

579(262.5)

М 48

ПРОВ 2010

ПРОВ 38

ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ АКАДЕМИЯ НАУК УССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЧЕРНЫХ МОРЕЙ им. А.О.КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

МЕЛЬНИКОВА

Ирина Валентиновна

УДК 579.266.2:574.58 (262.5)

БИОЛОГИЧЕСКАЯ N_2 -ФИКСАЦИЯ В ПРИПОВЕРХНОСТНЫХ
ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

Специальность

03.00.18 - гидробиология

Автореферат

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Севастополь

1988

Работа выполнена в отделе планктона Института биологии
вжных морей им. А.О. Ковалевского Академии наук УССР

Научный руководитель — кандидат биологических наук
Л.Н. ПИЩЕНИН

Официальные оппоненты — доктор биологических наук
З.З. Финенко
доктор биологических наук
Р.Н. Ивановский

Ведущее учреждение — ВНИРО

Защита диссертации состоится " ____ " _____ 1988 г.

в " ____ " час. на заседании специализированного совета

Д 016.12.01 в Институте биологии вжных морей АН УССР

335000, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
биологии вжных морей им. А.О. Ковалевского АН УССР.

Автореферат разослан " ____ " _____ 1988 г.

Н.Г. Сергеева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Хотя запасы азота на Земле велики, пул его связанных форм, доступных живым организмам, очень мал. Из него постоянно теряется часть азота в результате денитрификации и захоронения в осадках (Burns and Hardy, 1973). Биологическая фиксация N_2 является единственным средством, при помощи которого живой мир планеты может противостоять этим потерям. С некоторых пор человек стал широко использовать промышленную фиксацию N_2 . Однако результатом этого явилось эвтрофирование прибрежных районов Мирового океана, нарушающее, в конечном итоге, воспроизводство живого мира. Избежать этого можно, используя вместо промышленной биологическую фиксацию N_2 . Для чего необходимо всестороннее изучение процесса в первую очередь принципов его регуляции в природных условиях. Высокая изменчивость азотфиксации в различных морских биотопах свидетельствует о гибкой регуляции активности нитрогеназы, однако факторы, её обуславливающие, неизвестны.

Цель работы. Целью настоящей работы было изучение особенностей азотфиксации и факторов, влияющих на её динамику в приповерхностных прибрежных водах Чёрного моря. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- изучить особенности азотфиксации в приповерхностной воде бухт Севастопольская и Ласпи;
- на основе собственных и литературных данных исследовать особенности динамики основных параметров азотфиксации в изучаемых водах;
- оценить роль в динамике азотфиксации факторов среды, способных оказывать специфическое действие на нитрогеназную активность;
- исследовать специфику круговорота азота и роль азотфиксации в изучаемых водах.

Научная новизна. Впервые для Чёрного моря изучена роль в динамике азотфиксации факторов среды, способных оказывать специфическое действие на нитрогеназную активность. В результате показано, что азотфиксация в исследуемых водах зависит от освещённости, причём кривые зависимости близки к таковым для фотосинтеза. На гетеротрофную азотфиксацию лимитирующее действие оказывала минимальная температура, при более высоких значениях её влияние было мало заметным. Сезонные изменения гетеротроф -

ной азотфиксации не были связаны с минеральными соединениями азота, в то же время результаты суточной станции показали принципиальную возможность регуляции аммонием гетеротрофной азотфиксации. В ходе сезонных исследований отмечена отрицательная корреляция между гетеротрофной азотфиксацией и численностью гетеротрофных азотфиксирующих бактерий, которая, как предполагается, является результатом метаболической регуляции нитрогеназной активности, связанной с внутриклеточным отношением АТФ/АДФ. Показана ведущая роль спирилл среди гетеротрофных азотфиксирующих бактерий. Обнаружены пикопланктонные цианобактерии, которые представляются наиболее вероятными фотоавтотрофными азотфиксаторами. Предложены лаконичные схемы круговорота азота: глобального и в морском биотопе. Дано тематическое описание круговорота азота и определены его типы в морских биотопах. Определены характер круговорота азота и роль азотфиксации в исследуемых водах.

