

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Экология моря

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1980 г.

Выпуск 1

Институт биологии
южных морей АН УССР
БИБЛИОТЕКА
№ 3 с/к

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1980

14. Чепурнова Э. А., Лебедева М. Н., Витюк Д. М. Количественное развитие бактериальной жизни и его связь с распределением взвешенного органического вещества в морях средиземноморского бассейна. — В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море: 67 рейс НИС «Академик А. Ковалевский», сентябрь—октябрь 1970. Киев: Наук. думка, 1973, с. 77—97.

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

Поступила в редколлегию
16.01.79

G. V. SHUMAKOVA

SEASONAL DYNAMICS OF THE BACTERIOPLANKTON NUMBER, BIOMASS AND PRODUCTION IN THE SEVASTOPOL BAY

Summary

A rather high number of bacteria (571-1395) thous cells/ml characteristic of the shelf mesotrophic waters was registered in the bay during a year. The rate of bacteria multiplication at the in situ temperature changed significantly ($K=0.30-0.68$). Two maxima (in March and in May) are characteristic of the saprophytic bacteria dynamics. The increase in the saprophytes number and activation of the bacteria multiplication rates were preceded by the outburst in the phytoplankton development.

УДК 576.8.01.312

Л. Н. ПШЕНИН

ПРОЦЕССЫ ГЕТЕРО- И ФОТОАВТОТРОФНОЙ АЗОТФИКСАЦИИ В ПРИПОВЕРХНОСТНОЙ ВОДЕ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ

В предыдущих сообщениях [5, 6] мы уже касались дифференцированной оценки скоростей процессов гетеротрофной и фотоавтотрофной азотфиксации в море с одновременным учетом количественного содержания соответствующих групп азотфиксаторов. Полученные в центральноамериканских морях в 1972 г. результаты показали, что скорости этих процессов закономерно различаются между собой. Дифференцированная оценка вносит значительные коррективы в величину тотальнойточной азотфиксации, поэтому необходимы подобные исследования также в других районах и широтах Мирового океана. Особый интерес они приобретают, если осуществляются в комплексе с другими гидробиологическими исследованиями. Именно так была выполнена настоящая работа в Севастопольской бухте в течение 1976 г. Задачей исследования было изучение в приповерхностной морской воде на стационарной точке сезонной динамики скоростей процессов гетеротрофной, фотоавтотрофной и тотальной азотфиксации на фоне изменения во времени содержания общего (кьельдалевского) азота в морской воде, динамики численности азотфиксирующих, олигонитрофильных, денитрифицирующих и сапрофитных бактерий, а также жгутиковых голозойных простейших, сопутствующих азотфиксаторам и питающихся их клетками.

Материалы и методы. На постоянной точке Севастопольской бухты, где проводили эти исследования в 1976 г., морская вода, по данным санитарной службы города, была наиболее чистой. Раз в месяц в светлое и темное время суток пробы морской воды отбирали в 10-литровые стеклянные стерилизованные бутылки. Пробы воды немедленно (в течение 15—20 мин) доставляли в лабораторию, где их обрабатывали методом Нисса и соавторов [8] для определения азотфиксации *in situ* с некоторой модификацией методики обработки, которая будет описана в другой публикации. Часть проб засеивали в трех повторностях методом предельных разведений в элективные среды Федорова, Гильтая

и в МПБ для определения количества микроорганизмов соответствующих физиологических групп в 1 л морской воды по таблицам Разумова [2] и Мак-Креди [7].

Пробы морской воды объемом в 1 л, насыщенные меченым N_2 с обогащением от 16,9 до 23,3 ат.‰ ^{15}N , в восьмикратной повторности экспонировали при естественном освещении и в темноте в морском протоке при температурах, сходных с таковыми в море (от 4,4 до 20,9°С, в зависимости от сезона). Хотя в отдельные месяцы разница между температурой воды в море и морском протоке (рис. 1 и 2), берущим

