

ГИДРОБИОНТЫ КАК ФАКТОР РЕГУЛЯЦИИ ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА И МИГРАЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2003 С.А. Остроумов

Московский государственный университет

В.И.Вернадский подчеркивал важную роль живого вещества в миграции химических элементов на поверхности Земли, включая гидросферу. На основе данных, накопленных в гидробиологии, лимнологии, биологической океанографии, можно сделать некоторые обобщения. Предлагается классификация некоторых типов миграции элементов, которая включает векторные и стохастические, а также циклические и нециклические миграции. Подчеркнута и анализируется роль живого вещества в регуляции того, какую роль в наблюдаемом перемещении вещества (химических элементов) играет тот или иной тип миграции. Рассмотрены две группы важных регуляторных факторов (биотические и абиотические). Структурирование миграций химических элементов на поверхности Земли находится под комплексным регуляторным воздействием обеих групп факторов. Расширяя область использования термина «биокошный», предложенного В. И. Вернадским (термина, который подразумевает совместное и взаимосвязанное действие и биотических, и абиотических факторов), в статье предлагается рассмотреть биокошную регуляцию перемещений вещества и миграций химических элементов в биосфере, включая дихотомию в точках бифуркации между векторными и стохастическими, а также циклическими и нециклическими типами миграции элементов. Обобщающие выводы основаны на эмпирическом материале литературы и собственных экспериментов (например, ДАН 2000. Т. 373. № 2. С. 278; ДАН. 2001. Т. 379. № 3. С. 426; С.А.Остроумов, «Биологические эффекты при воздействии поверхностно-активных веществ на организм». М., 2001).

В.И.Вернадский указал на важность изучения миграции химических элементов, определяемой живыми организмами, которую он назвал “биогенной миграцией элементов” (например, [4, 6]).

Накоплен значительный эмпирический материал о перемещении вещества в водных экосистемах (например, [3, 7, 8, 10, 21, 22]). При проведении анализа тех перемещений вещества, которые связаны с самоочищением водоемов и водотоков, автором была сформулирована концепция водной экосистемы как крупномасштабного диверсифицированного биореактора [16]. Функционирование экосистемы как биореактора (его можно назвать также геохимическим биореактором) включает в себя осуществление, катализ и регуляцию перемещения веществ через водную толщу, в том числе потоков биогенных элементов. Необходимо продолжать поиск новых обобщений, касающихся миграции элементов (перемещений веществ) в водных экосистемах. Некоторые из шагов в этом направлении сделаны ниже.

Цель данной работы – проанализировать

некоторые общеэкологические стороны вопроса о роли биоты в регуляции перемещения вещества (химических элементов) в экосистемах.

На основе знаний о потоках вещества в водных экосистемах (например, [1-3, 8, 11, 13, 14, 24]) и с учетом некоторых наших работ [17-20], представляется целесообразным сформулировать некоторые обобщения. Автор самокритично оценивает предлагаемые формулировки и готов рассматривать их как временные постулаты или рабочие гипотезы, подлежащие дальнейшему критическому анализу, проверке и пересмотру.

Для удобства анализа **предлагается выделять следующие типы миграции (перемещений) вещества (химических элементов) в экосистемах (примеры даны ниже) :**

(1) векторные и стохастические перемещения;

(2) циклические и нециклические перемещения.

В.И. Вернадский в работах о “биогенной миграции элементов” [4,5] неоднократно ак-

центрировал роль живого вещества как *движущей силы* перемещения и *фактора ускорения* миграции химических элементов. В данной работе предлагается акцентировать важность и другой стороны роли живых существ – роли *регулятора* небиогенных перемещений (регулятора небиогенной миграции) элементов.

Примером небиогенной миграции может служить оседание частиц взвешенного вещества (независимо от их природы – в том числе оседание частиц взвешенного вещества небиогенной природы) под действием гравитационного поля Земли. Конечно, роль регулятора миграции элементов выполняют и биотические, и абиотические факторы, действующие в сочетании.

