

Богоров, 1967

Богорову
Владимиру Воскивскому
Менеру от автора
Богоров

В. Г. БОГОРОВ

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ И ОБМЕН ЭНЕРГИИ И ВЕЩЕСТВ В ОКЕАНЕ

Институт океанологии АН СССР

Природу океана можно (и нужно) представлять как грандиозный процесс трансформации и обмена энергии и веществ. При этом физические, химические, биологические и геологические процессы объединяются, несмотря на все различия в их существе и методах исследования.

Вся проблема в целом является, по нашему мнению, центральной проблемой современной океанологии, а ее биологическая часть — важнейшим разделом изучения океана.

1. ЕДИНСТВО В МНОГООБРАЗИИ

Со времени образования океана идет эволюция его природы под воздействием различных сил. Среди них важнейшие:

1. Космические. Солнечная радиация; гравитационные — притяжение Луны и Солнца; поток метеорных частиц.

2. Земные. а) Небиологические: Геологическая история Земли; тектонические; литологические (минеральное осадкообразование); геохимические; солевой состав вод; движение вод; вращение Земли; притяжение к центру Земли; сейсмические и вулканические; поток тепла, идущий из недр Земли через дно океана; магнитные и другие физические поля; взаимодействие океана с континентами; взаимодействие океана с атмосферой; взаимодействие океанической земной коры с мантией.

б) Биологические. Эволюция жизни в океане; усвоение солнечной энергии и накопление свободной энергии в телах организмов; биосинтез органических веществ за счет неорганических; биологическая продуктивность; биохимическое перераспределение энергии и веществ; биоседimentация; биофизические (биооптические, биоакустические, биоэлектрические и т. д.).

Космические влияния часто трудно отделить от земных. Ведь, воздействуя на Землю, они становятся ее неотъемлемой частью и совместно влияют на природу океана.

Это далеко не полный перечень различных процессов, влияющих взаимосвязанно на формирование природы океана. Космические и земные влияния существуют со времен образования водной массы океана. Они принципиально мало изменились за многомиллиардную историю эволюции океана. Зато появление живых существ изменило характер трансформации энергии и обмена веществ в океане и в первую очередь химических процессов.

Вернадский [16] писал: «Какой бы элемент мы ни брали, всюду мы видим одну и ту же картину: всюду живое существо, жизнь является основным агентом, создающим химию моря». И более того, живые организмы — могущественная сила на Земле, все возрастающая с ходом

времени. Биологические процессы сами зависят от космических и земных условий, т. е. являются производными и первого, и второго, а по месту они — земные. Новое качество — жизнь — столь отлично от небιологических процессов, что заставляет выделять биологические процессы как равные с космическими и земными влияниями на природу океана. Воздействие космических, земных и биологических процессов настолько взаимосвязано, что почти все физические, химические, биологические и геологические процессы в чистом виде не протекают. Все они взаимообусловлены и создают единство природы океана [9]. Этому содействует то, что само «тело» океана — вода — всегда находится в движении, и происходит перемешивание массы воды со всем в ней находящимся. Единство в многообразии — наиболее характерная особенность океана.

2. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ ЭВОЛЮЦИИ ОКЕАНА

Жизнь развилась в океане [2, 31, 33, 46, 47]. Около 4-х млрд. лет организмы участвуют в формировании природы океана [2]. Известно, что наша планета образовалась более 5 млрд. лет тому назад, ее вещество подверглось проплавлению и дегазации, так образовались оболочки Земли — мантия, земная кора, гидросфера и атмосфера.

«Образование океана, его океанической земной коры, водной и солевой массы...» представляет единый геологический процесс [21]. Вода выделялась из мантийного вещества в виде пара и газов. В веществе мантии имеется до 0,5% воды, и даже 10% этого количества достаточно, чтобы образовался весь Мировой океан. Виноградов указывает, что между количеством излившихся базальтов и поступающей одновременно на поверхность Земли ювенильной воды существует взаимосвязь. Масса океанической воды составляет 7% по отношению к массе горных пород земной коры. Примерно такой же процент воды выделяется при вулканических излияниях базальтов. Все это «...позволяет предположить, что излияние базальтов всегда приносило в результате дегазации на поверхность Земли в среднем до 7 вес.% ювенильной воды в виде водяного пара или жидкой воды». Наконец, очень важно отметить из числа главных выводов указанной статьи [21] следующее:

«Вещество горных пород земной коры, вода и некоторые газы на земной поверхности появились одновременно, в результате единого процесса выплавления и дегазации вещества мантии...»; «...количество воды на поверхности Земли увеличилось во времени параллельно с развитием континентов...»; «...изначально океаническая вода содержала соли при-терно в тех отношениях, в каких мы встречаем их сегодня в океане».

В процессе дегазации кроме водяного пара выделяются газы, содержащие углекислоту, метан, сульфиды, азот. Кислород выделяться из земных недр не может. До появления фотосинтезирующих организмов небольшое его количество образовывалось из водяного пара в высоких слоях атмосферы под действием коротковолновой части солнечной радиации. Дегазация мантии снабжала воды первичного океана анионами Cl, CO₂, O₂, S, I, Br и соединениями азота, а с континентов поступали катионы Na, Mg, Ca, K, Sr и соединения фосфора. В этот первый период существования океана жизнь в нем отсутствовала. Органические вещества в абиотическом океане образовывались химическим путем: за счет синтеза неорганических веществ под большим давлением и при высокой температуре в недрах Земли и под воздействием энергии грозовых разрядов и ультрафиолетового излучения в первичной атмосфере [43, 46, 48]. Несмотря на все различия во мнениях отдельных ученых относительно особенностей эволюции химических соединений, приведенной к возникновению жизни, все сходится на том, что воды абиотического океана с самого начала его образования имели уже готовые органические соединения.

В абиотическом океане «совершенствовались» разнообразные органические соединения. В атмосфере и гидросфере господствовали восстановительные условия.

Возникновение жизни было крупнейшим событием в истории нашей планеты. В отдельности «признаки» жизни можно видеть в неживых системах. Однако их совокупность существует только в живых организмах. Это особенно проявляется в процессах эволюции, обмена веществ, воспроизводства, биологической продуктивности и ряде других.

Организмы внесли особую форму взаимосвязи материи и энергии как внутри клетки, так и с окружающей средой. В отличие от «чисто» химических реакций, в живом организме сложнее процессы совершаются при небольших температурах, малых давлениях и не агрессивных средах.

В организме обмен энергии регулируется так, что создается энергетический потенциал между организмами и средой, а автотрофы накапливают свободную энергию. Процесс перераспределения энергии и веществ строго контролируется и сбалансирован. Пространство и время в жизнедеятельности организмов и их связи со средой приобрело особое значение. Медленное течение химической эволюции сменилось бурным темпом трансформации и обмена энергии и веществ в океане под воздействием живых существ, этому содействовала присущая живому грандиозная способность к воспроизводству.

Образовавшийся биотический океан принципиально отличался тем, что к господствовавшим до его формирования космическим и земным воздействиям на его природу прибавилось влияние живых существ. Это влияние все увеличивалось с течением времени.

По масштабу событий в развитии жизни в биотическом океане его эволюцию можно разделить на две стадии. Первая — древний океан, характеризующийся возникновением жизни и первоначальным ее развитием. Условия среды были восстановительные. В нем обитали древние анаэробные гетеротрофные организмы, они питались готовыми органическими соединениями. Окисление у них шло за счет кислорода, входящего в молекулы органических веществ. Из них же они получали углерод, необходимый для построения клеточного вещества. Разложение органических веществ обеспечивало процессы питания необходимой энергией.

Постепенно у некоторых форм древних гетеротрофов возник и стал совершенствоваться порфириносодержащий пигментный фотосенсибилизирующий аппарат для использования световой энергии [34, 39]. О значении порфирина Кальвин [34] пишет: «...здесь мы имеем еще один случай, когда вещество, однажды образовавшись, катализирует свое собственное образование... Когда (железопорфириновое соединение) соединяется со специфическим белком, тогда каталитическая активность возрастает еще в миллион или 10 миллионов раз».

Развившиеся существа получили возможность частичного биосинтеза органических соединений за счет неорганических веществ, используя энергию солнечного света. О древних фотосинтезирующих бактериях Красновский [39] пишет, что они «...еще „не умели“ выделять кислород воды в молекулярной форме и осуществляют более дешевый, в энергетическом отношении, тип фотосинтеза». Эти бактерии продолжали действовать в восстановительной среде. Однако порфирины в силу особенностей их спектра не могут обеспечить достаточно полного использования видимой части солнечной радиации. Последующая эволюция усовершенствовала аппарат использования света и привела к образованию хлорофилла. Хлорофилл стал основным звеном между энергией Солнца и жизнью на Земле.

