

Л. Н. ПШЕНИН

О СВЯЗЯХ МЕЖДУ АЗОТОБАКТЕРОМ И ФИТОПЛАНКТОНОМ
В ЧЕРНОМ МОРЕ

Попытки изучения взаимоотношений между азотобактером и морскими растительными организмами предпринимались еще в первые годы XX в. Мысль о симбиозе между водными растениями и азотфиксирующими микроорганизмами впервые была высказана Коссовичем в 1896 г. (цит. по Исаченко, 1914). Рейнке (Reinke, 1903a, b) на основании собственных опытов над пресноводными водорослями *Spirogyra* и *Volvox globator*, а также при использовании материалов морских исследований Кейтнера (Keutner, 1905) выдвинул предположение о симбиозе между азотобактером и морскими водорослями. Брандт (Brandt, 1904) считал, что *Azotobacter* и *Clostridium* в море могут связывать элементарный азот только для собственных нужд. Б. Л. Исаченко (1914) обнаружил азотобактер на поверхности водорослей *Fucus* и *Laminaria*, взятых из прибрежной полосы Северного Ледовитого океана. Он разделяет предположение, что источником энергии для *Azotobacter*, найденного еще Бенеке и Кейтнером (Benecke u. Keutner, 1903) и Кедингом (Keding, 1906) на поверхности некоторых видов высших морских водорослей, могут служить углеводы этих растений.

В отношении симбиоза между азотобактером и морским фитопланктоном Исаченко определенно не высказывается, хотя и считает необходимым учитывать при изучении распространения фитопланктона возможное влияние азотобактера на круговорот азота. Поиски азотобактера, предпринятые Е. Л. Лимберг (1941) в Баренцовом море, показали, что при посевах 75 мл морской воды развитие азотобактера наблюдалось в редких случаях. Посевы кусочками водоросли *Chorda tomentosa* обнаруживали рост азотобактера. Результаты этих исследований приводят Лимберг к заключению, подобному тому, к которому пришел Исаченко (1914): азотобактер в море для своего развития нуждается в твердом субстрате.

Бенеке и Кейтнер (1903) отметили впервые, что азотобактер всегда присутствовал в пробах сетяного планктона из Балтийского моря. Несколько позже Кейтнер (1905) исследовал азотфиксаторов в воде Балтийского и Северного морей, Индийского океана, у берегов Африки и в районе Малайского архипелага. Он установил специальными опытами, что *Azotobacter chroococcum* встречался не в виде отдельных свободноплавающих клеток, а был связан преимущественно с более крупными планктонными организмами, на которых находил более богатую пищу, чем в морской воде. Кейтнер нашел также, что азотобактер широко распространен в планктоне пресноводных бассейнов и находится в контакте с такими водными растениями, как *Azolla*, *Lemna minor*, *Spirogyra* и *Volvox*. Бурный рост азотобактера в опытах Кейтнера при посевах морского сетяного планктона, по-видимому,

объясняется тем, что посевы производились планктонной взвесью, концентрация которой была более высокой вследствие того, что в сеть изнутри укладывалась стерильная фильтровальная бумага. Кроме того, пробы планктона брали летом и осенью, в период более благоприятных условий вегетации бактерий и других организмов планктона. Следует заметить, что в фитопланктоне Балтийского моря в это время преобладали весьма крупные диатомовые и перидиниевые водоросли.

Оценивая результаты предыдущих исследований, Ваксман, Хоткис, Карей (Waksman, Hotchkiss a. Carey, 1933) считают, что, поскольку морской гумус малопригоден как источник энергии для азотфиксаторов, то естественно искать и находить эти бактерии в местах, где энергия делается доступной либо вследствие выделения веществ хлорофиллоносными формами, либо после смерти последних. Исследования Ваксмана и др. показывают, что морская вода содержит активные азотфиксирующие организмы. В другой работе Ваксман и др. (Waksman, Reuszer, Caray, Hotchkiss a. Renn, 1933) показали, что в морской воде наблюдается определенный параллелизм между общим числом гетеротрофных бактерий и числом планктонных организмов, особенно фитопланктона. Однако в работе с азотфиксирующими бактериями им не удалось определить, имеет ли какое-нибудь отношение распределение азотобактера в море к распределению фитопланктона, так как в период исследований наблюдался сравнительно немногочисленный фитопланктон. Для Черного моря были представлены доказательства связи между распределением микроорганизмов в кислородной зоне моря и характером распределения фитопланктона (Лебедева, 1958; Крисс, 1959).

