

ПРОВ 98

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

ПРОВ 2010

ПРОВ. 1980

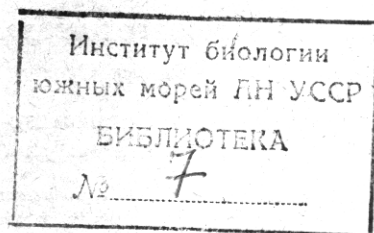
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 47

ИССЛЕДОВАНИЯ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА
И ЮЖНЫХ МОРЕЙ



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1978

standard depths. The material was collected in April—August, 1976 during the 30th cruise of the research ship «Mikhail Lomonosov». Determinations were carried out by spectrophotometric method in membrane filters. The average indices of chlorophyll for the 0-100 m layer varied from 0.07 to 0.08 mg/m³ in the Sardinian sea, from 0.006 to 0.09 in a zone of convergences in the southern Atlantic, from 0.24 to 0.35 mg/m³ in the productive upwelling zones.

УДК 576.8.01.312

Л. Н. П ш е н и н

ПРОДУКЦИЯ МИКРОБНОГО БЕЛКА В ПРИПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ ЧЕРНОГО МОРЯ ЗА СЧЕТ ФИКСАЦИИ СВОБОДНОГО АЗОТА

Прямое измерение скоростей фиксации молекулярного азота в морской воде в условиях, приближенных к природным, методом ¹⁵N [7] позволяет не только оценивать вклад биологической азотфиксации в общий процесс вовлечения нового азота в круговорот веществ водных экосистем, но и определять продукцию первичного (по азоту) белка. Когда фиксацию азота осуществляют фото- или хемоавтотрофные организмы, продукция белка имеет абсолютно первичный характер. Если же молекулярный азот фиксируют гетеротрофные микроорганизмы, то первичность белковой продукции относительна, так как, хотя углеродный скелет белковых молекул составляется главным образом из готовых блоков органических соединений, потребляемых микроорганизмами, значительная часть аминных групп строится за счет мобилизованного в процессе азотфиксации молекулярного азота. Вычленив эту первичную по молекулярному азоту белковую продукцию бывает важно при изучении экосистем, функционирующих в период азотного дефицита, а также в условиях антропогенной эвтрофикации. В первом случае фиксация молекулярного азота играет роль положительного фактора, поскольку способствует поддержанию экосистемы в стабильном состоянии. Во втором случае она, как правило, ускоряет развитие эвтрофикации, а следовательно, ведет к нарушению стабильности водной экосистемы. При крайней степени эвтрофикации, сопровождающейся массовым развитием токсичных сине-зеленых водорослей, азотфиксация косвенно способствует отравлению и дестабилизации экосистемы.

Следует подчеркнуть, что в отличие от сине-зеленых водорослей жизнедеятельность гетеротрофных азотфиксаторов в условиях эвтрофикации в известной степени всегда положительна, так как для усвоения молекулярного азота они окисляют большое количество безазотистого органического вещества, участвуя наряду с другими гетеротрофными микроорганизмами в процессе самоочищения. Из изложенного вытекает необходимость дифференцированной оценки скоростей фотоавтотрофной и гетеротрофной азотфиксации с параллельным учетом количества азотфиксаторов соответствующих групп.

В условиях умеренного климата Черного моря массового развития планктонных сине-зеленых водорослей и фотосинтезирующих серобактерий обычно не наблюдается. Поэтому случаи интенсивной фотоавтотрофной азотфиксации в прибрежных и открытых водах Черного моря могут рассматриваться как признак неблагоприятного состояния района в отношении антропогенного загрязнения. Сопоставление абсолютных скоростей фотоавтотрофной и гетеротрофной азотфиксации, а также уровней синтеза белка различного происхождения может дать представление о степени вреда и пользы отдельных процессов в суммарном (то- тальном) процессе азотфиксации, происходящем в данной системе

функционирующего сообщества. В связи с этим требуют корректирования результаты наших исследований азотфиксации в Черном море на многолетней станции в районе Севастополя в 1969—1971 гг. [4], а также в районе преддунайского шельфа и в глубоководном районе, расположенном против Босфора, в ноябре 1971 г.