Чтобы подчеркнуть, что мы стремимся не упускать из виду ни биотические, ни абиотические факторы, ни важность их сочетания и совместного действия, целесообразно говорить о *биокосном* контроле перемещения химических элементов (прилагательное “биокосный” широко применялось Вернадским, когда он хотел подчеркнуть важность и тесное взаимодействие, единство обеих сторон явления – биотической и абиотической [4, 5]).

Для удобства анализа целесообразно сформулировать два обобщения, приведенные ниже.

Обобщение 1. В водных экосистемах имеет место конкурентное единство и биокосная регуляция процессов векторного и стохастического перемещения химических элементов.

Это обобщение охватывает собой следующие четыре положения, совокупность которых в некоторой мере является расшифровкой содержания вышеприведенного обобщения – или его изложением в более развернутом виде.

1. Выделяются два типа процессов перемещения химических элементов в водных экосистемах : *векторные* (такowymi, в частности, является гравитационное оседание частиц (например, [11]), в том числе пеллет (например, [13, 18, 19]) и морского снега; вертикальные миграции планктона) и *стохастические* (например, хаотическое перемещение планктона).

2. Оба типа процессов тесно переплетаются и накладываются друг на друга (например, зоопланктон может одновременно участвовать и в хаотическом движении, и в вертикальных миграциях со скоростью 0,38 – 16 см в секунду [8].

3. Оба типа процессов могут конкурировать друг с другом. Например, морская бактерия может либо оставаться парить во взвешенном состоянии и хаотически броунироваться, либо прикрепиться к более крупной частице и седиментировать в гравитационном поле Земли. В результате скорость перемещения вещества бактерии может очень значительно ускориться, поскольку пеллетные частицы, в зависимости от формы и размеров, опускаются на дно со скоростью 100- 150 м в сутки, а наиболее крупные из них – до 500 м в сутки [13] .

4. Регуляция того, какая судьба предстоит частице (например, будет ли парить неприкрепленная бактерия или она начнет седиментировать вместе с более крупной частицей) или какой тип процесса будет доминировать (например, в случае векторного или стохастического перемещения особей зоопланктона) осуществляется совместно биотическими и абиотическими факторами. Игнорирование любой из этих двух составляющих (биотической или абиотической) чревато потерей адекватности при описании, анализе и понимании векторных и хаотических перемещений химических элементов.

Примером сочетания и биотических, и абиотических факторов в определении масштабов векторного переноса вещества являются так называемые маргинальные фильтры вблизи устьев крупных рек [13], где происходит массивное выпадение веществ из воды в донные осадки. В этих системах биотическими факторами является фитопланктон и зоопланктон; абиогенными факторами являются содержание растворенных и коллоидных веществ (например, оксигидраты железа и др.), свет, силы гравитации, градиент солености воды (в пределах солености от 5 до 20 ‰ происходит перезарядка коллоидов и образование крупных хлопьев) и др. Скорость седиментации и накопления донных осадков в зоне маргинально-

го фильтра вблизи устья реки Лены достигает свыше 1500 мм за 1000 лет, что значительно (почти на два порядка) превышает скорости седиментации 10-20 мм за 1000 лет, свойственные областям шельфа Арктики за границами зоны маргинального фильтра [13]. В маргинальном фильтре Енисея максимум вертикальных потоков осадочного вещества при солёности 15 ‰ достигал свыше $22 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, т.е. “масштабы осаждения осадочного вещества достигают лавинных значений, идет лавинная седиментация” [13]. Хотя и несколько меньшие, но значительные масштабы осаждения вещества выявлены и в других водных экосистемах – например, в фиордах Норвегии осаждаются до $2 - 7 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ [13].