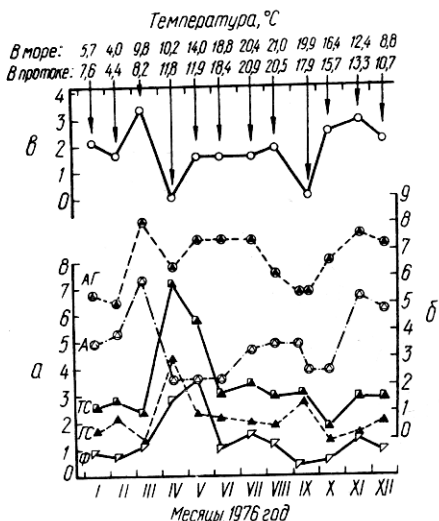


Рис. 1. Сезонная динамика процессов азотфиксации и численности азотфиксирующих, сапрофитных микроорганизмов и жгутиковых Protozoa в приповерхностной воде Севастопольской бухты в 1976 г.

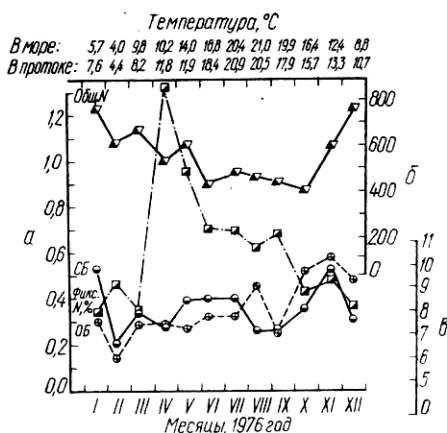


Рис. 2. Сезонная динамика интенсивности тотальной суточной азотфиксации, общего (кельдалевского) азота, численности сапрофитных и олигонитрофильных бактерий в приповерхностной воде Севастопольской бухты в 1976 г.

начало из аквариального отстойного резервуара, составляла от 0,4 до 2,1°С, средняя за время опытов в течение года температура (как в протоке, так и в море) составила 13,4°С.

Поскольку в умеренных широтах продолжительность светлого и темного времени суток в течение года заметно меняется, длительность соответствующих периодов экспозиции *in situ* проб с ^{15}N устанавливали с помощью таблиц астрономических элементов на 1976 г. для района Севастопольской бухты. Продолжительность светлого периода суток во время опытов в течение года изменялась от 9 ч 10 мин до 16 ч 36 мин, а темного — от 14 ч 50 мин до 7 ч 24 мин. В соответствии с этим длительность темновых экспозиций проб для определения скоростей гетеротрофной ночной азотфиксации точно соответствовала темному времени суток, а экспозиции в темноте проб дневного отбора для определения гетеротрофной дневной азотфиксации (когда пробы воды искусственно затемняли) — светлоте суток. Для определения скоростей фотоавтотрофной азотфиксации периоды экспозиции проб морской воды с ^{15}N составляли ровно половину светлого периода суток, в связи с чем результаты этих определений удваивали. Таким образом, в течение каждого суточного опыта экспонировали 24 однолитровые пробы воды с ^{15}N , в том числе 8 проб дневной световой, 8 проб дневной темновой и 8 проб ночной темновой экспозиции. Для дневной экспозиции использовали пробы, отобранные в светлые утренние часы, а для ночной — в темные вечерние. После экспозиции пробы морской воды фиксировали химически чистой серной кислотой (10 мл H_2SO_4 на одно-

литровую пробу) и упаривали в вакууме до малого объема. Остаток сжигали и определяли в нем общий азот по Кьельдалю [8], затем аммонийный азот в результате реакции его со щелочным гипобромитом переводили в молекулярный азот. Последний анализировали на изотопный состав с помощью масс-спектрометра МИ-1305. В качестве контролей для определения избыточного ^{15}N в опытных образцах служила естественная морская вода (по четыре однолитровые пробы от каждого дневного и ночного отбора) с ее органическим и минеральным содержанием без насыщения ^{15}N и какой-либо обработки, кроме немедленной (после отбора) фиксации серной кислотой. Измерения изотопного состава азота на масс-спектрометре в опытных пробах строго чередовали с измерениями такового в контрольных образцах морской воды, отобранных одновременно с опытными. Процентное содержание ^{15}N в азоте природных контролей вычитали из такового в опытных пробах, определяя тем самым чистую прибыль ^{15}N , образуемую за счет азотфиксации. Изотопный состав азота рассчитывали по формуле Риттенберга [1], а скоростей азотфиксации — по формуле Нисса и соавторов [8].