Практическая ценность. Работа представляет собой определённый вклад в описание двух экономически важных районов. Полученные выводы могут быть использованы при разработке рекомендаций по использованию азотфиксации как экологически безвредного способа обогащения связанным азотом районов марикультуры.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на научно-технических конференциях в г. Севастополе (1985, 1986 г.г.) 17 научной конференции молодых учёных биологического факультета МГУ (Москва, 1986), конференции "Вклад молодых учёных и специалистов в решение современных проблем океанологии" (Батилиман, 1986), на коллоквиумах отдела планктона ИнБЮМ АН УССР (1984-1987 г.г.), на коллоквиуме отдела экологии моря ВНИРО (Москва, 1987 г.), на заседании учёного совета ИнБЮМ АН УССР (1987 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 3 работы и 4 сданы в печать.

Объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов и списка цитируемой литературы. Текст на 187 машинописных страницах иллюстрирован 37 рисунками и 17 таблицами. Библиография включает 145 наименований, из них 93 иностранных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в слое 0-10 см у выхода из Севастопольской бухты (в течение 1984 г.) и в бухте Ласпи в районе мидиевой плантации (июнь-декабрь 1984 г.). Пробы отбирали в стерильные бутылки утром в Севастопольской бухте и в середине дня в бухте Ласпи. Во всех пробах определяли скорости гетеротрофной, фотоавтотрофной и тотальной азотфиксации, численность и состав гетеротрофных азотфиксирующих бактерий, температуру. Начиная с марта в Севастопольской бухте, и в течение всего периода исследований в бухте Ласпи, определяли также наличие цианобактерий, концентрации аммонийного, нитритного, нитратного, суммарного минерального, органического и общего азота, фосфора фосфатов и отношение минерального азота к фосфору фосфатов. В ходе исследований ставили эксперименты по влиянию продолжительности инкубации, освещённости и температуры на азотфиксацию в пробах из Севастопольской бухты. 17-18 сентября проводили суточную станцию в Севастопольской бухте, в ходе которой пробы отбирали пять раз. В каждой пробе определяли все перечисленные параметры.

Скорости азотфиксации определяли методом ^{15}N in situ в разработке Нисса и соавторов (Neesa et al., 1962) с некоторой модификацией методики обработки Л.Н. Пшенина (1973). Пробы в 4-кратной повторности инкубировали с молекулярным азотом, обогащённым на 10-24, 5 % ^{15}N в течение 24 часов в морском протоке. Эксперимент показал, что на протяжении 24 часов зависимость азотфиксации от времени близка к линейной. После инкубации пробы упаривали и сжигали по Кьельдалю в течение 4 часов с HgSO_4 и K_2SO_4 в качестве катализаторов. Изотопный состав азота проб определяли по отношению к контролям на масс-спектрометре MI-1201.

Скорость гетеротрофной азотфиксации представляла собой количество ^{15}N , фиксированного за сутки в темноте, фотоавтотрофной - разность между количеством ^{15}N , фиксированным за 12 ч на свету и в темноте. Инкубация на свету проводилась при постоянной освещённости (4000 лк). Сумма скоростей гетеротрофной и фотоавтотрофной азотфиксации составляла тотальную азотфиксацию за сутки.

Численность гетеротрофных азотфиксирующих бактерий определяли методом предельных разведений по Мак-Креди (Родина, 1965).

Посевы производили в четырёх повторностях в жидкую среду Фёдорова на морской воде в модификации Л.Н. Шенина (1983), из которой были исключены "стартовый пептон" и Na_2EDTA . Изучение Л.Н. Шениным азотфиксации в посевах черноморской воды методом ¹⁵N показало, что данная среда обладает хорошей селективностью по отношению к азотфиксирующим бактериям (неопубликованные данные - с разрешения автора), поэтому в настоящей работе азотфиксирующая активность в посевах не контролировалась. Родовую и видовую принадлежность доминирующих бактерий определяли на основании культуральных и морфологических признаков посевов и выделенных чистых культур, используя описания Л.Н. Шенина (1966).

Восстановленный азот (кьельдалевский) в сожжённых пробах определяли титриметрически под контролем pH-метра. Аммоний из интактной пробы отгоняли и определяли с реактивом Несслера (Унифицированные методы анализа вод СССР, 1978). Нитриты определяли методом Грисса-Илосвая. Нитраты восстанавливали в редуторе с омеднённым кадмием и определяли с реактивом Грисса. Фосфаты определяли модифицированным методом Морфи и Райли (Руководство по методам химического анализа морских вод, 1977). Органический азот составлял разность между кьельдалевским и аммонийным азотом.

Корреляционный анализ выполняли на ЭВМ "Мир-2". При оценке достоверности коэффициентов корреляции уровень значимости принимали равным 95 %.