Развитие хлорофиллоносных организмов было событием колоссальным. По своему значению в развитии жизни на Земле оно уступало только процессу возникновения первых живых существ. В процессе фотосинтеза

организмы стали преобразовывать электромагнитную энергию света в химическую, используя ее на разложение молекулы воды. В дальнейшем водород воды соединяется с CO_2 [20]. При этом выделяется молекулярный кислород и восстанавливается углерод. В результате в клетках запасается свободная энергия, которая используется в энергетических и конструктивных процессах в организме, а также и после его смерти. С этой второй стадии развития биотического океана основные процессы, как биологические, так и связанные с ними геохимические, пошли другим путем. Пришел конец господству восстановительных условий в океане, а затем и в атмосфере. Выделявшийся в ходе фотосинтеза молекулярный кислород преобразил всю водную массу океана в окислительную¹. Резко понизилось количество CO_2 . Возникли и развились новые — аэробные гетеротрофные организмы, питавшиеся водорослями, растительными веществами, детритом.

Развившийся около 3-х миллиардов лет тому назад процесс фотосинтеза коренным образом изменил и эволюцию жизни, и эволюцию океана в целом. Эволюция жизни стала идти значительно быстрее и разнообразнее. Трансформация и обмен энергии и веществ в океане пошел принципиально другим путем. Так например, известняки в разные периоды образовывались различными организмами, а условия среды были одинаковыми. Зато в восстановительных условиях таких отложений вообще не могло быть.

Несмотря на кажущуюся парадоксальность, летоисчисление современного океана надо отнести ко времени развития фотосинтеза и начавшегося господства окислительной среды.

С тех пор и ныне основные процессы протекают в общем тем же путем, каким они начали идти около 3-х миллиардов лет тому назад. Каково было строение и внешний вид тех организмов, нам не известно. Их окаменевших остатков и отпечатков не сохранилось. Возможно, что первоначально существовали бескелетные животные [5].

Итак, около 3-х миллиардов лет тому назад океаны населяли организмы, способные преобразовать энергию световых квантов в энергию химического синтеза внутри клетки. Новый биосинтез (фотосинтез) позволял усваивать более бедные энергией вещества — CO_2 и H_2O , которых гораздо больше в природе, чем готовых (более богатых энергией) органических субстратов. В результате развились автотрофный тип питания и система первичного продуцирования органического вещества. В настоящее время считается, что фотосинтезики появились ранее хемосинтезики [46, 51].

«Появление хемоавтотрофов — наиболее поздний этап эволюции микроорганизмов», — пишет Сорокин [51], — «...хемосинтез играет важную роль в синтезе органического вещества в водоемах, где он связан с анаэробным распадом органических веществ в иловых отложениях». Суммарное значение хемосинтеза ничтожно по сравнению с фотосинтезом. Более того, хемоавтотрофия была «не нужна». Готовых органических соединений было много.

За длительный период существования современного океана в нем произошло немало различных событий. Особенно важным было развитие основных типов растительного (водорослей) и животного мира, существующих и ныне. Это произошло более 500 миллионов лет тому назад в докембрии. Мы не останавливаемся подробнее на событиях этой части эволюции жизни в океане, т. к. они освещены недавно Зенкевичем [31]. Затем произошло заселение и развитие жизни на континентах. Устано-

¹ В некоторых районах, например, в глубинах Черного и Аравийского морей и некоторых других местах ныне существуют восстановительные условия ввиду затруднений в перемешивании вод. Восстановительные условия характерны и для подповерхностных илов.

вились биологические взаимоотношения между океаном и сушей. Многочисленные обитатели прибрежных районов (как со стороны моря, так и суши) часть жизни проводят на земле, а часть в воде. При этом миллионы тонн органических веществ транспортируются (особенно из моря) в обе среды обитания.

С появлением человека стало развиваться изъятие морских организмов во все увеличивающемся объеме. Ныне ежегодно вылавливается более 50 миллионов тонн, и цифра эта будет расти.

Несмотря на все разнообразие обитателей суши, до сих пор преобладают растения и животные морского происхождения. Зернов [33] указывает, что морские животные составляют 76% всех классов и подклассов из ныне обитающих, а морские растения — 50%.

«Океан — наиболее древняя часть биосферы, жизнь ниоткуда не могла прийти в него, она в нем зародилась и развивалась»; «Прародина всего населения биосферы — океан», — отмечает Зенкевич [31].

Резюмировать эволюцию океанов можно в виде приводимой схемы. В ней даты являются примерными, дело не только в недостатке знаний, но и в том, что каждая стадия развития океана «выходит» из другой не резко, а постепенно.

Схема эволюции океана

Время 10 ⁹ лет	ЭРЫ	СОБЫТИЯ	Эволюция ЖИЗНИ	СРЕДА	Обмен веществ	Характер организмов	Эволюция океанов
1	КАИНОЗОЙ МЕЗОЗОЙ ПАЛЕОЗОЙ	БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ (Развитие БИОСФЕРЫ)	Развитие современных типов растений и животных	ОКИСЛИТЕЛЬНАЯ Господство кислорода в гидросфере и атмосфере	Разнообразие АВТОТРОФНОГО, МИКСОТРОФНОГО, ГЕТЕРОТРОФНОГО питания	АВТОТРОФЫ, НОВЫЕ АЭРОБНЫЕ ГЕТЕРОТРОФЫ	СОВРЕМЕННЫЙ БИОТИЧЕСКИЙ океан
2	ПРОТЕРОЗОЙ		БАКТЕРИИ ВОДОРОСЛИ и другие организмы				
3	АРХЕОЗОЙ	ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЖИЗНИ	Первые организмы	ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ	ПЕРВИЧНО-ГЕТЕРОТРОФНЫЙ тип питания	Древние АНАЭРОБНЫЕ ГЕТЕРОТРОФЫ	ДРЕВНИЙ БИОТИЧЕСКИЙ океан
4	АЗОЙСКАЯ (АБИОС)		Отсутствие жизни	Преобладание выделений CO ₂ над потреблением			
5	ФОРМИРОВАНИЕ ПЛАНЕТЫ ЗЕМЛЯ						

3. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ОКЕАНА

Одновременно с появлением живых организмов шла эволюция и умножение биологической продуктивности. В процессе биотрансформации и обмена энергии и веществ продуктивность играет решающую роль.

Биологическая продуктивность водоема и продукция организмов — не одно и то же. Биологическая продуктивность является, как указывал

Зенкевич [27], характерной особенностью водоема. Она характеризует производительность органического вещества всем сообществом организмов данного океана, моря или какой-либо части акватории. Поскольку сообщество организмов живет в неотделимой связи со всеми физическими, химическими и геологическими особенностями данного типа водоема, то можно говорить о продуктивности океана, моря, района и т. п.

Таким образом «продуктивность» отражает географический подход.

Другое дело продукция — она характеризует производительность определенной группы организмов. Широко используется этот термин в определениях «первичная продукция», «вторичная продукция», «продукция планктона», «продукция бентоса, nekтона» и т. д. Таким образом, продукция является преимущественно экологическим понятием, характеризующим определенные биоценозы.

Под биомассой понимают обычно количество организмов (по весу или объему) в одном кубическом метре или на одном квадратном метре площади. Однако в последнее время часто употребляется выражение «биомасса планктона, бентоса или nekтона», отнесенная ко всей акватории или району, хотя более удачно выражение «общая масса».

Говоря о биологических ресурсах данного водоема, подразумевают потенциальную продукцию полезных организмов, которая всегда выше возможного объема вылова биологических продуктов. Рациональный промысел должен вестись без ущерба для продукции полезных организмов.

Главнейшими условиями, определяющими количественно биологическую продуктивность океана, являются:

1. Сами организмы и их взаимоотношения, особенно отношения между первичными (продуцентами) — автотрофами и вторичными (консументами) — гетеротрофами. Пищевые отношения влияют на количество водорослей и животных в пространственном и сезонном [3, 7, 52, 65, 67] аспектах.

Трофический стержень взаимоотношений является основой сбалансированности жизненных циклов в океане.

Большое значение в круговороте жизни имеют редуценты — бактерии, минерализующие остатки организмов и служащие объектом питания для многих животных, особенно среди илоедов. Питание не исчерпывает взаимоотношений между организмами. Также существенны условия размножения, физиологии и биохимии, и другие процессы, протекающие как индивидуально, так и в биоценозе.

2. Свет. В океане в процессе фотосинтеза используются десятые, а во многих районах только сотые доли процента падающего на поверхность солнечного света. Таким образом общее количество света не лимитирует фотосинтез. Но изменения количества света, связанные с широтой места, сезонные или с условиями проникновения в глубину оказывают существенное влияние на процесс фотосинтеза и объем первичной продукции. Так например, малая продуктивность большинства полярных морей объясняется, кроме длительного отсутствия света зимой, препятствием проникновению света под постоянный ледяной покров со снегом.

3. Питательные соли (биогенные элементы) — в целом в океане их громадное количество. Оно во много раз превышает потребности фактической первичной продукции. Но в поверхностном слое, где идет процесс фотосинтеза, количество и набор питательных солей по районам или по сезонам может быть недостаточен для осуществления потенциальной первичной продукции и последующего массового развития животных. Зато глубже слоя фотосинтеза количество питательных солей колоссально. В силу этого на величину биологической продуктивности влияют условия перемешивания вод. Само по себе движение вод, как физический процесс, для продуцирования не имеет значения. Но оно исключительно важно, даже определяет фактическую продукцию бла-

годаря тому, что в океанах и морях удобрение поверхностного слоя зависит от перемешивания вод. Среди важнейших условий, способствующих подъему глубинных вод к поверхности, находятся сгонные ветры, циклонические круговороты, дивергенции, сезонные перемешивания вод. Штормовые условия также содействуют перемешиванию [67].