Таким образом, можно считать установленным, что азотобактер, как и многие другие морские гетеротрофные бактерии (Харвей, 1948; Крисс, 1959), нуждается в плотном субстрате, содержащем органические источники питания. Однако предположение Рейнке о симбиозе между азотобактером и планктонными водорослями до сих пор все еще не находит убедительных доказательств. Харвей (1948) и Коллинс (Collins, 1957) считают установленным, что в море и озерах большая популяция бактерий связана с фитопланктоном, однако нет никаких оснований утверждать, что бактерии способны разрушать живые диатомовые водоросли. Напротив, за последнее время накопились сведения о бактериостатическом и антагонистическом действии некоторых видов вегетирующих планктонных водорослей на развитие сапрофитных бактерий как в периоды «цветения» водорослей, так и в свежих быстро делящихся культурах морских планктонных водорослей (Ланская и Маркианович, 1960). Указанные авторы, однако, отмечают, что в культурах водорослей с замедленным делением и особенно с появлением отмирающих клеток количество бактерий возрастает.

Ниже рассмотрена связь между распределением азотобактера и фитопланктона по данным, полученным в зимний и летний периоды вегетации этих организмов.

ЗИМА

В Черном море в феврале обычно происходит интенсивное развитие фитопланктона. По данным Е. В. Белогорской и Т. М. Кондратьевой (см. наст. сборник), полученным синхронно с материалами о количественном распределении азотобактера на 7, 9, 14, 16, 17 и некоторых других станциях, численность фитопланктона в западной половине Черного моря была весьма значительной и составляла в среднем от 336 до 9 тыс. клеток в 1 л морской воды на горизонтах от 0 до 150 м. Основное количество фитопланктона

составляла *Pontosphaera huxleyi* (Coccolithophoridae) (табл. 1, 2), а на некоторых станциях — *Skeletonema costatum* (Diatomeae).

Необходимо отметить, что *Pontosphaera huxleyi* представляет собой мелкие одиночные клетки. Их средние размеры составляют приблизительно от 5 до 7 μ и очень близки к размерам азотобактера (2—7 μ). Трудно предположить, что азотобактер может образовывать на поверхности таких мелких клеток водоросли значительные микроколонии, так как своими выделениями и веществом отмирающего тела одиночные клетки *Pontosphaera huxleyi* не смогут обеспечить ему питание. Это обстоятельство отчасти помогает объяснить более низкую численность азотобактера на станциях 7, 9, 14, 16 и 17 (табл. 1) в открытом море, где преобладала *Pontosphaera huxleyi*.

Клетки *Skeletonema costatum*, в среднем составляющие около 15 μ (в два-три раза крупнее, чем у *Pontosphaera huxleyi*), образуют колонии в виде длинных цепочек. Хотя многие диатомовые в период интенсивного развития резко подавляют рост сапрофитных бактерий, у некоторых из них, как, например, у *Skeletonema costatum*, это свойство выражено значительно слабее (Ланская и Маркианович, 1960). В связи с этим возможно, что на поверхности слабоделящихся и отмирающих клеток *Skeletonema costatum* азотобактер может образовывать микроколонии (микрзоны), состоящие из значительного числа клеток, подобно тому, как это наблюдалось у некоторых диатомовых Байкала (Романова, 1958). Указанные соображения подтверждаются тем, что на станциях 1, 3, 5 и 18, где в большом количестве встречалась также и *Skeletonema costatum*, азотобактер обнаруживался более часто (см. табл. 2). Из сопоставления средних результатов табл. 1 и 2 видно, что количество азотобактера на станциях, где, кроме *Pontosphaera huxleyi*, в планктоне присутствовала *Skeletonema costatum*, в общем несколько выше, чем на станциях, где преобладала одна *Pontosphaera*. Отдельные случаи нахождения азотобактера в значительном количестве в районе количественного преобладания *Pontosphaera* можно объяснить тем, что азотобактер был связан с отмирающими клетками немногочисленных крупных планктонных водорослей и частицами растительного детрита, а также специфическими условиями существования бактерий в приповерхностном слое воды. По сравнению с летним периодом численность зоопланктона зимой в открытых водах Черного моря понижена (Кусморская, 1950, 1954а). Например, в феврале 1951 г. биомасса зоопланктона в открытом море была в два-три раза ниже, чем в июле этого же года (Кусморская, 1954а). Поэтому фактор выедания фитопланктона зимой по сравнению с летним временем, по-видимому, представлен слабее и растительных остатков в виде фекальных частиц в толще воды было меньше, чем летом. Возможно, этим в значительной степени обуславливается особенно низкая численность азотобактера в морской воде в зимний сезон. Кроме того, большое влияние на численность азотобактера могла оказывать низкая температура воды.