Всего в ходе работы было обработано около 400 проб для масс-спектрометрического анализа, каждую пробу подвергали упариванию, сжиганию по Кьельдалю, далее из них отгоняли и определяли восстановленный азот и его изотопный состав. Проведено 20 серий посевов в жидкую и агаризованную среды, изучены и описаны культуральные и морфологические признаки всех посевов, промикроскопировано около 1500 препаратов. Сделано 18 серий химических анализов с определением в каждом случае концентраций аммония, нитритов, нитратов, органического азота и фосфатов.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Резких изменений температуры воды в ходе исследований не наблюдали. Максимальная температура была близка к максимальной средней для Севастопольской бухты (Горбенко, Крышев, 1985).

Концентрация аммония изменялась в пределах 10-190 и 10-250, нитратов - 14-182 и 4-86, нитритов - 1,3-4,7 и 0-2,0 мкг N/л, фосфатов - 10-52 и 10-36 мкг P/л в бухтах Севастопольская и Ласпи соответственно. Более высокие концентрации нитратов, нитритов и фосфатов в течение всего периода одновременных исследований и аммония летом указывали на большую эвтрофированность Севастопольской бухты по сравнению с Ласпи. Низкое, с основным, отношение минерального азота к фосфору фосфатов в течение периода конец марта-октябрь в Севастопольской бухте при относительно низких концентрациях минерального азота свидетельствовало о лимитирующей роли азота (рис. 1).

АЗОТФИКСИРУЮЩИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ В ПРИПОВЕРХНОСТНОЙ ВОДЕ БУХТ СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ И ЛАСПИ

Активными фиксаторами N_2 в приповерхностном слое могут быть только аэробные организмы - гетеротрофные и цианобактерии (Burns and Hardy, 1973). Азотфиксация в исследуемых водах происходила как на свету, так и в темноте, причём её уровни на свету были, как правило, выше. Азотфиксация в пробах из Севастопольской бухты зависела от освещённости. Кривые зависимости по форме были близки таковым для фотосинтеза (рис. 2), что свидетельствовало о присутствии азотфиксирующих цианобактерий. Разный ход сезонных и суточных кривых скоростей фотоавтотрофной и гетеротрофной азотфиксации указывал на присутствие также и гетеротрофных азотфиксирующих бактерий (рис. 3).

В исследуемых водах обнаружены только пикопланктонные цианобактерии, которые представляются наиболее вероятными фотоавтотрофными азотфиксаторами. Основными гетеротрофными азотфиксаторами были спириллы, по морфологии и культуральным признакам сходные со *Spirillum magnum* и *Sp. pana*, выделенными из черноморской воды и описанными Л.Н. Пшениным (1966). Доминировал вид, сходный со *Sp. magnum*. Формы, характерные для *Azotobacter* присутствовали в незначительных количествах.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ГЕТЕРОТРОФНОЙ АЗОТФИКСАЦИИ В ПРИПОВЕРХНОСТНОЙ ВОДЕ БУХТ СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ И ЛАСПИ

Сведения по биохимии азотфиксации (Проблемы фиксации азота, 1982) показывают, что среди факторов среды специфическое действие на нитрогеназную активность могут оказывать температура, O_2 , аммоний (и другие соединения азота после их превращения в