Результаты исследований. Представленные в таблице результаты определения скоростей и интенсивностей гетеротрофной и фотоавтотрофной азотфиксации, а также общего (кьельдалевского) азота в приповерхностной воде Севастопольской бухты в 1976 г. позволяют выявить ряд закономерностей.

Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что в любом месяце этого года фотоавтотрофная азотфиксация уступала по своему уровню гетеротрофной суточной. В среднем за год они составили соответственно 1,28 и 2,06 мг $\text{N}/\text{м}^3/\text{сутки}$, соотносясь между собой как 1 : 1,6. В центральноамериканских морях в осенне-зимний период (октябрь—ноябрь—декабрь) 1972 г. фотоавтотрофная и гетеротрофная азотфиксации соотносились в среднем как 1 : 1,3. В Севастопольской же бухте в сходные месяцы 1976 г. соотношение соответствующих процессов составило в среднем 1 : 1,7. Таким образом, в умеренном и тропических районах Мирового океана гетеротрофная суточная азотфиксация преобладает над фотоавтотрофной. Этим, однако, и ограничивается сходство между двумя процессами в тех и других широтах.

Доля гетеротрофной азотфиксации в тотальном суточном процессе в Севастопольской бухте более значительна, чем в центральноамериканских морях. Это можно объяснить не только широтным различием в отборе проб, но и разницей в глубинах, над которыми отбирали пробы, а также в удаленности от берега точек отбора проб. Так, в отличие от района центральноамериканских морей (Карибское море, Мексиканский залив, Юкатанский и Флоридский проливы), где исследования проводили над глубинами, как правило, превышающими 500 м, и на расстоянии от берега не менее 15 миль, в Севастопольской бухте Черного моря стационарная точка располагалась над глубиной 14 м и приблизительно в 300 м от берега. Очень вероятно, что в последнем случае на бактериальное население приповерхностного слоя морской воды в ночное время сильно влиял ночной зообентогипонейстон [3], активно выедающий азотфиксирующие бактерии. Видимо, поэтому в Севастопольской бухте среднее за 1976 г. соотношение процессов фотоавтотрофной (1,28 мг $\text{N}/\text{м}^3$) и гетеротрофной ночной (0,49 мг $\text{N}/\text{м}^3$) азотфиксации (1 : 0,4) оказалось таким же, как в центральноамериканских морях соотношение между фотоавтотрофной (0,39 мг $\text{N}/\text{м}^3$) и гетеротрофной дневной (0,16 мг $\text{N}/\text{м}^3$) азотфиксацией (1 : 0,4). В Севастопольской бухте Черного моря соотношение между гетеротрофной дневной (1,57 мг $\text{N}/\text{м}^3$) и гетеротрофной ночной (0,49 мг $\text{N}/\text{м}^3$) азотфиксацией (1 : 0,25) является обратным по сравнению с таковым (соответственно 0,16 и 0,35 мг $\text{N}/\text{м}^3$ и 1 : 2,2) в открытых глубоководных районах центральноамериканских морей.

Средние показатели азотфиксации в приповерхностном слое воды Севастопольской бухты в 1976 г.