На основании сопоставления данных о вертикальном распределении средних количеств азотобактера и фитопланктона в морской воде зимой, полученных на девяти станциях (табл. 3), можно предположить, что в количественном развитии азотобактера решающее значение имеет количество крупных фитопланктонных форм. Это особенно касается отмирающих и мертвых клеток фитопланктона, а также частиц растительного детрита, достаточно крупных и питательных, чтобы обеспечить размножение азотобактера. Данное соображение подтверждается прямым микроскопированием мембранных фильтров, через которые пропускали до 100 мл морской воды из глубоководных районов открытого моря. На фильтрах при этом насчитывалось десятки и тысячи клеток фитопланктона. Однако клетки, похожие на азотобактер, встречались, как правило, на остатках клеток фитопланктона

Таблица 1

Распределение азотобактера и фитопланктона * в западной половине Черного моря на станциях, где *Skeletonema costatum* в планктоне отсутствовала **

Глубина, м	Станция 7, 81 миль от берега			Станция 9, 28 миль от берега			Станция 14, 77,5 миль от берега			Станция 16, 37 миль от берега			Станция 17, 17,5 миль от берега			Средние результаты		
	Azotobacter	Pontosphaera	Общее количество фитопланктона	Azotobacter	Pontosphaera	Общее количество фитопланктона	Azotobacter	Pontosphaera	Общее количество фитопланктона	Azotobacter	Pontosphaera	Общее количество фитопланктона	Azotobacter	Pontosphaera	Общее количество фитопланктона	Azotobacter	Pontosphaera	Общее количество фитопланктона
0	< 9	99	135	230	344	405	2380	226	251	94	768	834	> 2380	176	214	> 1017	323	368
10	< 9	149	208	< 9	197	255	23	296	338	9	633	693	230	138	176	53	283	334
25		140	215	< 9	190	237	< 9	229	385	230	45	50	230	83	124	115	137	202
50	9	136	166	< 9	87	213	< 9	399	425	< 9	344	413	< 9	64	87	2	206	261
75	9	24	36		14	21	< 9	70	95	23	336	393	23	36	38	14	96	117
100	< 9	8	12	23	5	8	9	9	16	—	—	—	—	—	—	11	7	12
150	< 9	3	6	23	3	5	< 9	3	18	—	—	—	—	—	—	8	3	10

* В табл. 1 и 2 микроколонии и клетки азотобактера — в единицах и клетки фитопланктона — в тысячах.

** В табл. 1 и 2 данные по фитопланктону приводятся из работы Е. В. Белогорской и Т. М. Кондратьевой (см. наст. сборн.).

Таблица 2

Распределение азотобактера и фитопланктона * в западной половине Черного моря на станциях, где в планктоне в больших количествах встречалась *Skeletonema costatum*

Глубина, м	Станция 1, 22 мили от берега				Станция 3, 37,5 мили от берега				Станция 5, 110 миль от берега				Станция 18, 12 миль от берега				Средние результаты			
	Azotobacter	Pontosphaera	Skeletonema	Общее количество фито-планктона	Azotobacter	Pontosphaera	Skeletonema	Общее количество фито-планктона	Azotobacter	Pontosphaera	Skeletonema	Общее количество фито-планктона	Azotobacter	Pontosphaera	Skeletonema	Общее количество фито-планктона	Azotobacter	Pontosphaera	Skeletonema	Общее количество фито-планктона
0	230	218	147	449	230	272	10	323	< 9	110	101	245	> 2380	117	20	164	> 710	179	70	295
10	23	312	554	972	2380	303	12	356	< 9	169	91	303	< 9	81	2	110	601	216	165	435
25	< 9	117	141	310	94	489	8	990	94	109	51	190	9	4	3	12	49	180	51	375
50	—	—	—	—	230	886	0	906	< 9	182	34	235	< 9	84	1	105	77	384	12	415
75	—	—	—	—	—	—	—	—	23	206	6	218	—	—	—	—	23	206	6	218
100	—	—	—	—	—	—	—	—	23	18	7	27	—	—	—	—	23	18	4,5	27
150	—	—	—	—	—	—	—	—	< 9	0	2	2	—	—	—	—	< 9	0	2	2