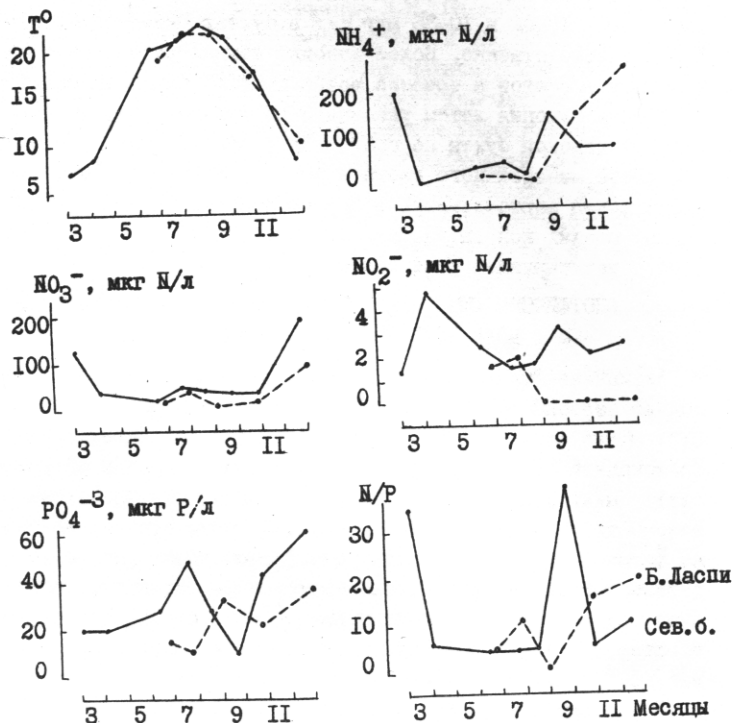


Рис. 1. Сезонная динамика температуры, минеральных форм азота и фосфора и их отношения (в атомном выражении) в приповерхностной воде бухт Севастопольская и Ласпи.

аммоний) и освещённость (на фотоавтотрофную азотфиксацию). О роли O_2 можно косвенно судить по температуре, которая определяет концентрацию кислорода в приповерхностном слое. Аммоний, при определённых концентрациях, репрессирует синтез нитрогеназы, но уже имеющийся фермент остаётся стабильным и функциональным в течение нескольких часов (Daesch and Mortenson, 1972). Поэтому изменение скорости азотфиксации будет существенно запаздывать по отношению к моменту репрессии. Предполагается, что о роли аммония можно судить по отношению к интенсивности процесса (азотфиксация/кл.сут.), изменение которой,

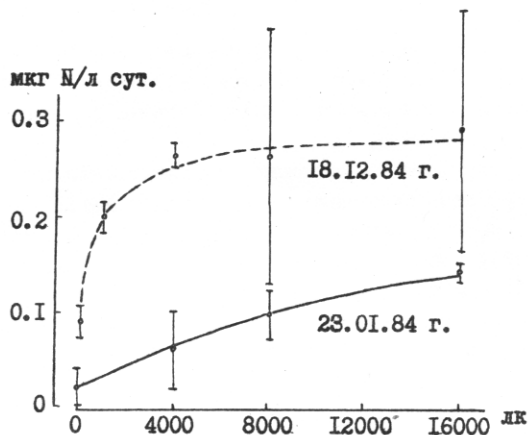


Рис. 2. Влияние освещённости на скорость азотфиксации в пробах приповерхностной воды из Севастопольской бухты.

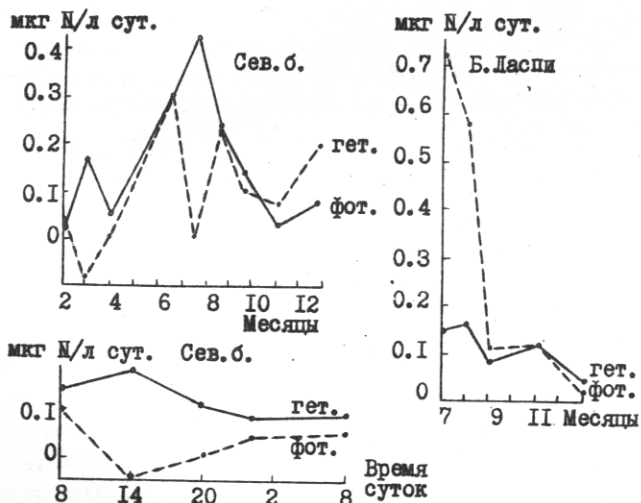


Рис. 3. Динамика гетеротрофной и фотоавтотрофной азотфиксации в приповерхностной воде бухт Севастопольская и Ласпи.

как ожидается, происходит практически без опоздания в ответ на репрессию.

Скорость гетеротрофной азотфиксации изменялась в пределах 0,021-0,426 в Севастопольской бухте и 0,043-0,156 мкг N/л сут. в бухте Ласпи с максимумом в июле. Уровень процесса в бухте Ласпи был, в основном, ниже (рис. 4).