Сгонные ветры несут массы воды от берега. Взамен «угнанного» поверхностного слоя воды вблизи берегов с глубины поднимаются воды, богатые питательными солями. Их можно назвать «молодыми» водами. Они имеют большой запас фосфатов, нитратов, кремния, железа и других веществ, необходимых для первичного продуцирования. Здесь развиваются огромные массы водорослей, затем животного планктона и рыб. С продвижением вод далее в просторы океана запасы питательных веществ в этой поверхностной воде все убывают — воды «стареют». Наконец, вдали от района подъема вод питательные соли расходуются до минимума, не обеспечивающего обильного развития водорослей. Воды становятся «старыми», количество жизни в них резко уменьшается.

Муссонная циркуляция создает чередующуюся по сезонам благоприятную обстановку для подъема глубинных вод к поверхности.

Течения содействуют перемешиванию вод. При этом особенно богаты жизнью районы стыка теплых и холодных вод (полярный фронт).

Циклонические круговые течения вызывают подъем глубинных вод и значительное обогащение питательными веществами слоя фотосинтеза.

Подъем глубинных вод в результате дивергенции существует повсеместно. В тропической области дивергенция осуществляется на громадном пространстве в центральной части океанов [15].

Существенное значение для развития фитопланктона имеет устойчивость вод и положение по вертикали слоя скачка плотности. Там, где термоклин находится неглубоко по отношению к поверхности, наблюдается более обильное развитие фитопланктона по сравнению с районами глубокого залегания скачка плотности [49, 67].

Сезонное перемешивание вод особенно характерно для умеренных областей. Здесь зимою поверхностные воды сильно охлаждаются и, становясь более плотными, опускаются в глубину. В результате происходит перемешивание. Помимо этого процесса, в умеренных областях существуют все вышеперечисленные благоприятные условия для обильного развития жизни.

Помимо благоприятных, существуют в океане районы с особенно неблагоприятными для продукционного процесса условиями. Таковы громадные районы, где господствует антициклоническая циркуляция. Здесь поверхностные воды опускаются в глубину. Следовательно, поверхностный слой, где возможен фотосинтез водорослей планктона, не пополняется питательными солями. Здесь развивается мало фитопланктона, далее — зоопланктона, рыб. Обедненные жизнью воды оказывают влияние и на возможности обильного развития глубинного зоопланктона, рыб и бентоса на дне. Эти антициклонические области расположены в северном полушарии Атлантического и Тихого океанов к северу от 15—20° с. ш. до границы с умеренной областью. В южном полушарии антициклонические области в трех океанах расположены от 20° ю. ш. до границ с юж. умеренной областью. Они еще обширнее по акватории, чем в северном полушарии. Это хорошо показано Бурковым [15] и видно на картах распределения фосфатов, составленных Сапожниковым [56] и Ридом [62].

Ранее считалось, что речной сток имеет большое значение в удобрении океана, ибо с материковыми водами в океан поступают питательные вещества. Например, Зернов [33] указывает: «Поэтому те районы Мирового океана, где приток речных вод слаб, при прочих равных условиях являются наиболее слабо населенными; так например, бедностью своей

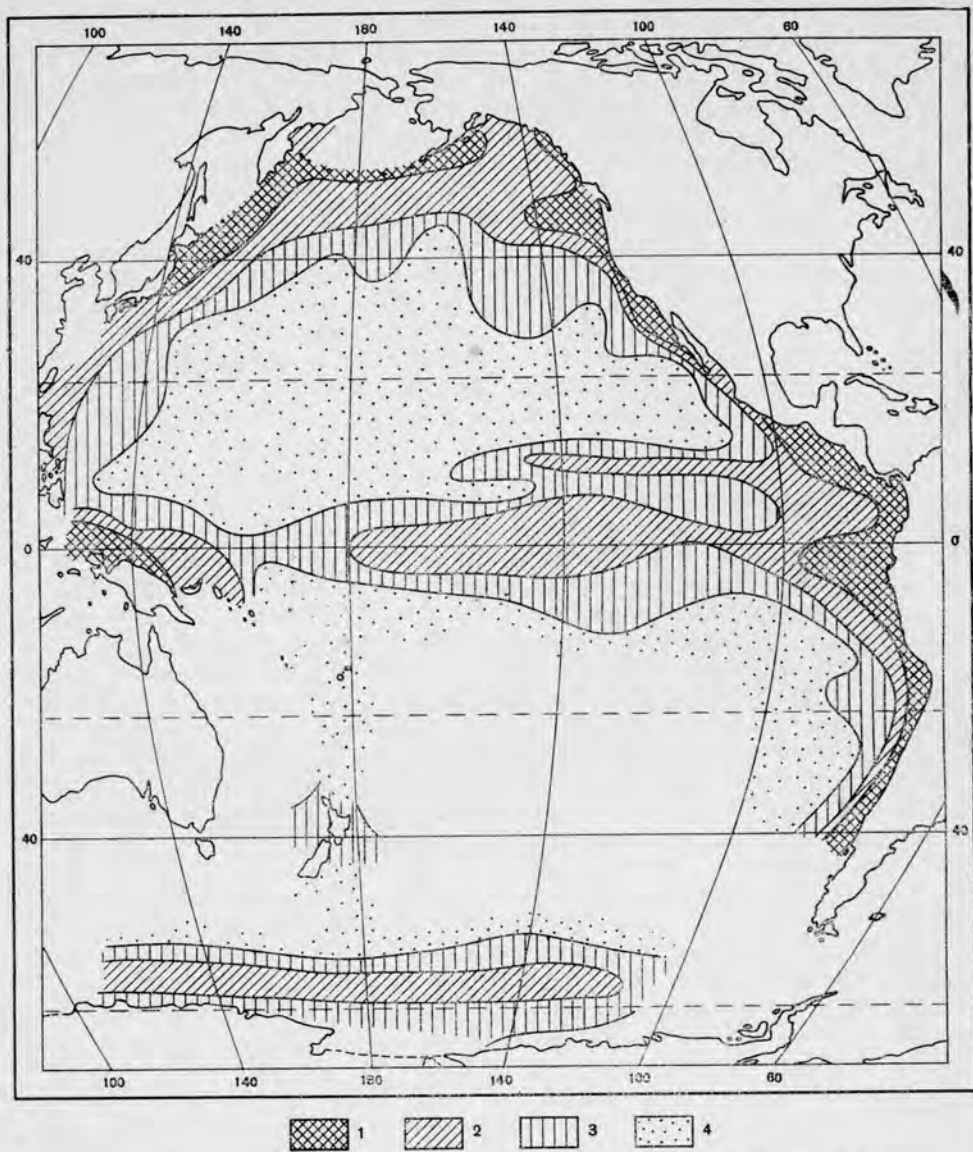


Рис. 1. Распределение биомассы зоопланктона в Тихом океане, в слое 0—100 м (Составлено В. Г. Богоровым и М. Е. Виноградовым):

1 — >200; 2 — 100—200; 3 — 50—100; 4 — <50, мг/м³ (сырой вес)

жизни отличается восточная часть Тихого океана с наименьшим притоком пресных вод с западных берегов Америки, где совершенно не имеется значительных рек. Напротив, богата жизнью атлантическая область, которая при сравнительно небольшой поверхности в 103 млн. км² (вместе с Арктикой) получает сток рек с 51% всей земной поверхности».

Все это считалось верным всего 20 лет тому назад. Разработка теории биологической продуктивности океана выдвинула на первое место процесс удобрения слоя фотосинтеза за счет процессов перемешивания вод. Более того, ведь реки вносят в океан менее 1% необходимого запаса питательных веществ. Что же касается указанного Зерновым, как пример, малопродуктивного района, то воды Тихого океана, омывающие западные берега Центральной и Южной Америки, за последние 10 лет стали важнейшим центром Мирового рыболовства.