В процессе исследований пробы морской воды экспонировали с ^{15}N в течение 24 ч в морском протоке при круглосуточном освещении, интенсивность которого в общем соответствовала среднедневной естественной (7000—9000 лк), или при натуральном освещении в сочетании с искусственным. Количественный учет гетеротрофных азотфиксирующих микроорганизмов проводили только в отдельные месяцы. Однако регулярными трехлетними наблюдениями фитопланктологов ИнБЮМ АН УССР было установлено, что в исследуемых водах сине-зеленые водоросли, как правило, отсутствовали, за исключением декабря—января 1970—1971 гг., когда была отмечена в значительном количестве *Oscillatoria* sp., которая, однако, не образовывала колоний, из компактно «упакованных» трихом. Азотфиксирующая способность *Oscillatoria* sp. вызывает сомнения, поскольку организмы этого рода фиксируют азот лишь в условиях сильно пониженного парциального давления кислорода [6].

Приведенные данные значительно упрощают задачу дифференцированной оценки процессов фотоавтотрофной и гетеротрофной азотфиксации в воде Севастопольской бухты по результатам измерений 1969—1971 гг. Дело усложняется тем, что в этих исследованиях пробы воды, отбираемые только днем, экспонировали на свету непрерывно в течение суток, что, как оказалось позже (когда мы измеряли скорости фотоавтотрофной и гетеротрофной азотфиксации строго дифференцированно — после экспозиции на свету и в темноте с параллельным количественным учетом живых агентов), вносило ощутимую погрешность в значения суточной гетеротрофной и тотальной азотфиксации.

Первое такое исследование мы провели в осенне-зимний период 1971 г. в приповерхностных водах центрально-американских морей, где продолжительность светлого и темного времени суток фактически одинакова, а фотоавтотрофные азотфиксаторы из сине-зеленых рода *Oscillatoria* (syn. *Trichodesmium*), образующие крупные веретеновидные и шарообразные колонии из более или менее плотно «упакованных» трихом, являются обычными обитателями поверхностных вод. Планируя эти эксперименты, мы не только ожидали активной фотоавтотрофной азотфиксации, но и предполагали, что состав гетеротрофного гипонейстона в светлые и темные часы суток неодинаков. Основанием для подобного предположения были следующие факты. Ю. П. Зайцев с сотрудниками [1] установил, что зооорганизмы батипланктогипонейстона и бентогипонейстона днем находятся на значительной глубине, а ночью мигрируют к поверхности и накапливаются здесь, пополняя численность и массу населения эвгипонейстона. Судя по данным А. В. Цыбань [5], полученным синхронно с данными зоологов в районе м. Тарханкут (Черное море, июль 1968 г), одновременно с зооорганизмами совершают суточные миграции сопутствующие им бактерии, которые достигают максимального количества в приповерхностных водах в темное время суток. По мнению В. П. Закутского [2], эта закономерность характерна для всего Мирового океана. Наконец, наши микробиологические наблюдения [3] показали, что некоторые гетеротрофные азотфиксаторы (спирохеты и спириллы), обладая активной подвижностью и отрицательным фототаксисом, покидают освещенное поле микроскопа в течение 0,5—1 мин. Спирохеты, кроме того, формируют в жидкой морской питательной среде ватообразные колонии, внутри которых в темноте образуются пузырьки газа, поднимающие колонии к поверхности жидкости, подобно гидростатическому аппарату. На свету газо-

вые пузырьки постепенно исчезают и колонии опускаются на дно колбы. Известно также, что спирохеты, спираиллы и вибрионы могут периодически прикрепляться к плотному субстрату, в том числе к живым организмам, особенно водным животным.

Мы предположили, что в морских поверхностных водах могут происходить как активные, так и пассивные вертикальные миграции гетеротрофных азотфиксирующих микроорганизмов при смене темного и светлого времени суток. Из допущения различий в составе микроорганизмов-гетеротрофов дневного и ночного гипонейстона следовало ожидать и неодинаковые скорости гетеротрофной азотфиксации в светлое и темное время суток. Поэтому во всех последующих экспериментах по определению суточной азотфиксации мы отбирали пробы в дневное и в ночное время и скорости гетеротрофной дневной и ночной азотфиксации измеряли дифференцированно.

Каждый суточный эксперимент по определению скорости азотфиксации слагался из 24 опытных (меченных по ^{15}N) однолитровых проб морской воды, из которых 16 отбирали в светлое время суток и 8 — в темное, а также из 8 контрольных проб (по 4 днем и ночью). Серию из 8 проб, отобранных днем, экспонировали с ^{15}N в морском протоке на открытом солнечном свету в прозрачных сосудах в течение 6 ч (полученный результат удваивали). Параллельный ряд из 8 колб экспонировали в темноте в течение 12 ч при прочих равных условиях. Первая серия позволяла определить дневную тотальную азотфиксацию (фотоавтотрофную и гетеротрофную). Вторая серия — одну лишь дневную гетеротрофную. Вычитая из первого результата второй, получали «чистую» фотоавтотрофную азотфиксацию. Третья серия из 8 проб, отобранных ночью и экспонированных в течение 12 ч в темноте, позволяла определить ночную гетеротрофную азотфиксацию. Сложением результатов определения тотальной дневной и гетеротрофной ночной получали значение тотальной суточной азотфиксации, а сложением гетеротрофной дневной и гетеротрофной ночной — гетеротрофную суточную. Насколько нам известно, определения суточной азотфиксации по такой схеме ранее никем не проводились.