На гетеротрофную азотфиксацию в Севастопольской бухте лимитирующее действие оказывала минимальная температура (2.03.84г), при более высоких значениях её влияние было мало заметным (30.03.84 г., рис. 5). Корреляция с температурой была недостоверна (0,64 при $p=9$). Изменения как интенсивности, так и скорости гетеротрофной азотфиксации не были связаны с минеральными соединениями азота. В то же время при температурах выше минимальной скорость гетеротрофной азотфиксации отрицательно коррелировала с численностью гетеротрофных азотфиксаторов (-0,92 при $p=7$ в Севастопольской бухте и -0,85 при $p=5$ в бухте Ласпи). Предполагается, что это явление было результатом метаболической регуляции нитрогеназной активности (Кеннеди, 1982), связанной с внутриклеточным отношением АТФ/АДФ. По-видимому, вследствие этой связи изменения гетеротрофной азотфиксации происходили под косвенным влиянием факторов, обусловивших динамику численности гетеротрофных азотфиксирующих бактерий.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ГЕТЕРОТРОФНЫХ АЗОТФИКСИРУЮЩИХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПРИПОВЕРХНОСТНОЙ ВОДЕ БУХТ СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ И ЛАСПИ

Численность гетеротрофных азотфиксирующих бактерий в Севастопольской бухте изменялась в пределах 250-3500000 кл./мл с минимумами в январе и июле и максимумами весной и в декабре. В бухте Ласпи численность изменялась от 35 до 11500000 кл./мл с минимумом в июле и максимумом в декабре и была, в основном, на один-четыре порядка ниже, чем в Севастопольской бухте (рис. 4).

Предполагается, что минимум численности в январе и низкое её значение в начале марта были обусловлены минимальной температурой воды в Севастопольской бухте. Достоверная отрицательная корреляция с суммарной солнечной радиацией (по данным Ка-радагской актинометрической станции) в оставшийся период (-0,90 при $p=7$) позволяет предположить решающую роль в динамике численности бактерицидного действия солнечной радиации.

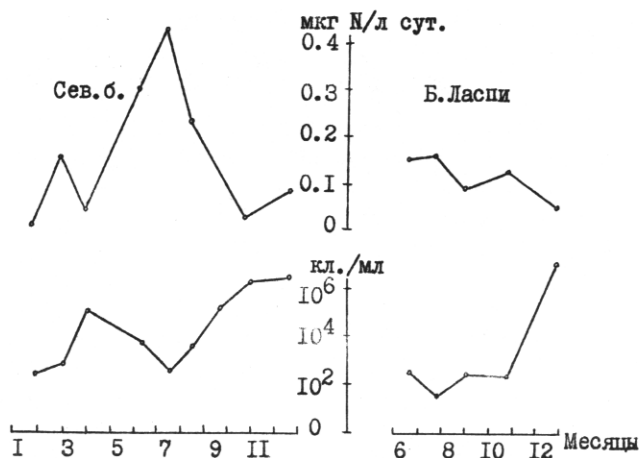


Рис. 4. Сезонная динамика скорости гетеротрофной азот-фиксации и численности гетеротрофных азотфиксирующих бактерий в приповерхностной воде бухт Севастопольская и Ласпи.

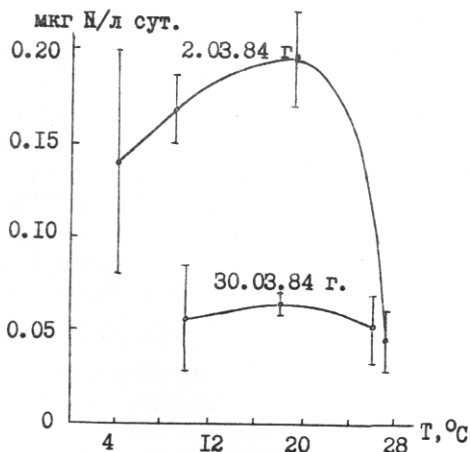


Рис. 5. Влияние температуры на скорость гетеротрофной азотфиксации в пробах приповерхностной воды из Севастопольской бухты.

В этот период корреляция с температурой была недостоверной ($-0,64$ при $p=7$), с минеральными соединениями азота, органическим азотом и фосфатами отсутствовала.

ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ И ДИНАМИКА ОСНОВНЫХ ПАРАМЕТРОВ ГЕТЕРОТРОФНОЙ АЗОТФИКСАЦИИ ВО ВРЕМЯ СУТОЧНОЙ СТАНЦИИ В ПРИПОВЕРХНОСТНОЙ ВОДЕ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ

В сентябре во время суточной станции наблюдался необычайно высокий уровень аммония и низкий фосфатов, а резкое повышение отношения минерального азота к фосфору фосфатов свидетельствовало о переходе лимитирующей роли от азота к фосфору. Концентрация аммония изменялась в пределах $150-360$, нитратов - $18-54$, нитритов - $1,7-3,0$ мкг N/л, фосфатов - $4-15$ мкг P/л (рис. 6).