* В табл. 1 и 2 микроколонии и клетки азотобактера — в единицах и клетки фитопланктона — в тысячах.

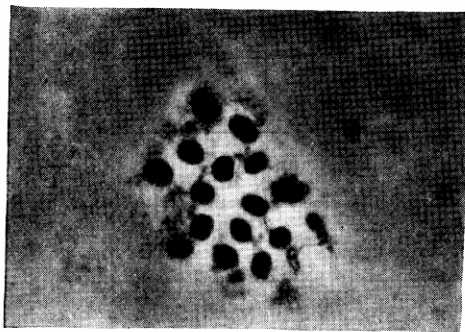


Рис. 1. Частица детрита на мембранном фильтре, через который профильтровано 100 мл морской воды, взятой с глубины 250 м; частица окружена клетками, идентичными по морфологии клеткам азотобактера. Неокрашенный влажно фиксированный фильтр. Фазовый контраст. Ув. $\times 2000$

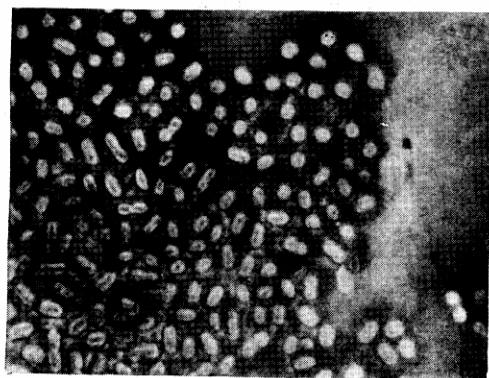


Рис. 2. Культура азотобактера на жидкой среде Федорова. Посев 10 мл морской воды из той же самой пробы с глубины 250 м. Постоянный окрашенный фуксином препарат. Фазовый контраст. Ув. $\times 2000$

и бесформенных частицах детрита. На рис. 1 представлена частица детрита, окруженная клетками, идентичными по морфологии клеткам азотобактера. Та же самая проба воды с глубины 250 м дала рост азотобактера на жидкой среде Федорова. Микроскопический препарат, приготовленный из материала этого посева, показан на рис. 2.

Несмотря на возможное угнетающее действие фитопланктона на азотобактер, в период зимнего развития, в феврале 1956 г., как видно из табл. 3,

Таблица 3

Сравнительные данные о распределении азотобактера и фитопланктона в западной половине Черного моря

Глубина, м	Количество микроколоний и клеток азотобактера в 1 л воды	Количество клеток фитопланктона в 1 л воды, в тыс.*	Количество микроколоний и клеток азотобактера на 10 000 клеток фитопланктона
0	> 880	336	> 26
10	296	379	8
25	82	279	3
50	30	319	1
75	17	109	2
100	14	19	7
150	6	9	7

* Данные по фитопланктону приводятся из работы Е. В. Белогорской и Т. М. Кондратьевой (см. наст. сборн.).

наблюдается параллелизм в вертикальном распределении средней численности микроколоний, клеток азотобактера и клеток фитопланктона. Из таблицы также видно, что на 10 000 клеток фитопланктона приходится всего единицы, а в нулевом горизонте — десятки и более микроколоний и клеток

азотобактера. Отсюда следует, что в период зимнего размножения фитопланктона азотобактер не встречается в планктоне подходящих условий для своего массового развития. Главным из этих условий, по-видимому, является достаточно большое количество крупных фитопланктонных организмов и частиц растительного детрита, а также наличие оптимальной температуры воды. Среднее количество азотобактера, приходящееся на 10 000 клеток фитопланктона, понижается с глубиной, достигает минимума на глубине 25—50 м, после чего возрастает до глубины 150 м. Данное явление можно объяснить тем, что с глубиной условия существования фитопланктонных организмов резко ухудшаются, количество фитопланктона уменьшается, и, вероятно, возрастает процент мертвых клеток, подверженных бактериальному воздействию.