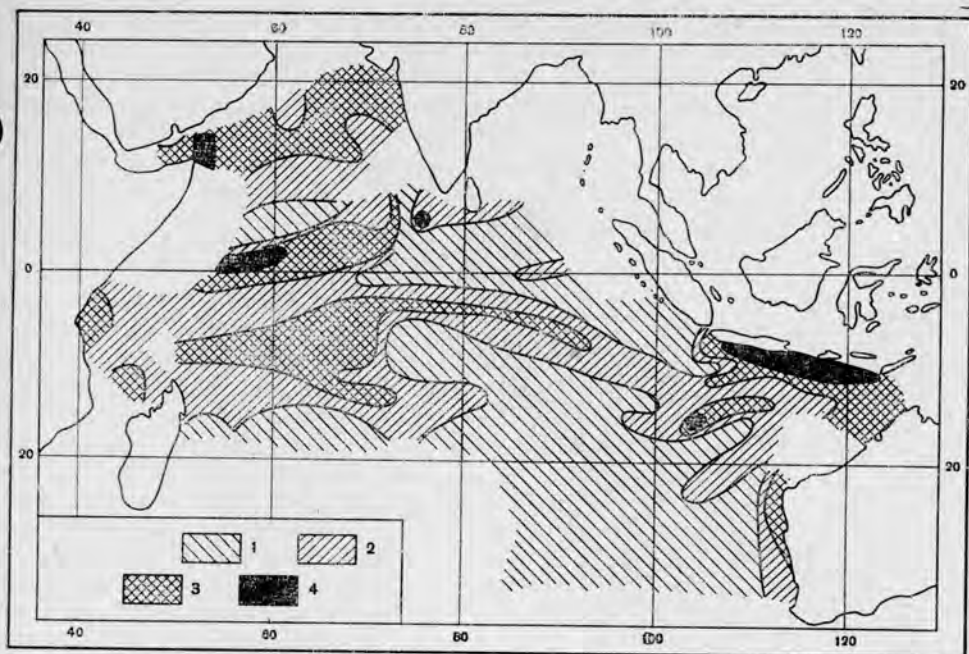


Рис. 2. Распределение биомассы зоопланктона в Индийском океане в слое 0-100 м [11]
 1 — <math> < 50, \text{ мг/м}^3 </math>; 2 — 50—100; 3 — 100—200; 4 — >200

Материковый сток играет существенную роль в удобрении только вблизи устьев рек и в небольших морях (например, Азовское, Северный Каспий)².

Известно, что температура воды влияет на размножение, скорость роста и другие процессы жизнедеятельности. Однако и в холодных водах полярных морей, и теплых водах тропической области имеются районы с высокой и малой биологической продуктивностью, зависящей от организмов, условий проникновения света в воду, обилия питательных солей и перемешивания вод.

Так как зоопланктон занимает некоторое «среднее» положение в ряду от физико-химических условий и фитопланктона, далее зоопланктона до рыб и обитателей дна, то можно по распределению зоопланктона в слое 0—100 м установить районы высокопродуктивные (выше 100 мг/м^3), среднепродуктивные (выше 50 мг/м^3) и малопродуктивные (менее 50 мг/м^3). Для этих целей нами приводятся карты распределения биомассы зоопланктона в Тихом (рис. 1) и Индийском океанах, (рис. 2) составленные вместе с Виноградовым [11, 12] и сестона для Атлантического океана (рис. 3), составленную Канаевой [35]. Эти карты наглядно иллюстрируют распределение высокопродуктивных и малопродуктивных районов в трех океанах. Особенно обширны малопродуктивные районы в областях Северного и Южного антициклонов. Этому соответствует и распределение промысла пелагических рыб (см. карту по Тихому океану, составленную Рассом [12]). Вдали от берегов биомасса бентоса в высокопродуктивных по планктону районах в тысячи раз больше, чем в центральных областях с антициклоническим движением вод [12, 57]. В пелагиале высокопродуктивные по фитопланктону районы занимают меньшую площадь, чем по зоопланктону, а пелагические рыбы распределяются на еще большую площадь, чем зоопланктон [25]. Происходит своеобразное «растекание» (см. рис. 4).

² Аллахтонная органика имеет большое значение в жизни пресных вод [17].

Оценивая площади разной биомассы, получаем, что в пелагиали: высокопродуктивные по фитопланктону районы занимают около 10% акватории Мирового океана, по зоопланктону — 20%, по пелагическим рыбам — 25%. На дне фитобентос занимает около 1%; высокопродуктивные районы зообентоса — 8%, а для придонных рыб — 10—12% площади дна Мирового океана.

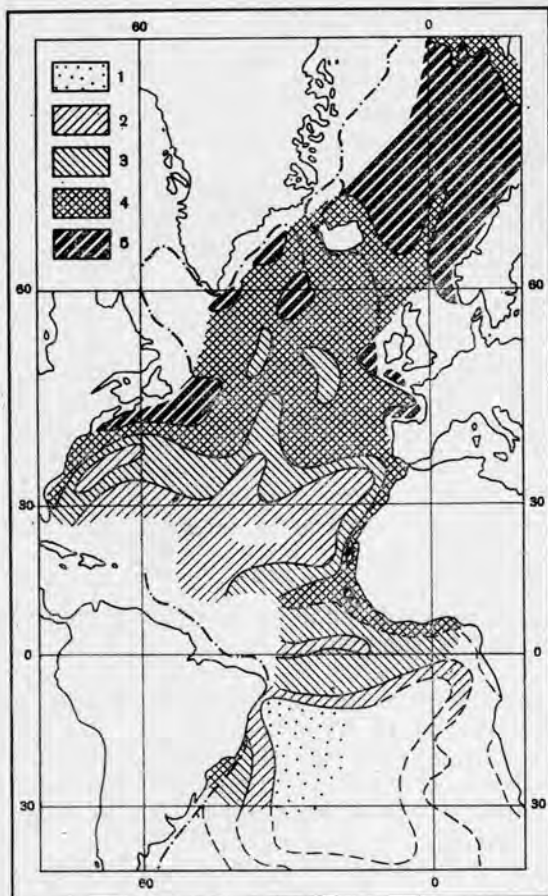


Рис. 3. Распределение сестона в Атлантическом океане в слое 0—100 см, в мг/м³ [35]
 1 — <50; 2 — 50—100; 3 — 100—250; 4 — 250—500; 5 — >500

общей биомассы бентоса. Грандиозная площадь больших глубин (более 3000 м), составляющая 77%, имеет только 0,8% всей биомассы Мирового океана. Количество бентоса на абиссали в сотни тысяч раз меньше, чем на литорали, а в некоторых районах даже в миллион раз меньше.

Обилие nekтона (рыб, кальмаров, морских млекопитающих и др.) зависит, в большой мере, от обилия планктона или бентоса, которые прямо или косвенно служат им пищей. В силу этого за пределами шельфа их главной пищей является планктон и планктофаги. Количество nekтона резко уменьшается с глубиной. Мартинсен [42] вычислил, что рыбопродуктивность в районе шельфа равна 1450 кг на 1 км², в районе материкового склона — 33 кг, в пелагиали — 12 кг. С этим резким падением рыбопродуктивности связан и характер Мирового промысла. В 1965 г. 88% всех уловов добыто на глубинах до 200, реже 500 м. На склоне — только 4%. В пелагиали над большими глубинами — 8%. Опыт Мирового рыболовства отражает, в известной мере, объективную картину распределения nekтона. Следовательно, все ос-

Резко меняется количество организмов по глубине. Фитопланктон обитает преимущественно в верхних 100 метрах (0—100 м). 65% всей биомассы зоопланктона живет на глубине до 500 м [24]. На глубинах в 5—6 км биомасса зоопланктона в 100—1000 раз меньше, чем в поверхностных слоях. Таким образом почти 90% всей водной толщи населены зоопланктоном, составляющим только 35% общей биомассы.

Для бентоса Зенкевич, Барсанова и Беляев [29] указывают, что на дне Мирового океана на материковой отмели (шельфе), т. е. на глубинах от 0 до 200 м биомасса в среднем составляет 200 г/м², на глубинах от 200 до 3000 м — 20 г/м², а на глубинах свыше 3000 м — менее 0,2 г/м². Площадь Мирового океана с глубинами в 0—200 м занимает всего 7,6%, но на нее приходится 82,6% всей биомассы бентоса. Площадь с глубинами в 200—3000 м занимает 15,3%, и на ней находится 16,6%

новные количества планктона, бентоса и нектона приурочены к глубинам до 500 м, меньшее количество — до 1000 м. Глубже наступает резкое уменьшение в тысячи раз.

Таким образом объемы и площади вод, бедные жизнью, превышают богатые. Все это — следствие законов, управляющих биологической

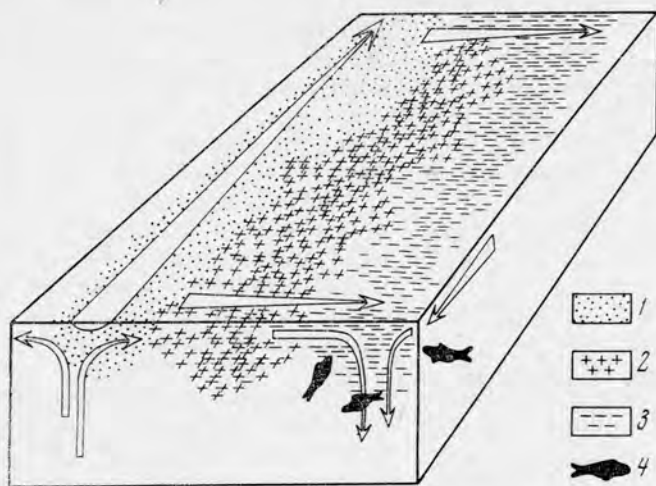


Рис. 4. Блок-схема распределения различных трофических звеньев планктона и рыб в зоне дивергенции экваториальных течений [25]

Районы: 1 — максимального развития фитопланктона; 2 — растительноядного зоопланктона; 3 — макропланктона; 4 — скопления крупных рыб. Стрелками обозначено движение вод

продуктивностью океана. Это обстоятельство необходимо учитывать при вычислении биомассы и продукции живого населения Мирового океана. Многие исследователи [8, 23, 59, 61] определяли биомассу и продукцию живых обитателей Мирового океана. Но все вычисления были сделаны на основе небольшого материала. В силу этого очень значительно отличаются показатели разных авторов. За последние 10 лет были проведены различные исследования планктона и бентоса почти по всей акватории Мирового океана. К тому же стало почти повсеместным и рыболовство, позволяющее более точно оценить количество нектона. Эти новые материалы дают возможность точнее определить биомассу и продукцию основных групп населения Мирового океана. Составленная нами табл. 1 также не свободна от многих недостатков из-за отсутствия ряда достоверных данных, особенно по продукции [13]. Ряд цифр получен по косвенным материалам. Несмотря на эти недостатки, необходимо было учесть количественно биомассу и продукцию планктона, бентоса и нектона, в том числе и для последующих расчетов энергии и вещественного состава.