Дата	Температура морской воды, °С		Число анализированных однокитовых проб воды	Количество общего азота, мг/м³	Экспозиция, ч-мин.	Азотфиксация		
	в море	в протоке				Характер процесса*	Скорость, мг N/м³, за период экспозиции	Интенсивность, % количества общего азота
14.01	6,0	6,0	8	969	9—10**	Ф**	0,87**	0,09
	6,0	6,0	8	759	9—10	ГД	1,31	0,17
20.01	5,5	9,2	7	551	14—50	ГН	0,37	0,07
14 и 20.01	5,7	7,6	15	662	24—00	ГС	1,68	0,25
	5,7	7,6	23	760	24—00	ТС	2,55	0,34
11.02	4,0	4,5	8	697	10—14	Ф	0,69	0,10
	4,0	4,5	8	594	10—14	ГД	1,57	0,26
	4,0	4,5	8	532	13—46	ГН	0,53	0,10
	4,0	4,4	16	563	24—00	ГС	2,10	0,37
	4,0	4,4	24	608	24—00	ТС	2,79	0,46
10.03	5,8	8,2	6	752	11—38	Ф	1,03	0,14
	5,8	8,2	8	715	11—38	ГД	0,91	0,13
	5,8	8,2	8	536	12—22	ГН	0,37	0,07
	5,8	8,2	16	626	24—00	ГС	1,28	0,20
	5,8	8,2	22	668	24—00	ТС	2,31	0,35
14.04	10,2	12,4	8	465	14—31	Ф	2,76	0,59
	10,2	12,4	8	480	14—31	ГД	3,52	0,73
	10,2	11,4	8	670	9—29	ГН	0,80	0,12
	10,2	11,8	16	575	24—00	ГС	4,32	0,75
	10,2	11,8	24	538	24—00	ТС	7,08	1,32
12.05	14,0	13,8	8	727	15—56	Ф	3,48	0,48
	14,0	13,8	8	484	15—56	ГД	1,46	0,30
	14,0	10,0	8	592	8—04	ГН	0,77	0,13
	14,0	11,9	16	538	24—00	ГС	2,23	0,41
	14,0	11,9	24	601	24—00	ТС	5,71	0,95
09.06	18,8	18,4	7	429	16—52	Ф	0,93	0,22
	18,8	18,4	7	376	16—52	ГД	0,92	0,24
	18,8	18,4	8	475	7—08	ГН	1,14	0,24
	18,8	18,4	15	429	24—00	ГС	2,06	0,48
	18,8	18,4	22	427	24—00	ТС	2,99	0,70
14.07	20,4	19,8	8	526	16—36	Ф	1,45	0,27
	20,4	19,8	8	406	16—36	ГД	1,40	0,34
	20,4	22,0	8	504	7—24	ГН	0,48	0,10
	20,4	20,9	16	455	24—00	ГС	1,88	0,41
	20,4	20,9	24	479	24—00	ТС	3,33	0,69
11.08	21,0	19,0	8	567	15—24	Ф	1,08	0,19
	21,0	19,0	8	427	15—24	ГД	1,32	0,31
	21,0	22,0	8	385	8—36	ГН	0,47	0,12
	21,0	20,5	16	406	24—00	ГС	1,79	0,44
	21,0	20,5	24	460	24—00	ТС	2,87	0,62
08.09	19,8	17,0	8	367	13—57	Ф	0,32	0,09
	19,8	17,0	8	471	13—57	ГД	2,26	0,48
	20,0	18,8	7	479	10—03	ГН	0,39	0,08
	19,9	17,9	15	476	24—00	ГС	2,65	0,56
	19,9	17,9	23	439	24—00	ТС	2,97	0,68
13.10	16,4	14,8	8	396	12—09	Ф	0,52	0,13
	16,4	14,8	7	396	12—09	ГД	1,05	0,26
	16,4	16,5	8	416	11—50	ГН	0,18	0,04
	16,4	15,7	15	407	24—00	ГС	1,23	0,30
	16,4	15,7	24	403	24—00	ТС	1,75	0,43

Дата	Температура морской воды, °С		Число анализированных однокитровых проб воды	Количество общего азота, мг/м³	Экспозиция, ч-мин	Азотфиксация		
	в море	в протоке				Характер процесса*	Скорость, мг N/м³, за период экспозиции	Интенсивность, % количества общего азота
17.11	12,4	13,6	8	599	10—40	Ф	1,31	0,22
	12,4	13,6	8	502	10—40	ГД	1,29	0,26
	12,4	13,0	8	687	13—20	ГН	0,26	0,04
	12,4	13,3	16	595	24—00	ГС	1,55	0,26
	12,4	13,3	24	596	24—00	ТС	2,86	0,48
15.12	8,4	10,4	8	756	10—00	Ф	0,88	0,12
	8,4	10,4	8	747	10—00	ГД	1, 0	0,24
	9,2	11,0	8	776	14—00	ГН	0,16	0,02
	8,8	10,7	16	762	24—00	ГС	1,96	0,26
	8,8	10,7	24	760	24—00	ТС	2,84	0,37
В среднем за год	13,1	13,2	93	604	13—29	Ф	1,28	0,21
	13,1	13,2	94	530	13—29	ГД	1,57	0,30
	13,1	13,6	94	550	10—31	ГН	0,49	0,09
	13,1	13,4	188	541	24—00	ГС	2,06	0,38
	13,1	13,4	281	561	24—00	ТС	3,34	0,60

* Ф — фотоавтотрофная, ГД — гетеротрофная дневная, ГН — гетеротрофная ночная, ГС — гетеротрофная суточная и ТС — тотальная суточная азотфиксация.