В работе, проведенной совместно с Институтом биохимии РАН, нами экспериментально изучено оседание на дно водной экосистемы химических элементов в составе пеллет двустворчатых моллюсков (*Unionidae*), а также легочных моллюсков *Lymnaea stagnalis*. По оценкам, за 120 дней вегетационного сезона на один м^2 дна пресноводного водоема может оседать 14,9 - 55,3 г углерода, 0,6 - 2,3 г азота, 0,1 - 0,3 г фосфора, 0,4 - 1 г кремния [18,19]. В этих работах, а также в других работах, проведенных нами при содействии сотрудников Plymouth Marine Laboratory (Плимут, Великобритания; P. Donkin, J. Widdows), кафедры микробиологии МГУ (Н.Н.Колотилова) и ИНБЮМ (Севастополь), было выявлено, что на количество перемещающихся на дно химических элементов может оказывать воздействие такой фактор, как химическое загрязнение воды, причем действие этого абиотического фактора опосредовано биологическим фактором (снижением трофической активности морских и пресноводных моллюсков и соответственно снижением образования ими пеллет) [17, 18, 19, 23].

Некоторые другие примеры сочетания действия биотических и абиотических факторов при регуляции перемещений вещества см. в [17, 20]. Одним из важных факторов являются фильтраторы (в том числе фильтраторы зоопланктона и зообентоса). Биомасса зоопланктона (без простейших) Мирово-

го океана по оценкам, составляет около $19,8 \cdot 10^9 \text{ т}$ (т.е. около 19,8 миллиардов тонн) [8]. Биомасса бентоса Мирового океана, по-видимому, приблизительно на порядок меньше; по некоторым оценкам она составляет около 3,3 миллиардов тонн [13]; хотелось бы подчеркнуть, что оценки биомассы (в особенности бентоса) носят приближенный характер. Существующие оценки доли первичной продуктивности водных экосистем, достигающей дна, также носят предварительный и приближенный характер. Считают, что величина суммарного потока вещества в гидросфере/биосфере (в слое 0-200 м), по оценкам, составляет (в сыром весе) в тропической зоне Тихого океана около $3,1 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, в умеренной зоне (в случае Курило-Камчатского района) около $12 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, в Японском море – около $8 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Связанный с этим поток энергии составлял в тропической зоне Тихого океана около $9,1 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, в Курило-Камчатского района) около $19,2 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, в Японском море – около $8 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (Сажин, 1986, цит. по [13]).

По оценкам, в экосистемах некоторых озер достигает дна в среднем около 15% первичной продукции и в конце концов в донных отложениях аккумулируется за год около 12% от чистой первичной продукции (Wetzel et al., 1972, цит. по [3]). Полагают, что в донных осадках Мирового океана сохраняется около 0,4% первичной продукции в год (Романкевич, 1977, цит. по [13]), что в геологическом масштабе времени очень много, поскольку означает, что за 100 лет в осадочных толщах сохраняется 40% первичной продукции всего Мирового океана, а за 200 с небольшим лет сохраняется количество органического углерода, практически равное годовой продукции фотосинтеза всего Мирового океана. Последняя составляет, по различным оценкам, от 20 до 100 миллиардов тонн углерода в год [9].

Глобальные оценки направленного переноса вещества можно рассмотреть с большей степенью детализации, если учитывать, что пути этого переноса могут содержать циклические и нециклические участки траектории. Поэтому целесообразно сформулировать сле-

дующее обобщение.

Обобщение 2. В водных экосистемах имеет место конкурентное единство и биокосная регуляция циклических и нециклических путей химических элементов, представляющих собой цепи последовательных переходов химических элементов из одной фазы в другую (межфазовые переходы) и из одного организма в другой (межорганизменные переходы).

Это обобщение охватывает собой следующее четыре положения.