Трудно пока оценить количественную роль бактерий. Их биомасса невелика, но продукция может быть значительной, особенно в обильных жизненных районах [38].

Таблица 1

Количество растительного и животного населения Мирового океана

Группа организмов	Био-масса, 10 ⁹ т	Проду-кция, 10 ⁹ т	П/Б
Продуценты:			
фитопланктон	1,5	550	366
фитобентос	0,2	0,2	1
Консументы:			
зоопланктон	21,5	53	2,5
зообентос	10	3	1/3
нектон	1	0,2	1/5

Существенное значение для питания животных имеет детрит. Его количество трудно учесть. В схеме (рис. 5) массы детрита можно было бы поместить между всеми звеньями трофических цепей, а его разложение обозначить стрелкой, показывающей возвращение в круговорот питательных солей.

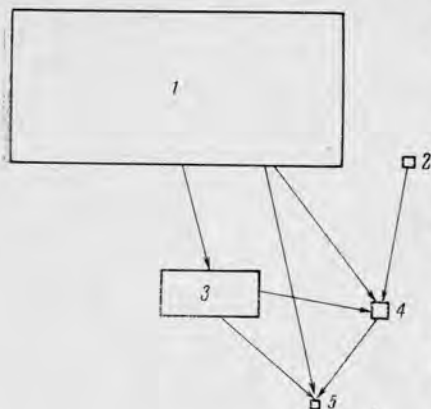


Рис. 5. Трофические отношения в океане, в количественном отношении по продукции:

1 — фитопланктон; 2 — фитобентос; 3 — зоопланктон; 4 — зообентос; 5 — нектон

Оценку продукции должна вестись отдельно для каждого звена пищевой цепи. Однако ввиду смешанного питания большинства животных, выделение этих звеньев в настоящее время не представляется возможным. Мы пытаемся учесть количественные отношения между крупнейшими трофическими уровнями: планктон, бентос, нектон. Для этого приходится суммировать продукцию внутри каждого сообщества (табл. 1). Пока это единственная возможность сравнить объемы первичной и вторичной продукции и связанных с ними оценки энергии (табл. 2) и количества веществ, заключенных в живых обитателях океана. Анализ табл. 1 показывает, что в океане, в отличие от суши, биомасса животных больше растительной. Почти в 20 раз! Это возможно в силу того, что продукция у одноклеточных водорослей планктона превышает их биомассу (П/Б) более чем в 300 раз. Получилось, что в среднем водоросли планктона размножаются один раз в день. Ежедневное размножение одноклеточных водорослей планктона (удвоение числа) возможно только для теплых вод. По площади они занимают большую часть океана. В холодных водах размножение фитопланктона не каждодневно, а в полярных условиях вегетация вообще ограничена 1—3 месяцами [7]. Так что при последующем уточнении П/Б для фитопланктона нужно ожидать его уменьшения.

В связи с этим интересно указать, что во время суточной вертикальной миграции, пока днем зоопланктон находится в глубине, одноклеточные водоросли планктона восполняют съеденную ночью часть популяции. Виноградов [23] определяет объем мигрирующей с большой амплитудой массы $\approx 10\%$ всего зоопланктона. Принимая указанный процент, мы можем считать, что в суточных миграциях участвует масса зоопланктона, превышающая 5 млрд. т. Мигрирующие животные потребляют кислород и выделяют CO_2 , тем самым влияя на содержание газов в различных слоях воды [6, 22].

Сравнение продукции водорослей и животных говорит о напряженных пищевых отношениях (10:1). Правомернее провести сравнение продукции различных групп животного населения с первичной продук-

Определенную роль в продукционном процессе играют различные метаболиты, особенно пигменты, витамины, выделившиеся из организмов. Находясь в воде, они осуществляют взаимосвязь между водными организмами и средой [37, 40, 54].

Оценка продукции должна вестись отдельно для каждого звена пищевой цепи. Однако ввиду смешанного питания большинства животных, выделение этих звеньев в настоящее время не представляется возможным. Мы пытаемся учесть количественные отношения между крупнейшими трофическими уровнями: планктон, бентос, нектон. Для этого приходится суммировать продукцию внутри каждого сообщества (табл. 1). Пока это единственная воз-

Таблица 2

Количество энергии в животных организмах Мирового океана

Группа организмов	Среднее содержание, ккал в 1 г сырого веса	В биомассе, 10^{12} ккал	В продукции, 10^{12} ккал
Фитопланктон	0,35	525	192 500
Фитобентос	0,40	80	80
Зоопланктон	0,50	10 750	26 500
Зообентос	0,45	4500	1350
Нектон	1,1	1100	220

цией, хотя мы и не знаем всех звеньев пищевой (энергетической и вещественной) цепи внутри каждой группы. В результате сравнения получилось, что продукция зоопланктона меньше продукции фитопланктона в 10 раз. Продукция зообентоса меньше всей первичной продукции (так как помимо фитобентоса, донные животные получают органику, синтезированную и фитопланктоном) в 180 раз. Продукция nekтона в 2750 раз меньше первичной продукции. Далее, продукция зообентоса меньше продукции зоопланктона в 18 раз. Продукция nekтона меньше суммарной продукции зоопланктона и зообентоса в 280 раз. Если мы 280 умножим на 10, т. е. на уменьшение общей продукции зоопланктона и зообентоса (56×10^9 т) по сравнению с первичной продукцией, то получим 2800, т. е. ту же величину, которая получилась при сравнении продукции nekтона с первичной продукцией. Совпадение цифр, вероятно, не случайно и отражает характер трофических отношений. Естественно, чем короче цепь пищевых отношений, тем обильнее будет численность потребителей. Поэтому так многочисленны сардины, анчоусы, сельди, питающиеся планктоном. Ведь на каждом пищевом звене (уровне) количество пищи уменьшается почти в 10 раз. Вообще же планктон — самый мощный биоценоз океана!

Полученные цифры биомассы и продукции позволяют оценить порядок величин энергии, заключенной в живых организмах океана (табл. 2), особенно ввиду того, что «Энергетический принцип изучения трофических связей получает широкое развитие», как пишет Винберг [18]. Значение различных групп населения океана по энергосодержанию соответствует величинам биомассы и продукции (табл. 1) [13].

Вычисление количества органических и минеральных веществ, заключенных в планктоне, бентосе и nekтоне представляет большие технические и методические трудности. Ведь так трудно объединить одним коэффициентом, например, ракообразных и моллюсков! Мы использовали биохимические определения Виноградова [69], Виноградовой [26] и других, а также личную консультацию Г. Г. Винберга, Т. М. Макаровой, Т. С. Петипа, Е. А. Яблонской, которые своими советами помогли составить представление о среднем количестве органических и минеральных веществ в одном грамме сырого веса различных групп организмов (табл. 3)³. Полученные коэффициенты позволили составить табл. 4, в которой даны цифры органических и минеральных веществ в живых организмах. Полученные нами цифры по количеству органических и минеральных веществ заставляют отказаться от представления об обильном «дожде» трупов, оседающем на дне океана. Органических остатков не так уж много. Кроме того, почти все они поедаются при опускании в глубокие слои. В водах умеренных и высоких широт северного полушария и Антарктики дно достигает более 10% органических веществ, продуцируемых в поверхностном слое. В тропических, субтропических и умеренных водах южного полушария до дна доходит менее 5% [5]. Сказывается более быстрое разложение в теплых поверхностных водах и меньшее количество организмов, обитающих от поверхности до дна. На дне часть органических веществ по-

Таблица 3

Содержание веществ в сыром весе, %

Группа организмов	Вода	Белок	Жир	Угле- воды	Зола
Фитопланктон	80	6	1	4	9
Фитобентос	80	3	0,1	12	5
Зоопланктон	80	12	3	3	2
Зообентос	63	10	1	3	23
Нектон	73	19	4	1	3

³ Пользуясь случаем, автор выражает благодарность всем указанным исследователям, и особенно Е. А. Яблонской, за помощь в этих определениях.