** Для измерения скоростей фотоавтотрофного процесса экспозиция проб морской воды по времени составляла половину светлого периода суток. В таблице указано полное светлое время суток, а результаты измерений удвоены.

Таким образом, прямое дифференцированное определение скоростей гетеротрофной и фотоавтотрофной азотфиксации, проведенное в сравнительном географическом плане, позволило выявить широтную и экологическую специфику закономерностей соотношений этих процессов.

Непредвиденным фактом оказалось полное отсутствие в морской воде исследуемого района Севастопольской бухты в течение всего 1976 г. любых синезеленых водорослей [9], в т. ч. азотфиксирующих при наличии постоянного и весьма активного процесса фотоавтотрофной азотфиксации. Вероятно, этот процесс осуществляли фотосинтезирующие бактерии, которых мы не ожидали встретить в аэробных условиях приповерхностного слоя морской воды, а поэтому и не исследовали. Выявление этих агентов азотфиксации, изучение их распространения и активности представляют значительный интерес для оценки их вклада в общий процесс пополнения запасов связанного азота в море за счет биологической азотфиксации. Отсутствие данных о численности этих неизвестных фотоавтотрофных азотфиксаторов затрудняет интерпретацию кривых изменения скоростей процессов азотфиксации по сезонам 1976 г. (см. рис. 1 и 2).

На рис. 1 представлены три кривые годичной динамики средних скоростей процессов азотфиксации в мг N на 1 м³ за сутки (а), в т. ч. гетеротрофной суточной (ГС), фотоавтотрофной (Ф) и складывающейся из показателей этих двух процессов тотальной суточной (ТС) азотфиксации. Ход кривых азотфиксации изображен против значений температуры морской воды в протоке и в море и на фоне одновременно полученных кривых изменения логарифмов средней численности гетеротрофных азотфиксирующих (б, АГ), денитрифицирующих (б, Д) бактерий и жгутиковых Protozoa (в). Численность жгутиковых простейших учитывали методом предельных разведений одновременно с численностью азотфиксирующих микроорганизмов, микроскопируя посевы различного

количества морской воды в жидкую безазотистую среду Федорова, где простейшие развивались вместе с азотфиксаторами.

Жгутиковые простейшие, а также евгленовые, питающиеся клетками азотфиксаторов, развивались, как правило, в посевах значительных количеств морской воды (0,1—10 мл), где бактерии и спирохеты обычно активно размножаются, образуя значительную массу живых подвижных клеток. При этом мы многократно наблюдали акты захвата и переваривания клеток бактерий, гонидий спирилл и спирохет жгутиковыми и другими простейшими организмами, а также акты дефекации остатков переваренной пищи. Известно, что Protozoa предпочитают питаться азотфиксирующими бактериями и спирохетами, а сами стимулируют рост, развитие и азотфиксирующую активность последних, о чем свидетельствует значительное количество литературных данных [4]. Многочисленные наши наблюдения в Черном море и центральноамериканских морях показывают, что жгутиковые простейшие также сопутствуют азотфиксаторам в море, поскольку они ассоциированы с ними в жидкой безазотистой среде Федорова. Это предположение и в данном исследовании подтверждается почти идеальным совпадением характера кривых динамики численности гетеротрофных азотфиксаторов (рис. 1, а, АГ) и жгутиковых простейших (рис. 1, в) в Севастопольской бухте в течение 1976 г.

Характер изменений годичной кривой гетеротрофной суточной азотфиксации (рис. 1, а, ГС) является «зеркальным» по отношению к ходу кривой численности гетеротрофных азотфиксирующих микроорганизмов (рис. 1, б, АГ), а также к таковому сапрофитных бактерий (рис. 2, в, СБ) ¹. Это обстоятельство находит следующее объяснение.