1. Выделяются два типа процессов перемещения химических элементов в водных экосистемах : *циклические* (например, атомы углерода из растворенной двуокиси углерода при фотосинтезе переходит в состав биомолекул [22]; они окисляются и атомы углерода переходят опять в фонд растворенного CO_2) и *нециклические* (например, атомы углерода из растворенной двуокиси углерода переходят в состав биомолекул фитопланктона, затем в состав зоопланктона и зообентоса [2, 15], затем в составе пеллет [11, 13, 18, 19] , которые оседают и достигают дна, где ассимилируется моллюсками; затем атомы углерода захораниваются в донных отложениях в составе створок раковин). Во многих озерах в среднем около 60 % чистой первичной продукции (т.е. углерода, связанного в результате фотосинтеза) потребляется в микробальной петле, никогда не достигая дна [3], что говорит о важной роли циклических процессов перемещения углерода. В морских экосистемах доля чистой первичной продукции, не достигающая дна, еще выше.

2. Оба типа процессов (циклические и нециклические перемещения) переплетаются; траектории циклических и нециклических переходов конкретных атомов могут иметь общие участки.

3. Пути обоих типов могут конкурировать друг с другом. Часть углерода биомолекул фитопланктона вернется в состав фонда растворенной в воде CO_2 , часть будет захоронена в донных осадках.

4. Регуляция вероятности осуществления того или иного перехода в точках бифуркации путей миграции (траекторий) конкретных атомов осуществляется совместно био-

тическими и абиотическими факторами.

Даже небольшие сдвиги в перераспределении вероятностей переключения потоков элементов по тому или иному пути имеют большое значение, поскольку абсолютные величины этих потоков в Мировом океане огромны. Так, фонд неорганического углерода в поверхностных водах Мирового океана ($700 \cdot 10^{15}$ г) почти равен содержанию углерода в атмосфере ($720 \cdot 10^{15}$ г). В глубинных водах океана содержание неорганического углерода почти на два порядка выше – $36700 \cdot 10^{15}$ г. Еще выше содержание углерода в донных осадках Мирового океана, сформированных при значительном участии биоты – по приближенным оценкам, запасы углерода в поверхностной части морских осадков составляют порядка 10^{22} г [12]. Эти запасы углерода сформированы благодаря активности живых организмов, общая биомасса которых в Мировом океане значительно уступает вышеприведенным фондам углерода - общее содержание углерода в морской биоте составляет около $3 \cdot 10^{15}$ г [12].

Вышеприведенные обобщения (1 и 2) конкретизируются в виде нескольких более частных следующих положений, которые отражают значительный объем фактов, накопленных современной гидробиологией [3, 11, 21, 24].

Положение 1. Биологические процессы (и гидробионты) участвуют в регуляции и определении доли вещества (химических элементов), достигающих конца в цепи той или иной траектории при *векторном* перемещении вещества через экосистему.

Положение 2. Биологические процессы (и гидробионты) участвуют в регуляции и определении количества (доли) вещества, вовлеченного в *циклические* межфазовые и межорганизменные переходы.

Положение 3. Биологические процессы (и гидробионты) участвуют в регуляции и определении количества (доли) вещества (химических элементов), длительное время *удерживаемых в петлях циклических переходов* (как межфазовых, так и межорганизменных) внутри экосистемы.

Из предыдущего положения вытекает немаловажное следствие:

Следствие 1. Биологические процессы (и гидробионты) влияют на *среднюю длительность* удержания атомов биогенных элементов (в том числе углерода и других) в циклических процессах внутри экосистемы, что сказывается на длительности удержания химических элементов экосистемой в целом.

Отсюда вытекает еще одно практически важное следствие (см. ниже), обусловленное тем, что существует связь между биологическим разнообразием (количеством видов, обилием организмов) и потенциальным разнообразием процессов преобразования и перемещения вещества в экосистеме:

Следствие 2. Сохранение биоразнообразия способствует сохранению способности экосистемы регулировать перемещения вещества и в той или иной мере длительно удерживать атомы углерода и биогенных элементов внутри экосистемы.