Таким образом, если исходить из предпосылки, что основным питательным субстратом и источником энергии для азотобактера в толще воды являются отмирающие или мертвые клетки крупных форм фитопланктона, а также не полностью переваренные остатки растительной пищи зоопланктона, то количественное распределение азотобактера в морской воде в зимний сезон становится легко объяснимым.

ЛЕТО

Летом и ранней осенью в Черном море наиболее интенсивно размножаются не только фитопланктонные (Морозова-Водяницкая, 1950, 1954, 1957), но и зоопланктонные организмы. Таким образом, на численность фитопланктона большое влияние оказывает фактор выедания (Кусморская, 1950, 1954а, б, в), а это, как будет показано ниже, в свою очередь отражается на распределении азотобактера в летний сезон. Исследования Морозовой-Водяницкой (1954), Белогорской и Кондратьевой (см. наст. сборн.) показывают, что численность фитопланктона летом и осенью в восточной половине Черного моря составляет десятки тысяч клеток в 1 л в слое воды от 0 до 75 м и тысячи клеток в слое от 75 до 175 м. Летом систематический состав фитопланктона богаче, чем в зимнее время.

В летне-осенний период преобладающими группами являются динофлагеллаты и диатомеи. В планктоне открытого моря всегда присутствуют крупные формы планктонных водорослей. Морозова-Водяницкая установила, что в конце лета и ранней осенью фитопланктон может достигать, по сравнению с другими сезонами, максимальной среднесуточной биомассы — 11 г под 1 м² поверхности моря. Минимум биомассы фитопланктона (5—7 г под 1 м²) приходится на зимне-весенний период, несмотря на максимальную численность его в это время — от сотен тысяч до 1 млн. клеток в 1 л воды. Эти факты показывают, что основная часть летней биомассы фитопланктона приходится на долю сравнительно немногочисленных крупных форм. Из материалов Морозовой-Водяницкой (1954), полученных на суточной станции в открытом море в сентябре 1948 г., где, в частности, изучались максимальная численность и биомасса 88 видов фитопланктона, видно, что из них 16 наиболее крупных видов насчитывают 5950 клеток в 1 л, что составляет лишь 8,7% общей численности видов. Эти 16 видов, однако, составляют подавляющую часть биомассы — 695 мг в 1 м³ воды, или 67,6% общей биомассы 88 видов фитопланктона. Среди отмеченных 16 видов — 14 видов Dinoflagellatae из родов *Ceratium*, *Peridinium*, *Pyrophacus*, *Dinophysis*, *Gyrodinium* и других и 2 вида — Diatomeae (*Rhizosolenia calcar avis* и *Cerataulina bergonii*). Хотя численность *Cerataulina bergonii* в море была сравнительно невелика, следует, однако, заметить, что эта форма в период размножения в культуре резко подавляет рост сапрофитных бактерий

(Ланская и Маркианович, 1960). Среди динофлагеллят наибольшая биомасса наблюдалась у *Ceratium tripos* — 143 мг в 1 м³; ее максимальная численность составляла 1397 клеток в 1 л воды; из диатомовых — у *Rhizosolenia calcar avis* (256 мг в 1 м³ с численностью 782 клетки в 1 л).

Как видно, эти немногочисленные наиболее крупные виды летнего фитопланктона, максимальное количество которых в 1 л морской воды достигает приблизительно 6000 клеток, а биомасса превышает половину общей биомассы фитопланктона, является потенциально наиболее удобным субстратом для развития азотобактера в летнее время. Это обстоятельство указывает также на то, что в летний период азотобактер располагает значительно большими пищевыми резервами, чем зимой. Вероятно, что не только *Cerataulina bergonii*, но и некоторые другие из перечисленных форм фитопланктона в период интенсивного деления могут угнетать развитие гетеротрофных бактерий и, в частности, на азотобактер. Следовательно, если даже допустить наличие симбиоза или метабиоза между некоторыми крупными фитопланктонными организмами и азотобактером, то надо полагать, что максимальное количество клеток таких видов фитопланктона намного меньше, чем 6000 в 1 л. С другой стороны, можно считать, что слабоделящиеся, отмирающие и мертвые клетки всех крупных видов фитопланктона могут быть вполне доступными для того, чтобы азотобактер мог существовать за счет веществ их тела. Вместе с предполагаемыми симбионтами и метабионтами отмирающие и мертвые клетки крупного фитопланктона должны составить в сумме величину все же значительно меньшую, чем 6000 клеток в 1 л воды. Поэтому можно предполагать, что максимальное количество микроколоний и клеток азотобактера летом в открытом море в зоне фотосинтеза должно быть меньше 6000 в 1 л.