Скорость гетеротрофной азотфиксации изменялась от $0,083$ до $0,183$ мкг N/л. Изменения численности гетеротрофных азотфиксирующих бактерий находились в пределах порядка ($150-950$ тыс. кл./мл (рис. 7). Корреляция между скоростью и численностью отсутствовала. В то же время изменения интенсивности гетеротрофной азотфиксации достоверно отрицательно коррелировали с аммонием ($-0,95$ при $p=5$). Этот факт указывал на репрессию синтеза нитрогеназы аммонием и свидетельствовал о принципиальной возможности регуляции аммонием азотфиксации в исследуемых водах.

ДИНАМИКА ФОТОАВТОТРОФНОЙ И ТОТАЛЬНОЙ АЗОТФИКСАЦИИ В ПРИПОВЕРХНОСТНОЙ ВОДЕ БУХТ СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ И ЛАСПИ

Скорость фотоавтотрофной азотфиксации изменялась в пределах $-0,041-0,150$ в Севастопольской бухте и $0,012-0,357$ мкг N/л. день в бухте Ласпи с максимумом в июне. Летом уровень процесса в бухте Ласпи был значительно выше, чем в Севастопольской бухте (рис. 8). Скорость тотальной азотфиксации изменялась в пределах $0,041-0,450$ в Севастопольской бухте и $0,054-0,504$ мкг N/л.сут. в бухте Ласпи с максимумом в июне. При близких уровнях тотальной азотфиксации в Севастопольской бухте преобладал гетеротрофный, а в бухте Ласпи фотоавтотрофный процесс (рис.8).

КРУГОВОРОТ АЗОТА И РОЛЬ АЗОТФИКСАЦИИ В ИЗУЧАЕМЫХ ВОДАХ

Предложена лаконичная схема биогеохимического круговорота азота, наглядно показывающая, что функция азотфиксации заключается в стабилизации уровня обменного фонда азота. Причём биологическая азотфиксация является единственным процессом,

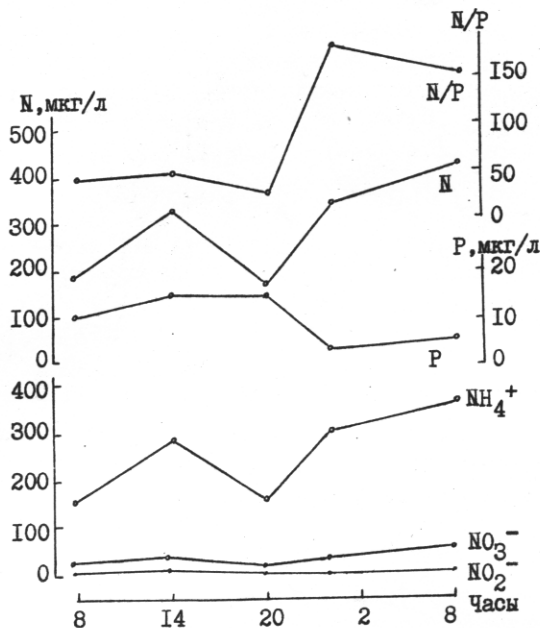


Рис. 6. Суточная динамика различных форм азота, суммарного минерального азота (N), фосфатов (P) и их отношения (N/P - в атомном выражении) в приповерхностной воде Севастопольской бухты.

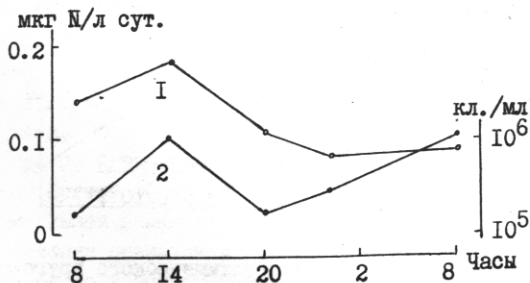


Рис. 7. Суточная динамика скорости гетеротрофной азотфиксации (1) и численности гетеротрофных азотфиксирующих бактерий (2) в приповерхностной воде Севастопольской бухты.