Итак, изложенное выше приводит к выводу о существовании дополнительных аргументов в поддержку необходимости сохранения биоразнообразия в целом и конкретно биоразнообразия водных экосистем. Эти аргументы связаны с тем, что разнообразие водных организмов участвует в регуляции процессов перемещения вещества в водных экосистемах, что является существенным элементом регуляции геохимических процессов и стабилизации биосферы.

Некоторые из положений, сформулированных в данной работе, кратко суммированы в таблице 1.

В заключение нельзя не отметить, что наша работа еще раз подтверждает обобщение В. И. Вернадского, писавшего, что “живое вещество... геологически... является самой большой силой в биосфере и определяет... все идущие в ней процессы...” [5]. Думается также, что получены дополнительные основания для видения водной экосистемы как аналога биореактора [16], в котором происходят сложные превращения и перемещения веществ, причем последние зависят от биотических и небитических факторов и находятся под их совместным комплексным (биокосным) контролем. Подобно тому, как изучение и использование процессов, протекающих в биореакторе, называют биотехно-

логией, изучение и осуществление процессов перемещения веществ, протекающих в водной экосистеме и гидросфере, можно рассматривать как биогеотехнологию.

Полагаем, что рассмотрение особенностей и закономерностей структурирования потоков и перемещений вещества (химических элементов) в водных экосистемах, проведенное в данной работе, будет способствовать внесению вклада в обсуждение и развитие количественной и теоретической гидробиологии [3], окажется полезным для моделирования экосистем и разработки некоторых фундаментальных вопросов экологии.

Благодарность. Автор благодарит В.Д.Федорова, М.Е.Виноградова, А.П.Лисицына, В.В.Малахова, Е.А.Крикунунова, сотрудников кафедры гидробиологии МГУ и РАН за критическое обсуждение некоторых затронутых вопросов, J. Widdows, P. Donkin, N. Walz, Н.Н.Колотилову, Т. А. - Остроумову, а также Г.Е.Шульмана, Г.А.-Финенко, З.А.Романову и других сотрудников ИНБЮМ за помощь в работе. Часть работы поддержана Open Society Institute (RSS) и Фондом МакАртуров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981.
2. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Наука, 1989. -152 с.
3. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. Санкт-Петербург: Наука. 2000.
4. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965.
5. Вернадский В.И. Научная мысль как планетное явление. М.: Наука, 1991.
6. Вернадский В.И. Биосфера. М.: Издательский дом “Ноосфера”, 2001.
7. Винберг Г.Г. Гидробиология / В кн.: История биологии. ред. Л.Я.Бляхер. М.: Наука. 1975.
8. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М.: Наука, 1987.

Таблица 1. Примеры роли гидробионтов в регуляции перемещений вещества в водных системах (пояснения в тексте)

Общие характеристики перемещений веществ	Примеры дополнительных, более детальных характеристик перемещений веществ	Участие водной биоты (отдельные примеры)
Скорость перемещений элементов	Повышение скорости перемещения элементов	Биодеградация веществ бактериями и грибами
	Снижение скорости перемещения элементов	Связывание углерода в трудноразрушаемых соединениях (лигнин, гуминовые кислоты, спорополленин и др.); иммобилизация элементов в донных отложениях и осадочных породах
Степень направленности перемещения элементов	Усиление направленности	Вертикальные миграции зоопланктона
	Уменьшение роли направленного перемещения и увеличение роли стохастического перемещения	Хаотическое перемещение взвешенных в воде бактерий; хаотическое движение зоопланктона при отсутствии направленных перемещений
Степень цикличности перемещений химических элементов	Увеличение роли циклических перемещений	Микробные петли в водных экосистемах
	Увеличение роли нециклических перемещений	Образование и осаждение на дно (седиментация) пеллет, экзувиев, раковин
Среднее время удержания химических элементов в водной экосистеме	Увеличение среднего времени удержания углерода в экосистеме	Увеличение времени удержания элементов в водной экосистеме за счет роста и поддержания биомассы
		Увеличение времени удержания элементов в водной экосистеме вследствие захоронения в донных осадках и осадочных породах

9. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Конев О.В., Шербастов С.В. 1996. Фотосинтетическая продукция Мирового океана по спутниковым и экспедиционным данным // Океанология. 1996. т.36.

