образующим наиболее древнюю («базальную») часть биотического сообщества в море. Происходящие концептуальные изменения направлены, в частности, на преодоление противоречий между данными первичной продукции и деструкции [12, 24, 25]. В рамках этой перестройки постепенно изменяется представление о всей методологии определения продукции на низших трофических уровнях [7, 11, 12, 16, 17, 20, 25, 26].

1. Алдакимова А. Я., Мирзоян И. В., Некрасова М. Я. Продуктивность экосистемы Азовского моря и его биотический баланс. — В кн.: Тез. IV съезда ВГБО. Т. 1. Киев: Наук. думка, 1980, с. 49—50.
2. Биохимическая трофодинамика в морских прибрежных экосистемах. — Киев: Наук. думка, 1974. — 174 с.
3. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. — Л.: Наука, 1983. — 149 с.
4. Вангерски П. Дж. Цикл органического углерода в океанах. — Экология моря, 1986, вып. 24, с. 3—24.
5. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 328 с.
6. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Сукцессия морских планктонных сообществ. — Океанология, 1983, 33, вып. 4, с. 633—639.
7. Глушков В. Е., Николаева Р. А. Экологический сценарий освоения Мирового океана. — В кн.: Проблемы экономики моря. Киев, 1980, с. 14—21.
8. Каменир Ю. Г. Количественный анализ внутренних потоков экологических систем. — Севастополь, 1983. — 27 с. — Рукопись деп. в ВИНТИ, № 2796-83. Деп.
9. Печуркин Н. С. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. — Новосибирск: Наука, 1982. — 113 с.
10. Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. — Киев: Наук. думка, 1971. — 252 с.
11. Хайлов К. М. Биохимия моря: развитие, состояние, общие и прикладные задачи. — Биология моря, Владивосток, 1981, вып. 2, с. 3—14.

12. *Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Востоков С. В.* Оценка первичной продукции и гетеротрофной деструкции в эпипелагиали океана. — *Океанология*, 1983, 24, вып. 1, с. 130—138.
13. *Bamford R. D., Gingles R.* Absorption of sugars in the gill of the japaes oyster *Crassostera gigas*. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, A, 1974, 49, p. 637—646.
14. *Faust M. A., Chrost R. J.* Photosynthesis, extracellular release and heterotrophy of dissolved organic matter. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, A, 1975, 50, p. 123—130.
15. *Finn J. T.* Flow analysis of models of the Hubbard Brook Ecosystem. — *Ecology*, 1980, 13, p. 562—571.
16. *Gieskes W. W. G., Kraay G. W., Baars M. A.* Current ^{14}C methods for measuring primary production: gross underestimates in ocean waters. — *Neth. J. Sea Res.*, 1979, 13, p. 58—78.
17. *Harris G. P., Piccinin B. B.* Phtosynthesis by natural phytoplankton populations. — *Arch. Hydrobiol.*, 1977, 80, p. 405—457.
18. *Joiris C., Billen G., Lancelot C., Daro M. H.* A budget of carbon cycling in the belgian coastal zone: relative role of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilisation of primary production. — *Neth. J. Sea Res.*, 1982, 16, p. 260—275.
19. *May R. M.* A cycling index for ecosystems. — *Nature*, 1981, 292, N 5819, p. 105.
20. *Peterson B. J.* Aquatic primary production and the ^{14}C - CO_2 metod: a history of the productivity problem. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1980, 11, p. 359—385.
21. *Sharp J. H.* Excretion of organic matter by marine phytoplankton: do healthy cells do it? — *Limnol. and Oceanogr.*, 1977, 22, N 3, p. 381—399.
22. *Sheldon R. W., Prakash A., Sutcliffe W. H.* The size distribution of particles in the ocean. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1972, 27, p. 327—340.
23. *Sieburth J. Mc. N.* Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationships to plankton size fractions. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1978, 23, p. 1256—1263.
24. *Sieburth J. Mc. N.* The role of the heterotrophic nanoplankton in the grazing and nurturing of planktonic bacteria in the Sargasso Sea and Curibeau Sea. — *Ann. Inst. oceanogr. Nov. Ser.*, 1982, 58 (S), p. 285—296.
25. *Sieburth J. Mc. N.* Microbiological and organo-chemical processes in the surface and mixed layers. — In: *Air-Sea Exchange of Gases and Particles*. Reidel Publ. Co., N. Y., 1983, p. 121—172.
26. *Sorokin Yu. I.* On methodology of lake ecosystem studies. — *Arch. Hydrobiol.*, 1979, 13, p. 225—233.
27. *Valiella I., Teal J. M., Wolkmann S.* Nutrient and particulate fluxes in salt march ecosystems: tidal exchange and inputs by precipitation and groundwater. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1978, 23, p. 798—812.
28. *Weigert R. G., Owen D. F.* Trophic structure, avaiable resources and population density in terrestrial vs. aquatic ecosystems. — *Theor. Biol.*, 1971, 30, p. 69—81.
29. *Wetzel R. G.* *Limnology*. Second edition. — Saunders College Publ., Philadelphia, 1983, p. 1—763.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 14.02.85

K. M. KHAILOV

CONCEPTUAL EVOLUTION OF THE MODEL OF MARINE BIOCENOSES AND METABOLISM IN IT

Summary

The general trend of the conceptual evolution is shown from the simplified scheme of the pasture chain with the unidirected flow of the substance and energy to the complex flow-cycle scheme. The main stages of evolution are: a) extension of information on the detritus food network; b) studies of previously unknown multiple escape of carbon into the medium in a form of CO_2 and soluble organic metabolites; c) studies of the regeneration flows of carbon and regenerative cycles which were investigated insufficiently; d) special interest to the fine and smallest part of biota: phemto-, pico- and nanoplankton with the complicated extrametabolic relationships in these groups and between themselves. In total this conceptual evolution leads to the formation of the essentially new bioproduction paradigm.