едаются бактериями и бентосом и только доли процента захороняются в осадках. Для тропических глубоководных районов С. В. Бруевич считает, что захороняется в илах только 0,1% от первичной продукции, а Е. А. Романкевич — 0,2%. Количество минеральных веществ в продукции организмов (табл. 4) не превышает 14 г/м² поверхности океана. Во всяком случае, оно во много раз меньше, чем считалось ранее. При этом надо учесть, что в обширных областях с антициклонической циркуляцией пелагическое население в 10 раз меньше, чем в высоко-

Таблица 4

Количество органических и минеральных веществ в различных организмах
Мирового океана, 10⁹ т

Группа организмов	В биомассе				В продукции			
	белки	жиры	угле- воды	зола	белки	жиры	углеводы	зола
Фитопланктон	0,09	0,015	0,06	0,135	33,0	5,5	22,0	49,5
Фитобентос	0,006	0,0002	0,024	0,01	0,006	0,0002	0,024	0,01
Зоопланктон	2,78	0,645	0,645	0,42	6,36	1,59	1,59	1,06
Зобентос	1,0	0,10	0,03	2,30	0,30	0,03	0,09	0,69
Нектон	0,19	0,04	0,01	0,03	0,038	0,008	0,002	0,006
Всего								
4,066 0,8 0,769 2,895 39,704 17,128 23,706 51,2								
Общее количество органических веществ в биомассе: 5,635 × 10 ⁹ т								

продуктивных. Неудивительно, что слой осадков в центральных районах океана очень тонок, а на крутых подводных горах вообще отсутствует.

В водах океана растворено много органических веществ биогенного и химического происхождения. Скопинцев [50] оценивает общее количество этой органики в 3×10^{12} т, Бордовский [14] — $2,6 \times 10^{12}$ т. Сравнивая с количеством органических веществ в живых организмах, которое по нашим опеределениям общей биомассы равно 55×10^9 т, получаем, что в океанской воде растворено органических веществ в 500 раз больше, чем находится в живых существах. Пюттер пытался доказать, что водные животные потребляют это органическое вещество. Круг опроверг представления Пюттера, и нет сомнения в справедливости его критики [33]. Вероятно, это относится больше к универсальности и масштабности представлений Пюттера, чем ко всей судьбе использования растворенной органики. Часть ее, адсорбированная [30] на поверхности детрита и телах организмов может входить в состав пищи различных животных. Часть попадает внутрь во время фильтрации воды. Лукас [40] считает, что некоторые органические вещества в относительно концентрированных растворах могут являться источником питания водных организмов.

Вопрос об использовании растворенной органики в процессе жизнедеятельности населения океана желательно подвергнуть всестороннему рассмотрению.

Если не считать специальных аспектов использования океанов, для решения которых необходимо знание биологии океана и прежде всего процессов биологической продуктивности, то эксплуатация биологических ресурсов является важнейшей. Однако в этом отношении существует представление о «безграничности» живых ресурсов. В океане не ограничены только запасы минеральные, химические и количество воды, доступной для опреснения. Биологические ресурсы океана, как и

на суше, ограничены. Это связано также и с особым качеством жизни. Человек может их увеличить, поддерживать или сократить.

Эксплуатация биологических ресурсов океана и получение из них пищи для человека, медицинских препаратов, кормовых и технических продуктов является важнейшей отраслью использования богатств океана. Мировое рыболовство дает продукцию на 30 млрд. руб. Это составляет 75% всех доходов, получаемых в морях и океанах [44]. Добыча нефти, минеральных и химических веществ из океанов будет увеличиваться. Однако первенствующая роль биологических продуктов останется. Оценка возможного вылова рыбы и нерыбных объектов — одна из важнейших практических задач изучения биологической продуктивности океана.

Исходя из трофических связей, мы определили (табл. 1), что годовая продукция нектона — 200 млн. тонн. Однако не весь нектон может служить объектом практического использования. Глубоководные рыбы и другие непромысловые организмы составляют, примерно, около половины всего урожая нектона. Кроме того, промысловые организмы не всегда концентрируются в количестве, рентабельном для лова. Лов в период размножения или молодом возрасте может подорвать запасы, или продукты будут неполноценными. Таким образом, потенциальная годовая продукция промысловых организмов, вероятно, не превышает 100 млн. тонн. Очевидно, что изъятие должно быть меньше потенциальной продукции, иначе можно подорвать запасы.

По статистике Мировых уловов Моисеев [45] и Мартинсен [41] считают возможным Мировой годовой улов до 70 млн. т. Грахам и Эдварс [60] — больше. В настоящее время в морях и океанах добывают 50 млн. т. Если даже учесть неиспользуемые объекты и неосвоенные районы, то нельзя рассчитывать на большее, чем удвоение добычи. Но это только при рациональном ведении промысла — так, чтобы не подорвать запасы и систематически создавать благоприятные условия для развития и умножения численности важнейших промысловых рыб и беспозвоночных, включая рациональную акклиматизацию, разведение и выращивание молоди, охрану нерестилищ, международный контроль над выловом и другие мероприятия.

Очевидно, что поиски новых районов и объектов промысла надо вести в районах прежде всего с высокой биологической продуктивностью. Как пример новых возможностей, укажем открытие под руководством Зенкевича [32] скоплений рыб на склоне Курило-Камчатской впадины, сделанные в 39-м рейсе «Витязя» в 1966 г. Таких примеров можно привести много, но они не снимают необходимости ведения рационального промысла во всех аспектах этого понятия!

Не всегда высокая первичная продукция создает хорошие условия для увеличения численности промысловых организмов. Приведем два примера. В 30-х годах в планктоне Каспийского моря, особенно в северной его части, развилась в колоссальных количествах крупная диатомея *Rhizosolenia Calcar-avis*. Это произошло в связи с резким падением уровня Каспия. При этом слой активного фотосинтеза приблизился к обильным питательными веществами илам на дне северного Каспия.

Каспийский зоопланктон не приспособлен к питанию такими крупными с твердым панцирем диатомеями. В результате мелкий зоопланктон не был обеспечен достаточно пищей, и его количество стало уменьшаться. Это привело к сокращению возможности питания крупного зоопланктона и личинок различных беспозвоночных бентоса. В итоге кормовые возможности молоди и взрослых рыб сократились. Это сказалось и на последующем уменьшении числа промысловых рыб.

В водах вблизи Центральной Америки иногда создаются благоприятные условия для массового развития токсических водорослей (Гим-

нодиниум и др.). Это вызывает гибель или уход рыб из этих районов. Как видим, развитие «несъедобных» или «вредных» существ хотя и повышает первичную продукцию, но сокращает возможности рыболовства.

4. ВЛИЯНИЕ НА СРЕДУ ОБИТАНИЯ

Биологическая продуктивность как важнейшая часть процесса трансформации и обмена энергии и веществ в океане осуществляет разнообразные воздействия на химию вод и илов, на процесс осадкообразования; на некоторые физические процессы.

В силу различных причин, о которых уже говорилось, в различных районах Мирового океана утилизация солнечной энергии меняется очень сильно. Кобленц-Мишке [36] определила, что в высокопродуктивных районах океана она равна 0,33%, а в бедных фитопланктоном районах всего 0,02%. Малая утилизация не должна нас удивлять. Ведь большая часть акватории океанов бедна питательными веществами. Кроме того, фитопланктон обитает в стометровой толще поверхностных вод. В этих условиях количество солнечной энергии, которую могут активно использовать водоросли, резко уменьшается с глубиной. И если в верхней части обитаемых вод водоросли полностью автотрофны, то с определенной глубины они становятся миксотрофными, т. е. частично используют углерод готовых органических веществ. Такая возможность была показана и экспериментально. Необходимо только наличие большого количества питательных солей и органических веществ [67, 68].

Кобленц-Мишке [36] определила, что в среднем для Мирового океана утилизация солнечной энергии фитопланктоном равна примерно 0,04%. Ничтожность освоения солнечной энергии лишь кажущаяся, — ведь процесс фотосинтеза идет около 3 миллиардов лет.

Таким образом ежегодное освоение в 0,04% солнечной энергии выражается в процессах формирования природы океана колоссальной величиной. Она равна величине, превышающей 100 миллионов общей суммы годовой энергии солнечной радиации, проникающей в воды океанов! Если при процессах в неживой природе солнечная энергия (нагрев воды, движение вод и др.) только рассеивается, то в процессе фотосинтеза она аккумулируется. Эта свободная энергия многократно используется в жизни обитателей всей водной толщи, различных химических процессах и осадкообразовании.

Знание количества органических и минеральных веществ, заключенных в организмах, можно перевести на геохимическую оценку. Для этого можно использовать широко известные работы Виноградова [69].

Весьма существенной частью изучения трансформации и обмена энергии и веществ в океане является определение судьбы продуцируемого в результате фотосинтеза свободного газообразного кислорода и потребление некоторых элементов, особо важных для построения клеточных образований.