Гетеротрофные азотфиксаторы существуют в морской воде как один из многих взаимосвязанных компонентов сложной микробной ассоциации. При дефиците связанного азота они фиксируют молекулярный азот. Для его активации азотфиксирующие микроорганизмы вынуждены потреблять исключительно большое количество энергии безазотистого органического вещества (225 ккал/моль N_2). Поэтому, когда в питательном субстрате имеется доступный связанный азот, они используют раньше его. Если же связанного азота недостаточно для удовлетворения их потребностей, гетеротрофные азотфиксаторы восполняют эти потребности за счет фиксации молекулярного азота. Следует подчеркнуть, что азот мертвого органического материала является источником питания преимущественно сапрофитных микроорганизмов, обладающих мощной протеолитической ферментной системой. В результате конкуренции за связанный азот между сапрофитными и гетеротрофными азотфиксирующими микроорганизмами исторически сложился своеобразный метабиоз. При этом облигатные сапрофиты, не способные фиксировать свободный азот, «специализировались» разлагать белковые субстраты на менее сложные компоненты, сильно обедняя их связанным азотом. «Строгие» же азотфиксаторы приспособились потреблять эти азотдефицитные и безазотные органические вещества в качестве источников углерода и энергии, используя последнюю для фиксации молекулярного азота. Такое сосуществование на базе общего исходного субстрата при относительной зависимости гетеротрофных азотфиксаторов от деятельности сапрофитов, по-видимому, и обуславливает сходный характер изменений численности тех (рис. 1, б, АГ) и других (рис. 2, в, СБ), определяемой одинаковым методом предельных разведений.

Следует заметить, что многие гетероферментативные азотфиксаторы, способные вырабатывать также протеолитические ферменты, при соответствующих условиях могут выполнять функции сапрофитов, пре-

¹ Численность сапрофитных бактерий на рис. 2 выражена в форме десятичных логарифмов.

кращая при этом фиксировать азот, а при наступлении дефицита связанного азота, вновь пуская в ход азотфиксирующую нитрогеназную систему. Однако это обстоятельство не служит помехой для предлагаемого толкования полученного факта совпадения характера кривых двух групп микроорганизмов. Оно скорее подтверждает его.

Когда содержание исходного органического субстрата в окружающей среде уменьшается и одновременно нарастает дефицит доступного связанного азота, то тогда, вероятно, обостряется также и конкуренция за источники энергии уже между отдельными группами самих азотфиксаторов. В таких условиях развиваются преимущественно азотфиксаторы, способные обходиться без дополнительных источников связанного азота и экономно расходовать энергетический субстрат. Размножение прочих групп и рас гетеротрофных азотфиксирующих микроорганизмов, не обладающих необходимым комплексом полезных в таких условиях свойств, тормозится, в результате чего общая численность азотфиксирующих гетеротрофов понижается. Однако при этом скорость азотфиксации возрастает вследствие резкого усиления азотфиксирующей активности у конкурентноспособных микроорганизмов в условиях азотного дефицита. И наоборот, с увеличением содержания исходного азотсодержащего органического субстрата и уменьшением азотного дефицита численность сапрофитных и азотфиксирующих гетеротрофных микроорганизмов возрастает. Но при этом скорость азотфиксации понижается. Такой путь рассуждений позволяет объяснить противоположный («зеркальный») ход кривой гетеротрофной азотфиксации (рис. 1, *а, ГС*) по отношению к кривым численности гетеротрофных азотфиксирующих (рис. 1, *б, АГ*) и сапрофитных (рис. 2, *в, СБ*) микроорганизмов.

Интенсивность тотальной суточной азотфиксации, выраженная в процентах фиксированного азота от содержания общего азота в 1 м³ морской воды (рис. 2, *а, фикс. N, %*), представленная в динамике, выявляет более четко, чем кривая скорости тотальной азотфиксации (рис. 1, *а, ТС*), грубо обратную зависимость последней от содержания общего (кьельдалевского) азота (рис. 2, *б*). Не всегда обратное ее проявление, по-видимому, связано с тем, что кьельдалевский азот включает, наряду с доступными для гетеротрофных азотфиксаторов формами азота (такими, как мертвые органические частицы, растворимые органические вещества, аммонийные соли и свободный аммиак), также недоступный им связанный азот, заключенный в живых организмах. Поэтому ход кривой концентрации общего (кьельдалевского) азота теоретически и не может быть всегда идеально обратным таковому скорости и интенсивности тотальной азотфиксации, а также идеально совпадать с ходом кривых численности гетеротрофных азотфиксирующих и сапрофитных микроорганизмов. Кроме того, на численность бактерий и спирохет в периоды цветения фитопланктона могут оказывать бактериостатическое и бактерицидное действие выделения этих водорослей. Тем не менее в 8 случаях из 12 ход кривой общего азота совпадает с таковым численности гетеротрофных азотфиксирующих и сапрофитных микроорганизмов.