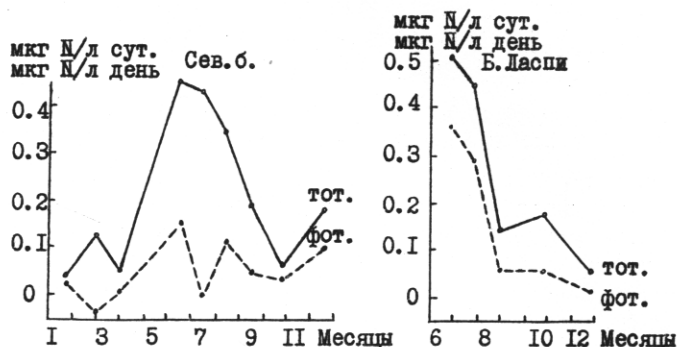


Рис. 8. Сезонная динамика фотоавтотрофной азотфиксации за день и totalной за сутки в приповерхностной воде бухт Севастопольская и Ласпи.



Рис. 9. Лаконичная схема биогеохимического круговорота азота (числовые данные по Burns and Hardy, 1973).

который может быть использован живым миром планеты с целью регуляции уровня обменного фонда (рис. 9).

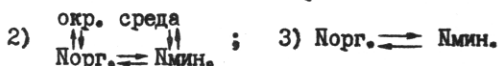
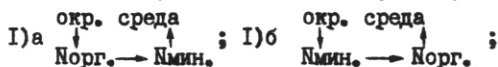
В морском биотопе целесообразно выделять биологический цикл и процессы обмена азотом между биотопом и окружающей его средой (рис. 10), а азотфиксацию и денитрификацию рассматривать как одни из процессов этого обмена. Тогда математическое описание круговорота примет вид:

$$d \text{ Норг.} / dt = V \text{ ас.} - V \text{ ам.} + V \text{ обм. Норг.}$$

$$d \text{ Нмин.} / dt = V \text{ ам.} - V \text{ ас.} + V \text{ обм. Нмин.}$$

$$d \text{ Нобщ.} / dt = V \text{ обм. Норг.} + V \text{ обм. Нмин.},$$

где $d \text{ Норг.} / dt$, $d \text{ Нмин.} / dt$ и $d \text{ Нобщ.} / dt$ - скорости изменения концентраций органического, минерального и общего азота соответственно; $V \text{ ас.}$ и $V \text{ ам.}$ - скорости ассимиляции минерального азота и аммонификации; $V \text{ обм. Норг.}$ и $V \text{ обм. Нмин.}$ - скорости обмена органическим и минеральным азотом соответственно между биотопом и окружающей средой. В зависимости от соотношения скоростей возможны три основных типа круговорота азота в биотопах:



1) разомкнутый: а - при низких скоростях ассимиляции минерального азота; б - при низких скоростях аммонификации; 2) промежуточный - при соизмеримых скоростях всех процессов; 3) замкнутый - при низких скоростях обмена органическим и минеральным азотом между биотопом и окружающей средой. Роль азотфиксации в морских биотопах также заключается в стабилизации уровня общего связанного азота и может быть оценена по отношению к его динамике.

Противоположный ход изменений суммарного минерального и органического азота (рис. 11) и достоверная отрицательная корреляция между органическим азотом и аммонием ($-0,76$ при $p=8$ и $-0,92$ при $p=5$ в сезонных и суточных исследованиях в Севастопольской бухте, $-0,97$ при $p=5$ в бухте Ласпи) свидетельствуют о значительной замкнутости круговорота азота в изучаемых водах. Сопоставление диапазонов изменений суммарного минерального, органического и общего азота показывает, что в течение периода конец марта-октябрь в Севастопольской бухте и всего периода в бухте Ласпи аммонификация непосредственно в приповерхностном слое была более важным источником минерального азота, чем принос извне, например, в результате диффузии. Скорость аммони-

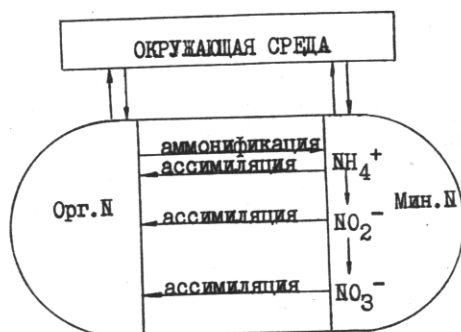


Рис. 10. Схема круговорота азота в морском биотопе.