В процессе первичного продуцирования для Мирового океана (воспользовавшись данными О. И. Кобленц-Мишке) получаем:

Выделяется:	кислорода	—	36×10^9	т в год
Потребляется:	азота	—	4×10^9	»
	фосфора	—	$0,5 \times 10^9$	»
	железа	—	$1,2 \times 10^9$	»

Особый интерес приобретают определения количества выделяемого газообразного кислорода. Еще недавно считалось, что Мировой океан дает около 240 млрд. тонн кислорода в год. Однако проведенные расчеты показали, что продукция кислорода в океане почти в 7 раз мень-

ше. Как видим, эти результаты близки к данным Стиманн Нильсен [66, 67], который произвел ревизию прежнего представления о преобладающем значении фотосинтеза водорослей в снабжении свободным кислородом воды и воздуха нашей планеты. Действительно так, было в первые миллиарды лет геологической истории Земли, до появления зеленой растительности на континентах. В настоящее время воздушная растительность выделяет свободного кислорода больше, чем водная, или их количественная роль близка. Однако, этот вывод не является общепринятым.

Данные Стиманн Нильсена, Кобленц-Мишке и других основаны на определении первичной продукции радиоуглеродным методом. Райтер [63, 64] считает, что этот метод дает заниженные результаты. Используя хлорофильный метод, Райтер приводит более высокие цифры и считает, что водоросли океана дают немного больше кислорода, чем наземная растительность. Но хлорофильный метод имеет еще большие погрешности, чем радиоуглеродный. Нет сомнения, что прежнее представление о 240×10^9 т кислорода в год из океана, сделанное на основе кислородного метода, неверно. Ведь этот метод дает хорошие результаты только в богатых фитопланктоном водах. Отсюда и повышенное представление о выработке кислорода водорослями. Кларк [59] считает, что надо делить участие фотосинтетиков океана и суши в кислородном балансе нашей планеты поровну.

Ежегодное извлечение 6 млрд. т азота, фосфора, железа, а также других элементов из морской воды составляет небольшую часть общего количества этих веществ, растворенных в водах океана. Но все эти питательные вещества извлекаются из тонкого поверхностного слоя воды, где идет фотосинтез. Здесь влияние фитопланктона (а в прибрежных водах и фитобентоса) на количество биогенных веществ весьма существенно и оно может лимитировать продукцию.

Известно большое различие в химизме океанских и речных вод. Особенно отличаются воды по содержанию карбоната кальция (CaCO_3).

Ежегодно реки вносят в океан 961 млн. т карбоната (CO_3) и 558 млн. т кальция [1]. Однако не происходит никакого существенного изменения процентного соотношения солевого состава вод океана в сторону «речного» типа, хотя поступление материковых вод идет постоянно, и примерно за 20 млн. лет должно было бы это произойти. Известьесодержащие организмы (кораллы, моллюски, корненожки, птероподы и многие другие) извлекают карбонат кальция для построения своих раковин и скелетов. Одного кальция [33] ежегодно отлагается с остатками организмов $1,4 \times 10^9$ т. Следовательно, речного кальция даже не хватает. Благодаря хорошей перемешиваемости вод океана принесенные речными водами вещества разносятся по всей акватории, используются и отлагаются там, где имеются подходящие условия. Теплые тропические воды насыщены CaCO_3 . Поэтому скелеты не растворяются и образуют большие скопления — коралловые рифы и острова. Холодные воды умеренных и полярных областей и абиссальных глубин свыше 5 км не насыщены CaCO_3 . Там известковые скелеты растворяются и не образуют скоплений [19].

В общей сложности организмы трансформируют в океане более 2-х млрд. т различных веществ, приносимых ежегодно реками.

Следует отметить, что темп биогенного осадкообразования в далеких от берегов районах океана значительно выше, чем терригенного. Юинг и Лэндисмен [58] указывают, что современная скорость известковых отложений от 0,4 до 1 см в 1000 лет, а глини от 0,05 до 0,5 см в 1000 лет.

Кроме известьесодержащих, широкое распространение имеют организмы с кремневым скелетом, особенно диатомовые и радиолярии. Диатомовые илы распространены в умеренных областях Северного и Южно-

го полушария, где массы диатомей составляют основу фитопланктона. Радиоляревые илы занимают обширные площади в тропической области, там, где они обычны в зоопланктоне.

Хотя в илах на дне захороняется менее 1% органических веществ, произведенных в слое фотосинтеза, но это «ничтожное» количество играет исключительную роль в океаническом осадкообразовании [53]. Особенно важно то, что с органическим веществом приносится свободная энергия. Она участвует с начала процесса диагенеза осадка являясь биогенной стадией преобразования осадков. Бордовский [14] отмечает: «Выпавшие в результате седиментации в осадок органические и минеральные частицы представляют собой сложную гетерогенную систему, между отдельными компонентами которой возникает активное взаимодействие. Главным источником энергии этой системы является энергия аккумуляции в органическом веществе. Под воздействием биогенных агентов, осуществляющих активное преобразование органического вещества в результате своей жизнедеятельности, в осадках происходит изменение физико-химических и химических условий». В. И. Вернадский, А. П. Виноградов [69], С. А. Зернов [33], Страхов [53] и другие неоднократно указывали на то, что организмы извлекают различные элементы. Так, кальция, магния, стронция в 10—100 раз больше, чем их содержится в морской воде; марганца и лития в 1000—10 000 раз больше; меди, цинка, бария в 10 000—100 000 раз больше; железа, алюминия, фосфора, кремния в 100 000—1 000 000 раз больше. Этот список можно было бы продолжить, так как в телах живых существ находятся самые различные элементы, включая редкие и рассеянные. В Японии было осуществлено опытное разведение асцидий для получения ванадия, которого много в их крови.

Сравнивая два рядом лежащие района, один с массовым количеством планктона, другой с небольшой биомассой, можно было установить, что в первом районе прозрачность воды на 10 м меньше, чем во втором. Это для центральной части Тихого океана [10]. Сопоставления с неретической зоной дали бы еще большие расхождения. С прозрачностью связана глубина проникновения общего количества света и его спектрального состава. Широко известны влияния скоплений организмов на поглощение и рассеяние акустических волн. Организмы, особенно их скопления, воздействуют и на другие физические процессы в океане.

Таков далеко не полный обзор трансформации и обмена энергии и веществ в океане, идущей под воздействием живых существ или связанный с образованным ими органическим веществом.

* * *

В заключение нужно сказать, что настоящая статья является попыткой дать представление лишь о масштабах биологической трансформации и обмена энергии и веществ в океане, не затрагивая их механизма. Приводимые цифры и многие соображения требуют уточнения, возможно даже пересмотра.

Нам казалось необходимым сделать данное обобщение (не претендуя на его полноту), чтобы привлечь внимание исследователей к проблеме биологической трансформации и обмена энергии и веществ в океане.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алехин О. А. 1953. Основы гидрохимии. Гидрометиздат.
2. Бернал Дж. 1965. Происхождение жизни в прибрежной зоне океана. Сб. Океанография. Изд-во «Прогресс».
3. Беклемишев К. В. 1957. О пространственных взаимоотношениях морского фито- и зоопланктона. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 20.