Изменения скоростей фотоавтотрофной азотфиксации (рис. 1, *а, Ф*) имеют, как правило, противоположный характер по сравнению с изменениями скоростей гетеротрофной азотфиксации (рис. 1, *а, ГС*). Исключения составляют периоды март—апрель и октябрь—ноябрь, когда повышение уровней скорости гетеротрофной азотфиксации совпадает с повышением таковых фотоавтотрофной азотфиксации, а также период май—июнь, когда скорости обоих процессов понижаются.

Вследствие преобладания почти в течение всего года, кроме мая, гетеротрофной азотфиксации над фотоавтотрофной ход кривой тотальной азотфиксации (рис. 1, *а, ТС*) сходен с таковым гетеротрофной азотфиксации (рис. 1, *а, ГС*).

Изменения численности денитрифицирующих бактерий (рис. 1, б, Д) грубо «зеркальны» по отношению к изменениям скорости гетеротрофной азотфиксации (рис. 1, а, ГС). Пики количества денитрификаторов приходятся на март и ноябрь, когда содержание нитратов в приповерхностной воде Севастопольской бухты бывает значительным или даже максимальным, составляя в среднем, согласно многолетним (1953—1961 гг.) данным М. А. Добржанской, в марте 39,9 и в ноябре 44,2 мг $N-NO_3/m^3$. Содержание в это же время нитритов было в среднем в марте 2,3 и в ноябре 8,2 мг $N-NO_2/m^3$.

Количественный учет олигонитрофильных бактерий, проводимый одновременно с таковым гетеротрофных азотфиксирующих, показал, что изменения кривых их численности в течение 1976 г. (рис. 2, в, ОБ и рис. 1, б, АГ) далеко не всегда совпадают. Это указывает на то, что среди олигонитрофилов имеются как слабые азотфиксаторы, так и природные расы, вовсе не фиксирующие азот, а довольствующиеся следями связанного азота в окружающей среде.

Выводы. В приповерхностной воде Севастопольской бухты Черного моря процессы гетеротрофной и фотоавтотрофной азотфиксации происходят круглый год.

Фотоавтотрофная азотфиксация происходила со скоростью от 0,32 (в сентябре) до 3,48 мг N/m^3 (в мае) за светлое время суток при полном отсутствии синезеленых водорослей. Предполагается, что этот процесс осуществляли фотосинтезирующие бактерии. Необходимы поиски этих неизвестных фотоавтотрофных азотфиксаторов.

Суточные скорости гетеротрофной азотфиксации в течение года (кроме мая) преобладали над скоростями фотоавтотрофной и составили в среднем соответственно 2,06 и 1,28 мг N/m^3 в сутки.

Выявилась закономерная специфика в соотношении скоростей гетеротрофной дневной и гетеротрофной ночной азотфиксации в Севастопольской бухте (в среднем 1:0,25) по сравнению с таковым в открытых глубоководных районах центральноамериканских морей (1:2,2).

Тотальная азотфиксация имела средний годовой уровень 3,34 мг $N/m^3/сутки$. Ее пик, как и пик гетеротрофной азотфиксации, приходился на апрель, а пик фотоавтотрофной — на май.

Изменения хода годовых кривых скоростей гетеротрофной азотфиксации и численности гетеротрофных азотфиксирующих микроорганизмов имеют противоположный («зеркальный») характер, что объясняется повышением азотфиксирующей активности гетеротрофных микроорганизмов и понижением их численности при дефиците доступного для них связанного азота, а при наличии последнего — наоборот.

Жгутиковые голозойные простейшие, питающиеся преимущественно клетками азотфиксирующих гетеротрофных бактерий и гонидиями спирохет, тесно ассоциированы с ними как в посевах морской воды в безазотистую среду Федорова, так и в море, на что указывает почти идеально сходный ход кривых их численности.