Исследования количественного распределения азотобактера в водной толще восточной половины моря, на разрезе Батуми—Ялта, проведенные в августе 1956 г., подтверждают это предположение. Максимальное количество азотобактера, полученное методом титров, составляло на всех станциях, как правило, 2380 микроколоний и клеток в 1 л воды. В некоторых случаях количество микроколоний и клеток несколько превышало указанное значение.

Следовательно, и на примере летне-осеннего сезона подтверждается предположение, что основным объектом питания для азотобактера являются наиболее крупные отмирающие и мертвые клетки планктонных водорослей и достаточно крупные и питательные частицы растительного детрита. Возможно также, что некоторое значение имеет метабиоз или симбиоз между отдельными крупными видами фитопланктона и азотобактером.

Сравнение численности фитопланктона в августе 1951 г. в восточной половине Черного моря (Белогорская и Кондратьева, см. наст. сборн.) со средней численностью азотобактера в августе 1956 г. на глубинах от 0 до 175—200 м (табл. 4) показало, что ясно выраженного параллелизма между численностью азотобактера и фитопланктона, какой имеет место зимой в западной половине моря, здесь не наблюдается. Нет непрерывного падения среднего количества азотобактера с глубиной. В противоположность картине зимнего вертикального распределения, среднее количество азотобактера на глубинах от 100 до 200 м может превышать его количество в лежащих выше слоях воды.

Несмотря на меньшую (в десятки раз) численность фитопланктона в августе по сравнению с его численностью на тех же горизонтах в феврале, количество микроколоний и клеток азотобактера, приходящееся на 10 000 клеток фитопланктона, летом в десятки, сотни и тысячи раз больше, чем зимой.

Таблица 4

Средняя численность азотобактера в августе 1956 г. и фитопланктона в августе 1951 г. в восточной половине Черного моря *†.

Глубина, м	Количество микроколоний и клеток азотобактера в 1 л воды	Количество клеток фитопланктона в 1 л воды, в тыс.**	Количество микроколоний и клеток азотобактера на 10 000 клеток фитопланктона
0	> 1594	20--50	> 455
10		25--40	
25	808	30	269
50	> 800	25--45	> 285
75		5--10	
100	1587	3	5290
125		5 и <	
150	161	1	1610
175--200	> 1663	1	> 16 630

* Необходимо оговорить условность сравнения материалов, полученных в разные годы.

** Данные по фитопланктону приводятся из работы Е. В. Белогорской и Т. М. Кондратьевой (см. наст. сборн.).

Как и зимой, минимальное количество азотобактера на 10 000 клеток фитопланктона отмечено на глубине 25—50 м; максимальное количество азотобактера отмечено не на нулевом горизонте, как это имело место в феврале, а на глубине 175—200 м. В этом слое воды, составляющем промежуточную область между кислородной и сероводородной зонами, микроколоний и клеток азотобактера приблизительно в полтора раза больше, чем клеток фитопланктона. Азотобактер в этих слоях и глубже, по всей вероятности, связан не только с целыми, поддающимися учету клетками фитопланктона, но и с крупными частицами растительного детрита или остатками фитопланктонных организмов, которые, естественно, не учитываются при подсчете фитопланктона.