4. Беклемишев К. В. 1961. Влияние атмосферных циклонов на поля питания китов в Антарктике. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 50.
5. Богданов Ю. А. 1966. Взвешенное органическое вещество в водах Тихого океана. Тезисы докладов 2-го Межд. океанограф. конгр. Изд-во «Наука», М.
6. Богоров В. Г. 1939. Суточная вертикальная миграция *Euritemora Grimmeri* в Каспийском море. Сб. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океанол., посвященный деятельности Н. М. Книповича.
7. Богоров В. Г. 1941. Биологические сезоны в планктоне различных морей. Докл. АН СССР, 27, № 1.
8. Богоров В. Г. 1950. Жизнь моря. Изд-во «Молодая гвардия».
9. Богоров В. Г. 1958. Единство природы океана. Вестн. Мос. гос. ун-та, сер. геогр., № 4.
10. Богоров В. Г. 1960. Географические зоны в Центральной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 21.
11. Богоров В. Г., Виноградов М. Е. 1961. Некоторые черты распределения планктона в поверхностных водах Индийского океана зимой 1959/60. Океанол. исслед., разд. 10, № 4. МГГ.
12. Богоров В. Г., Зенкевич Л. А. 1966. Биологическая структура океана. Сб. Экология водных организмов. Изд-во «Наука», М.
13. Богоров В. Г. 1966. Первичная продукция океана и ее использование. Вестн. АН СССР, № 6.
14. Бордовский О. К. 1964. Накопление и преобразование органических веществ в морских осадках. Изд-во «Недра».
15. Бурков В. А. 1966. Структура течений Тихого океана и их номенклатура. Океанология, VI, вып. 1.
16. Вернадский В. И. 1923. Живое вещество в химии моря. Петроград.
17. Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Изд-во АН БССР, Минск.
18. Винберг Г. Г. 1965. Биотический баланс веществ и энергии и биологическая продуктивность водоемов. Гидробиол. ж., I, № 1.
19. Виноградов А. П. 1949. Биогеохимические провинции. Тр. юбил. сессии АН СССР (1946 г.), посвящ. 100-летию со дня рождения Е. В. Докучаева.
20. Виноградов А. П. 1962. Изотопы кислорода и фотосинтез. 22-ое Тимирязевское чтение. Ин-т физиологии растений АН СССР.
21. Виноградов А. П. 1967. Образование океанов. Изв. АН СССР, сер. геол., III, № 4.
22. Виноградов М. Е. 1952. Влияние дыхания зоопланктона на уменьшение содержания кислорода в различных слоях воды. Докл. АН СССР, 82, № 4.
23. Виноградов М. Е. 1955. Вертикальные миграции зоопланктона и их роль в питании глубоководной пелагической фауны. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 13.
24. Виноградов М. Е. 1960. Количественное распределение глубоководного планктона в западной и центральной частях Тихого океана. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 41.
25. Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1954. Некоторые особенности распределения планктона в водах экваториальных течений Тихого и Индийского океанов. Океанол. исслед. МГГ, разд. 5. Изд-во «Наука», М.
26. Виноградова З. А. 1964. Некоторые биохимические аспекты сравнительного изучения планктона Черного, Азовского и Каспийского морей. Океанология, IV, вып. 6.
27. Зенкевич Л. А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, I. Советская наука.
28. Зенкевич Л. А. 1956. Биологические основы промыслового использования океана. Природа, № 1.
29. Зенкевич Л. А., Барсанова Н. Г., Беляев Г. М. 1960. Количественное распределение донной фауны в абиссали Мирового океана. Докл. АН СССР, 130, № 1.
30. Зенкевич Л. А. 1965. Специальная количественная характеристика глубинной жизни в океане. Сб. Океанография. Изд-во «Прогресс».
31. Зенкевич Л. А. 1956. О древности океана и о значении в решении этого вопроса истории морской фауны. Океанология, VI, вып. 2.
32. Зенкевич Л. А. 1967. 39-ый рейс «Витязя». Природа, № 2.
33. Зернов С. А. 1949. Общая гидробиология. Изд-во АН СССР.
34. Кальвин М. 1957. Химическая эволюция и происхождение жизни. Сб. Возникновение жизни на Земле. Изд-во АН СССР.
35. Канаева И. П. 1963. Некоторые особенности распределения планктона в Атлантическом океане. Океанология, III, вып. 6.
36. Кобленц-Мишке О. О. 1965. Величина первичной продукции Тихого океана. Океанология, V, вып. 2.
37. Крей И. 1965. Баланс живой и мертвой материи в океанах. Сб. Океанография. Изд-во «Прогресс».
38. Крисс А. Е., Мишустина И. Е., Мицкевич И. Н., Земцова Э. В. 1964. Микробное население Мирового океана. Видовой состав, географ. распределение. Изд-во «Наука».

39. Красновский А. А. 1957. О развитии способа действия фотокаталитической системы организмов. Сб. Возникновение жизни на Земле. Изд-во АН СССР.
40. Лукас С. Е. 1965. Взаимосвязь между водными организмами через посредство внешних метаболитов. Сб. Океанография. Изд-во «Прогресс».
41. Мартинсен Г. В. 1964. Современное состояние Мирового рыболовства и перспективы его развития. Океанология, VI, вып. 6.
42. Мартинсен Г. В. 1967. Зависимость распределения уловов рыбы и нерыбных объектов от глубины. Сб. науч.-техн. информ. о достижениях рыбной пр.-сти. № 3.
43. Миллер С. 1957. Образование органических соединений на первичной Земле. Сб. Возникновение жизни на Земле. Изд-во АН СССР.
44. Михайлов С. В. 1964. Экономическое значение Мирового океана. Океанология, IV, вып. 3.
45. Моисеев П. А. 1964. Некоторые данные о развитии состояния Мирового рыболовства. Вопросы ихтиологии, IV, вып. 2(31).
46. Опарин А. И. 1957. Происхождение жизни на Земле. Изд-во АН СССР.
47. Опарин А. И. 1965. Возникновение жизни в океане. Сб. Океанография. Изд-во «Прогресс».
48. Павловская Т. Е., Пасынский А. Г. 1957. Первичное образование аминокислот в ультрафиолетовых лучах и в электрическом разряде. Сб. Возникновение жизни на Земле. Изд-во АН СССР.
49. Семина Г. И. 1957. Факторы, влияющие на вертикальное распределение фитопланктона в море. Тр. Всес. гидробиол. о-ва, 8.
50. Скопинцев Б. А. 1950. Органическое вещество в природных водах (водный гумус). Тр. Гос. океаногр. ин-та, вып. 17.
51. Сорокин Ю. И. 1957. Эволюция хемосинтеза. Сб. Возникновение жизни на Земле. Изд-во АН СССР.
52. Стил И. Н. 1965. Первичная продукция. Сб. Океанография. Изд-во «Прогресс».
53. Страхов Н. М. 1960. Основы теории литогенеза. Изд. АН СССР, М.
54. Хайлов К. М. 1961. Об эволюции метаболических связей в сообществах морских организмов. Сб. Физиология морских животных. Тр. океаногр. комисс. АН СССР. Изд-во «Наука».
55. Хатчинсон. 1965. Постановка некоторых проблем с точки зрения биолога. Сб. Океанография. Изд-во «Прогресс».
56. Химия Тихого океана. Ин-т океанол. АН СССР. Изд-во «Наука».
57. Филатова З. А., Зенкевич Л. А. 1965. Количественное распределение глубоководной донной фауны Тихого океана. Тезисы докладов 2-го Межд. океаногр. конгр. Изд-во «Наука».
58. Юнг М., Лендисмен М. 1965. Очертание и строение океанических бассейнов. Сб. Океанография. Изд-во «Прогресс».
59. Clarke G. L. 1966. Elements of Ecology. J. Wilen, N-Y, London.
60. Graham H. W., Edwards R. L. 1962. The World biomass of Marine fishes. Fish in Nutrition. International Congress.
61. Davigneand P. et Tanghe M. 1962. Ecosystemes et Biosphere. L'ecologie Science Moderne de Synthese, 2, Bruselles.
62. Reid, Joseph L. Jn. 1962. On circulation, phosphate-phosphorus content, and zooplankton volumes in the upper part of the Pacific Ocean. Limnology and Oceanography, 7, No 3.
63. Ryther I. H. 1959. Potential Productivity of the Sea. Science, 130, No. 3376.
64. Ryther I. H. 1960. Organic production by Plankton Algae and its environmental Control. The Ecology Algae Publ., No. 2, University of Pittsburgh.
65. Steemann—Nielsen E. 1937. On the relation between the quantities of phytoplankton and Zooplankton in the Sea. J. du Conseil, XII, No. 2.
66. Steemann Nielsen E., Jensen E. A. 1957. Primary oceanic production, the autotrophic production of organic matter in the oceans. Galathea Reports, I.
67. Steemann Nielsen E. 1960. Productivity of the Oceans. Annual Review of Plant Physiology, II.
68. Strickland J. D. H., Tekhune L. D. B. 1961. The study of in situ marine photosyntes using a Large plastic bag. Studies Fish. Res. Board of Canada, No 644.
69. Vinogradov A. P. 1953. The elementary chemical composition of marine organisms, Memoir Sears foundation for marine res., New Haven.

BIOLOGICAL TRANSFORMATION AND EXCHANGE OF ENERGY
AND SUBSTANCES IN THE OCEAN

Summary

The nature of the ocean may be thought of as a mighty process of transformation and exchange of energy and substances. The biological part of this process is one of the sides of the single nature of the ocean. Since the formation of the ocean the evolution of its nature has been proceeding under the influence of space, terrestrial and, after the appearance of life, of biological processes. The formation of the ocean began almost simultaneously with the Earth's crust formation. Living organisms were nonexistent in it. That was Abiotic Ocean. With the appearance of living organisms they began influencing the formation of the ocean nature. The ocean became Biotic. Originally, until approximately 3×10^9 years ago, its environment had been reductive. That was Ancient Ocean. It was devoid of free oxygen but contained much CO_2 and was inhabited by heterotrophic organisms feeding on dissolved organic matter. Then photosynthesers developed. They transformed the environment into oxidizing one. CO_2 content reduced, free oxygen appeared. Organisms with different types of feeding made their appearance: autotrophic and new heterotrophic.

Biological productivity is the most important part of the transformation and exchange of energy and substances in nature. Tables 1, 2, 3, 4 contain the pertinent figures obtained by the author. Despite some shortcomings due to the fact that the problem is not yet clearly understood, the figures make it possible to draw some conclusions. In the ocean the biomass of animals is greater than that of algae. This is possible because phytoplankton reproduces almost every day and its production exceeds that of zooplankton tenfold. Zoobenthos production is 180 times less and nekton production is almost 3000 times less than primary production. Not the whole of the nekton production (per year) can be utilized by man. Only about 100×10^6 tons can be considered as potential production, whereas industrial production values are still lower.

The organisms take up the solar energy, redistribute different substances and gases, take part in marine sedimentation. As a result of algal photosynthesis 36×10^9 tons of oxygen per year is released. The uptake for the same time is: nitrogen — 4×10^9 tons, phosphorus — $0,5 \times 10^9$ tons, iron — $1,2 \times 10^9$ tons and some other elements.