Результаты этого исследования (211 опытных и 40 контрольных однолитровых проб морской воды) показали, что «чистая» фотоавтотрофная азотфиксация составляет 45%, а гетеротрофная суточная (дневная плюс ночная) — 55% тотальной суточной азотфиксации, т. е. они соотносятся как 2,5:3. В то же время гетеротрофная дневная азотфиксация (пробы дневного отбора, экспонированные в темноте) составила в среднем 18%, а гетеротрофная ночная (пробы ночного отбора, экспонированные также в темноте) 37% суточной тотальной азотфиксации, т. е. эти два процесса соотносятся как 1:2. Новым здесь является именно тот факт, что микробный гетеротрофный гипонейстон в течение каждого ночного часа фиксирует в среднем вдвое больше азота, чем в течение каждого дневного.

Если последняя закономерность справедлива и для соответствующих процессов гетеротрофной азотфиксации в приповерхностных водах умеренных широт, то в экспериментах на Черном море в 1969—1971 гг. имела место недооценка тотальной азотфиксации в среднем на 17,6% из-за недоучета гетеротрофной азотфиксации. В связи с этим в данном сообщении мы приводим средние суточные скорости азотфиксации и расчетные значения продукции микробного белка за счет фиксации молекулярного азота как по данным прямых измерений проб, экспонированных с ^{15}N на свету в течение 24 ч, так и с поправкой +17,6% на недоучтенный вклад гетеротрофной азотфиксации (таблица).

Среднее значение суточной скорости азотфиксации $x_{\text{ср}}$, полученное на основании прямых измерений с ^{15}N 398 опытных однолитровых проб морской воды, отобранных в светлые утренние часы в приповерхност-

ном слое Севастопольской бухты в течение 29 месяцев 1969—1971 гг. составляет 0,953 мг N/м³, а с поправкой (+17,7%) — 1,156 мг N/м³. Очевидно, эта средняя от многолетних данных величина достаточно объективно отражает истинный средний уровень суточной азотфиксации в прибрежном районе Черного моря.

Средние величины годичной фиксации азота и продукции микробного белка за счет фиксированного азота в приповерхностных (0—10 см) водах Черного моря

Район	Количество проб	Азотфиксация				Продукция микробного белка (фиксированный азот×6,25), кг на 1 км ² в год	
		мг N на 1 м ³ в сутки		кг N на площади 1 км ² в год		на основании прямых измерений	с поправкой (+17,6%)
		на основании прямых измерений	с поправкой (+17,6%)	на основании прямых измерений	с поправкой (+17,6%)		
Севастопольская бухта (многолетняя станция, 1969—1971 гг.)	398	0,953	1,156	35	42	217	264
Преддунайский шельф (ст. 5, ноябрь 1971 г.)	7	0,740	0,898	27	33	169	205
Предбосфорский глубоководный район (ст. 8, ноябрь 1971 г.)	8	0,490	0,595	18	22	112	136