Предположение о том, что растительный детрит является возможным преимущественным источником питания для азотобактера ниже зоны максимального развития фитопланктона, подтверждается данными по зоопланктону Черного моря. Согласно А. П. Кусморской (1950, 1954а, б, в), наибольшая биомасса зоопланктона в открытом море наблюдается летом и ранней осенью. В это время биомасса зоопланктона в два-три раза больше, чем в зимний период. Соотношение между биомассой фито- и зоопланктона обратно пропорционально: чем больше возрастает биомасса зоопланктона, тем меньше становится биомасса фитопланктона, и наоборот. Это, по мнению Кусморской, связано с интенсивностью выедания фитопланктона организмами зоопланктона. «Дождь» трупов растительных клеток и детрита в летнее время, очевидно, более концентрированный, чем зимой. Этим, по-видимому, обуславливается встречаемость азотобактера в большом количестве на горизонтах от 0 до 175—200 м.

Следует отметить и тот факт, что, вследствие большей плотности воды ниже зоны температурного скачка, скорость падения органических частиц несколько уменьшается, а концентрация их, соответственно, возрастает (Кусморская, 1954 б).

Источником растительного детрита могут служить не только клетки крупных фитопланктонных форм. В условиях Черного моря микро- и наннопланктонные формы составляют 50—80% растительной пищи зоопланктона в открытом море (Водяницкий, 1954; Морозова-Водяницкая, 1957). Фекальные частицы, содержащие остатки микро- и наннопланктона, могут быть более крупными по размерам и массе, чем отдельные клетки этих организмов, и, вследствие этого, оказаться удобным и доступным питательным субстратом для азотобактера. Таким образом, через посредство зоопланктона, после употребления в пищу микро- и наннопланктон может приобретать значение как источник питания для азотобактера. В периоды «избыточного» питания фитопланктонными клетками зоопланктон выделяет растительный материал в слабо переваренном виде (Беклемишев, 1954), отчего пищевая ценность детрита для бактерий возрастает.

В Черном море избыточное питание зоопланктона наблюдается летом (Кусморская, 1954а). Растительный детрит богат соединениями углерода и значительно обеднен азотом, так как большая часть азота выделяется в результате прямой регенерации в форме растворимых соединений, которые еще в зоне фотосинтеза немедленно используются фитопланктоном (Харвей, 1948). Такой детрит неизбежно оказывается доступным преимущественно для олигонитрофильных и азотфиксирующих микроорганизмов. Не удивительно поэтому, что летом на глубине 175—200 м количество микроколоний и клеток азотобактера намного превышает количество фитопланктона на этих глубинах. Таким образом, распределение азотобактера в августе 1956 г. в толще воды кислородной зоны восточной половины Черного моря указывает на соответствующее распределение его источников питания в виде крупных растительных клеток и частиц детрита.

ВЫВОДЫ

1. Предположение Рейнке (1903б) о широко распространенных симбиотических взаимоотношениях между азотобактером и морскими планктонными водорослями не находит подтверждения в сравнительном исследовании распределения численности азотобактера и фитопланктона в Черном море в зимнее и летнее время.

2. Можно предполагать, что только отдельные наиболее крупные и малочисленные виды фитопланктона могут вступать в симбиотические или метабиотические отношения с азотобактером.

3. Сравнительный анализ количественного распределения азотобактера и фитопланктона в зимний и летний сезоны в открытых глубоководных районах Черного моря показывает, что азотобактер прямо или косвенно связан с растительными организмами, однако подавляющее большинство видов фитопланктона, вегетирующих в эти сезоны, не несет на себе клеток азотобактера, способных развиваться на обычных элективных средах.

4. Характер количественного распределения азотобактера в толще морской воды в различные сезоны легко объясняется, если исходить из предположки, что основными источниками углерода и энергии для азотобактера в морской воде являются отмирающие или мертвые клетки крупных форм фитопланктона и крупные частицы растительного детрита, на базе которых азотобактер может размножаться и образовывать микроколонии.

5. В феврале в открытом море имеет место отчетливый параллелизм между вертикальным распределением средней численности азотобактера и фитопланктона. В августе такого четкого параллелизма не наблюдается.

6. В летнее время на 10 000 клеток фитопланктона приходится в десятки, сотни и тысячи раз больше микроколоний и клеток азотобактера, чем зи-

мой. Это, по-видимому, связано с более интенсивным развитием в летний период крупных видов фитопланктона, заключающих в себе более половины общей биомассы всех летних форм фитопланктона.