Пики кривых численности денитрифицирующих бактерий приходились на март и ноябрь 1976 г., когда содержание нитратов и нитритов могло, как обычно, быть высоким или даже максимальным.

Изменения хода годовых кривых сапрофитных бактерий сходны с таковыми гетеротрофных азотфиксирующих, но не олигонитрофильных и денитрифицирующих микроорганизмов.

1. *Бернард Дж.* Современная масс-спектрометрия. — М.: Изд-во иностр. лит., 1957. — 415 с.
2. *Драчев С. М., Разумов А. С., Бруевич С. В., Скопинцев Б. А., Голубева М. Т.* Методы химического и бактериологического анализа воды. — М.: Медгиз, 1953. — 280 с.

3. Зайцев Ю. П. Морская нейстология. — Киев: Наук. думка, 1970. — 264 с.
4. Пшенин Л. Н. Биология морских азотфиксаторов. — Киев: Наук. думка, 1966. — 266 с.
5. Пшенин Л. Н. Биологическая фиксация молекулярного азота в океане. — В кн.: I съезд сов. океанологов: Тез. докл. М.: Наука, 1977, вып. 2, с. 192—193.
6. Пшенин Л. Н. Продукция микробного белка в приповерхностном слое Черного моря за счет фиксации свободного азота. — Биология моря, 1978, вып. 47, с. 30—34.
7. Родина А. Г. Методы водной микробиологии. — М.; Л.: Наука, 1965. — 363 с.
8. Neess J. C., Dugdale R. C., Dugdale V. A., Goering J. J. Nitrogen metabolism in lakes. I. Measurement of nitrogen fixation with ^{15}N . — Limnol. and Oceanogr., 1962, 7, № 2, p. 163—169.
9. Сеничева М. И. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты. — Экология моря, 1980, № 1, с. 3—11.

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

Поступила в редколлегию
19.01.79

L. N. PSHENIN

PROCESSES OF HETEROTROPHIC AND PHOTOAUTOTROPHIC NITROGEN FIXATION IN NEAR-SURFACE WATER OF THE SEVASTOPOL BAY

Summary

Monthly studies (1976) of ^{15}N in situ showed that in the near-surface water of the Sevastopol bay of the Black Sea there occur processes of heterotrophic and photoautotrophic nitrogen fixation. Their average rates were 2.06 and 1.28 mg N/m³ per day, respectively the average annual level of total nitrogen fixation was 3.34 mg N/m³ per day. The dynamics of the processes was followed during a year.

A simultaneous quantitative calculation of nitrogen fixation agents showed that heterotrophic nitrogen fixation occurs by means of bacteria and spirochaetes abundant in the near-surface water. They are accompanied by flagellated Protozoa feeding on the bacteria cells and spirochaetes gonidia. The blue-green algae were absolutely absent in the region under study during the whole year. It is supposed that the process of photoautotrophic nitrogen fixation was performed by another group of photosynthesizing microorganisms, by photosynthesizing bacteria in particular.

УДК 551.46.09:628.394(26)

Е. А. КУФТАРКОВА

СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ ИЗМЕНЕНИЙ КОМПОНЕНТОВ КАРБОНАТНОЙ СИСТЕМЫ В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ

В районе Севастопольской бухты в 1968, 1969 и 1972 гг. исследовали содержание компонентов карбонатной системы [1]. Нами в 1976 г. эти наблюдения продолжены. Кроме определения концентрации двуокиси углерода, гидрокарбонатного и карбонатного ионов, выявлены количественные зависимости между указанными выше компонентами — хлором, величиной pH и общей щелочностью, получены суточные величины эвазии CO₂. Проведение подобных исследований обусловлено тем, что для ряда химико-биологических процессов и явлений, происходящих в морской воде, большое значение имеет карбонатная система, которая представляет собой сложное химическое равновесие.

Для представления о внутригодовой динамике компонентов карбонатной системы и их взаимосвязи с другими гидрохимическими показателями в 1976 г. ежемесячно с марта по октябрь включительно отбирали пробы с поверхности моря (батометрический «нуль») на границе Севастопольской бухты с открытым морем.