Для районов шельфа и глубоководных районов Черного моря данных по многолетней динамике азотфиксации не существует, так как получение их связано с большими трудностями. Однако мы располагаем результатами прямых измерений азотфиксации, полученными в 69-м рейсе НИС «Академик А. Ковалевский» в ноябре 1971 г. на ст. 5 в районе преддунайского шельфа и на ст. 8 в глубоководном предбосфорском районе. Среднесуточная (от 7—8 проб, экспонированных с ¹⁵N в морском протоке при круглосуточном освещении, естественном днем и искусственном ночью) скорость азотфиксации составляла на ст. 5—0,806, на ст. 8—0,533 мг N/м³. Данные, полученные лишь в ноябре, естественно, не годятся для расчета средних за год суточных скоростей азотфиксации. Однако, пользуясь результатами изучения многолетней сезонной динамики скоростей азотфиксации в прибрежном районе, мы попытались привести ноябрьские результаты по району преддунайского шельфа и глубоководному предбосфорскому району к уровням, наиболее соответствующим среднегодовому. Для этого мы вынуждены были принять два вполне вероятных допущения. Во-первых, что характер сезонных и многолетних изменений скоростей азотфиксации в приповерхностных водах шельфовых и глубоководных районов в общем сходен с таковым в прибрежных районах. Во-вторых, что результаты, полученные нами в районе Севастопольской бухты и в открытых районах на ст. 5 и 8, являются типичными. Принимая это, получаем, что пропорционально прибрежному району (в котором уже изучена сезонная и трехлетняя динамика процесса) среднегодовая скорость азотфиксации в приповерхностном слое воды на ст. 5 (шельф) приближается к 0,74 мг N/м³ (с поправкой +17,6% — 0,898), а в глубоководном районе на ст. 8—0,49 мг N/м³ в сутки (с поправкой — 0,596). Получается, что среднегодовые суточные скорости азотфиксации в прибрежном, шельфовом и глубоководном районе соотносятся как 2:1,5:1, что вполне согласуется с убыванием содержания доступного для гетеротрофных бактерий органического вещества от берега в сторону открытых и глубоководных областей моря.

Располагая средними значениями суточных скоростей азотфиксации для 3 станций, расположенных в различных районах моря, мы попытались рассчитать годовые размеры фиксации азота в слое 0—10 см на площади 1 км². Азотфиксация, вычисленная на основании прямых измерений (а также с поправкой на недоучтенную гетеротрофную азотфиксацию), составила для Севастопольской бухты 35 (42), для ст. 5 в районе шельфа 27 (33) и для ст. 8 в глубоководном районе 18 (22) кг N на 1 км² в год (см. таблицу).

Используя коэффициент 6,25, мы получили предварительные значения продукции микробного белка, синтезируемого за счет мобилизованного в процессе азотфиксации молекулярного азота, которые для слоя 0—10 см составили в Севастопольской бухте 217 (264), на станции в районе шельфа 169 (205) и на станции в глубоководном районе 112 (136) кг микробного белка на 1 км² в год.

Ориентируясь на полученные цифры, можно ожидать, что фиксация азота в приповерхностном слое всего Черного моря будет характеризоваться значениями, близкими к 10 тыс. т N в год, а продукция микробного белка за счет фиксации свободного азота — к 60 тыс. т в год.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зайцев Ю. П. Морская нейстонология. К., «Наук. думка», 1970. 264 с.
2. Закутский В. П. Распределение организмов бентогипонейстона в южных морях СССР.— IV Межвуз. зоогеограф. конф. Одесса, 1966, с. 100—101.
3. Пшенин Л. Н. Биология морских азотфиксаторов. К., «Наук. думка», 1966. 266 с.
4. Пшенин Л. Н. Интенсивность процесса азотфиксации в приповерхностных водах Черного моря.— Материалы Всесоюз. симпоз. по изученности Черн. и Средизем. морей, использованию и охране их ресурсов. Ч. 3. К., 1973, с. 155—162.
5. Цыбань А. В. Бактерионейстон и бактериопланктон шельфовой области Черного моря. К., «Наук. думка», 1970. 274 с.
6. Carpenter E. J., Price C. C. Marine Oscillatoria (Trichodesmium): explanation for aerobic nitrogen fixation without heterocystys.— Science, 1970, 191, N 4233, p. 1278—1280.
7. Nees J. C., Dugdale R. C., Dugdale V. A., Goering J. J. Nitrogen metabolism in lakes. I. Measurement of nitrogen fixation with ¹⁵N.— Limnol. Oceanogr., 1962, 7, N 2, p. 163—169.

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

Поступила в редколлегия
3.10.77

L. N. Pshenin

PRODUCTION OF MICROBIC PROTEIN IN THE BLACK SEA SURFACE LAYER DUE TO FREE NITROGEN FIXATION

Summary

Values of free nitrogen assimilation by microflora are determined by direct measuring in Sevastopol Bay, the Danube and Bosphorus regions and they amount to about 1.1, 0.9 and 0.6 mg of N per day, respectively. The portion of photoautotrophic and dark heterotrophic fixation of nitrogen in the total process of its accumulation is investigated. Possible values of the created protein mass are calculated.

УДК 577.472(6):582.251

М. И. Сеничева, М. И. Роухияйнен

ПРОДУКЦИЯ МЕЛКИХ ЖГУТИКОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ

Изучение фитопланктона на фиксированном материале позволяет учитывать численность и биомассу лишь хорошо сохраняющихся групп водорослей. При этом обычно не принимают во внимание ультрапланк-