7. Летом на глубине 175 м количество микроколоний и клеток азотобактера превышает количество клеток фитопланктона. Очевидно, основное значение как источник питания для азотобактера на этой глубине и ниже приобретает растительный детрит.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В. 1954. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях.— Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 6.
- Белогорская Е. В. и Кондратьева Т. М. Распределение фитопланктона в Черном море и его связь с гидрологическими условиями. Наст. сборн.
- Водяницкий В. А. 1954. О проблеме биологической продуктивности водоемов, и в частности Черного моря.— Труды Севаст. биол. станции, т. VIII.
- Исаченко Б. Л. 1914. Исследования над бактериями Северного Ледовитого океана.— Труды Мурм. научно-пром. экспед. 1906 г.
- Крисс А. Е. 1959. Морская микробиология (глубоководная). М., Изд-во АН СССР.
- Кузморская А. П. 1950. О зоопланктоне Черного моря.— Труды АзЧерНИРО, вып. 14.
- Кузморская А. П. 1954а. Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами.— Труды ВНИРО, т. XXVIII.
- Кузморская А. П. 1954б. Об изучении вертикального распределения морского планктона.— Там же.
- Кузморская А. П. 1954в. Годовые изменения кормовой базы черноморской хамсы в период нереста и развития ее молоди. Третья экол. конф. Тезисы докл., часть II. Изд. Киевск. гос. ун-та.
- Ланская Л. А. и Маркианович Е. М. 1960. Влияние некоторых морских планктонных и бентосных водорослей на сапрофитные бактерии в условиях культур.— Труды Севаст. биол. станции, т. XIII.
- Лебедева М. Н. 1958. Экологические закономерности распределения микроорганизмов в Черном море.— Труды Севаст. биол. станции, т. X.
- Лимберг Е. Л. 1941. Количество бактерий и бактериальные процессы в прибрежной полосе Баренцова моря.— Труды Зоол. ин-та, т. VII, вып. 2.
- Морозова-Водяницкая Н. В. 1950. Численность и биомасса фитопланктона в Черном море.— Докл. АН СССР, т. 83, № 4.
- Морозова-Водяницкая Н. В. 1954. Фитопланктон Черного моря. Часть II.— Труды Севаст. биол. станции, т. VIII.
- Морозова-Водяницкая Н. В. 1957. Фитопланктон в Черном море и его количественное развитие.— Труды Севаст. биол. станции, т. IX.
- Романова А. П. 1958. Интенсивность развития бактериальной флоры на литорали озера Байкал (по пластинкам обрастания). Микробиология, т. 27, вып. 5.
- Харвей Х. В. 1948. Современные успехи химии и биологии моря. Гос. изд-во иностр. лит., М.
- Bencke W. u. Keutner J. 1903. Über stickstoffbindende Bakterien aus der Ostsee.— Ber. d. dtsh. bot. Gesellsch., Bd. 21, S. 333.
- Brandt K. 1904. Über die Bedeutung der Stickstoffverbindungen für die Produktion im Meere.— Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XVI, Jena, 1904, S. 384—402.
- Collins V. G. 1957. Planctonic bacteria.— J. gen. Microbiology, v. 16, N 1.
- Keding M. 1906. Weitere Untersuchungen über stickstoffbindende Bakterien.— Wissensch. Meeresunters. Abt., Bd. 9 Kiel.
- Keutner J. 1905. Über das Vorkommen und die Verbreitung Stickstoffbindenden Bakterien in Meere.— Wissensch. Meeresunters. Abt., Bd. 8, Kiel.
- Reinke J. 1903a. Symbiose von Volvox und Azotobacter.— Berichte d. dtsh. bot. Gesellsch., Bd. XXI, S. 481—483.
- Reinke J. 1903b. Zur Ernährung der Meeresorganismen disponible Quellen an freiem Stickstoff.— Berichte d. dtsh. bot. Gesellsch., B. XXI.
- Waksman S. A., Reuszer H. W., Carey C. L., Hotchkiss M. a. R. 1933. Bacteriological Investigations of sea water and marine bottoms in the gulf of Maine.— Biol. Bull. V. 64, p. 183.
- Waksman S. A., Hotchkiss M. a. Carey C. L. 1933. Marine bacteria and their role in the cycle of life in the sea. II. Bacteria concerned in the cycle of nitrogen in the sea.— Biol. Bull., vol. 65, N 2, p. 137.