№ 4.
10. Галимов Г.А., Кодина А.А. Исследование органического вещества газов в осадочных толщах Мирового океана. М.: Наука, 1982.

11. *Израэль Ю.А., Цыбань А.В.* Антропогенная экология океана. Л.: Гидрометеиздат, 1989.
12. *Заварзин Г.А.* Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984.
13. *Лисицын А.П.* Потоки вещества и энергии во внешних и внутренних сферах Земли / В кн.: Глобальные изменения природной среды –2001 (Ред. Добрецов Н.Л., Коваленко В.И.). Новосибирск: Издательство СО РАН, филиал “Гео”. 2001.
14. *Матишов Д.Г., Матишов Г.Г.* Радиационная экологическая океанология. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 2001.
15. *Монаков А. В.* Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ, 1998.
16. *Остроумов С.А.* Водная экосистема: крупноразмерный диверсифицированный биореактор с функцией самоочищения воды // ДАН, 2000, Т. 374, №3.
17. *Остроумов С.А.* Биологические эффекты при воздействии поверхностно-активных веществ на организмы. М.: МАКС-Пресс, 2001.
18. *Остроумов С. А., Колесников М. П.* Биокатализ переноса вещества в микрокосме ингибируется контаминантом: воздействие ПАВ на *Lymnaea stagnalis* // ДАН, 2000. Т. 373. № 2.
19. *Остроумов С.А., Колесников М.П.* Пеллеты моллюсков в биогеохимических потоках С, N, P, Si, Al // ДАН, 2001. Т. 379. № 3.
20. *Остроумов С.А., Федоров В.Д.* Основные компоненты самоочищения экосистем и возможность его нарушения в результате химического загрязнения // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1999. №1.
21. *Суценья Л.М.* Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975.
22. *Федоров В.Д.* О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1979.
23. *Ostroumov S.A.* Inhibitory analysis of top-down control: new keys to studying eutrophication, algal blooms, and water self-purification // Hydrobiologia. 2002. Vol. 469.
24. *Wetzel, R. G.* Limnology: Lake and River Ecosystems. San Diego: Academic Press, 2001.

AQUATIC ORGANISMS AS A FACTOR IN THE REGULATION OF THE FLOWS OF MATTER AND MIGRATIONS OF CHEMICAL ELEMENTS IN AQUATIC ECOSYSTEMS

© 2003 S.A. Ostroumov

Moscow State University

V.I.Vernadsky underlined the important role of living matter in determining the pattern of migrations of chemical elements on the surface of Earth, including the hydrosphere. On the basis of the data accumulated in hydrobiology, limnology, and biological oceanography, some conceptual conclusions could be made. The classification of migrations of elements, as proposed in this paper, can include the following types: vectorial and stochastic, cyclic and non-cyclic migrations. The role of living matter in regulation of that which proportion of matter (chemical elements) undergo any of those types of migrations is analyzed. Author consider both groups of factors (biotic and abiotic ones) as important in that regulation. The structurization of the migrations of chemical elements on the surface of Earth is under the combined and complex control of the both groups of the factors. Extending the area of usage of the unique adjective proposed by Vernadsky (“biocosny”, which means formed as a process and result of the combined and closely interwoven action of biotic and abiotic factors; the adjective consists of two parts, “bio” and “cosny”, the latter means “inert” in Russian and reflects the sum of abiotic factors), we consider the complex biocosny regulation of migrations of matter and chemical elements in the biosphere, including the regulation of dichotomies at the points of bifurcations among the vectorial and stochastic, as well as cyclic and non-cyclic types of their migrations. The conceptual conclusions are based on the empirical data in literature and the results of our experiments (e.g., Ostroumov, Kolesnikov 2000, 2001; Ostroumov 2001).