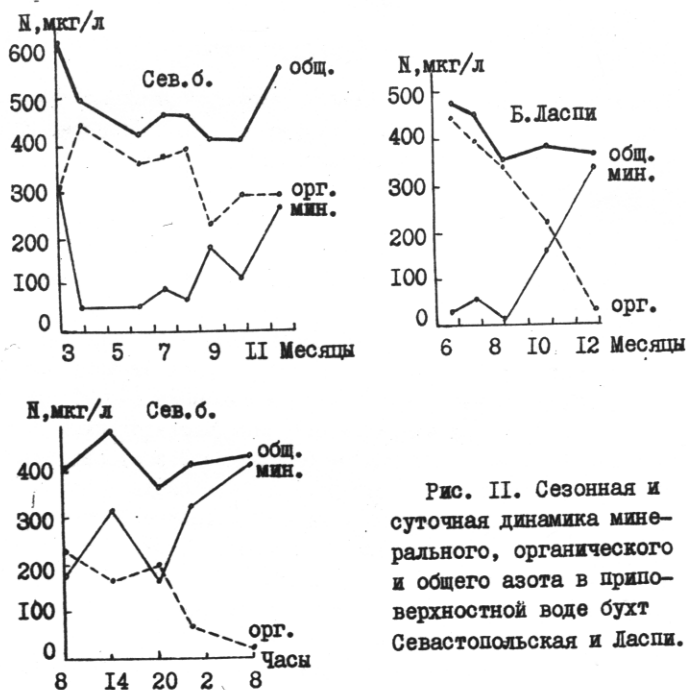


Рис. 11. Сезонная и суточная динамика минерального, органического и общего азота в приповерхностной воде бухт Севастопольская и Ласпи.

фикации во время суточной станции изменялась от 5,3 до 32,5 мкг N/л.час.

В течение периода конец марта-октябрь уровень общего азота в Севастопольской бухте отличался относительной стабильностью, однако, с заметной тенденцией к уменьшению. Эта же тенденция отмечена в бухте Ласпи (рис. II). Сопоставление изменений общего азота с количеством N_2 , фиксированным за соответствующие периоды, показывает, что роль азотфиксации в стабилизации уровня связанного азота была существенной. При её отсутствии потери связанного азота к концу рассматриваемых периодов были бы в 1,7 раза выше в Севастопольской бухте и в 1,4 раза - в бухте Ласпи.

ВЫВОДЫ:

1. Азотфиксацию в исследуемых водах осуществляли гетеротрофные и фотоавтотрофные организмы. Основными гетеротрофными азотфиксаторами были спироиллы. Фотоавтотрофными азотфиксаторами предположительно является пикопланктонные цианобактерии.

2. Скорость гетеротрофной азотфиксации изменялась в пределах 0,021-0,426 и 0,043-0,156 мкг N/л.сут., фотоавтотрофной - 0,041-0,150 и 0,012-0,357 мкг N/л.день и тоталь - 0,041-0,450 и 0,054-0,504 мкг N/л.сут. в бухтах Севастопольской и Ласпи соответственно с максимумами летом. При близких уровнях тотальной азотфиксации в Севастопольской бухте преобладал гетеротрофный, а в бухте Ласпи - фотоавтотрофный процессы.

3. Азотфиксация зависела от освещённости. Кривые зависимости в Севастопольской бухте по форме близки таковым для фотосинтеза.

4. На гетеротрофную азотфиксацию в Севастопольской бухте лимитирующее действие оказывала минимальная температура, при более высоких значениях её влияние было мало заметным.

5. Сезонные изменения гетеротрофной азотфиксации не были связаны с минеральными соединениями азота. Во время суточной станции, когда наблюдались необычайно высокие уровни аммония, изменения интенсивности гетеротрофной азотфиксации отрицательно коррелировали с аммонием, свидетельствуя о репрессии синтеза нитрогеназы.

6. В течение длительного периода скорость гетеротрофной азотфиксации в исследуемых водах отрицательно коррелировала с численностью гетеротрофных азотфиксирующих бактерий. Предполагается, что изменения гетеротрофной азотфиксации происходили под косвенным влиянием факторов, обусловивших динамику численности гетеротрофных азотфиксирующих бактерий.

7. Численность гетеротрофных азотфиксирующих бактерий изменялась в пределах 250-3500000 в Севастопольской бухте и 35-11500000 кл./мл в бухте Ласпи и в последней была, в основном, на один-четыре порядка ниже. Предполагается, что на динамику численности в Севастопольской бухте оказывали влияние минимальная температура и бактерицидное действие солнечной радиации.

8. Круговорот азота в исследуемых водах является в значительной степени замкнутым.

9. Азотфиксация играет существенную роль в стабилизации уровня связанного азота в изучаемых водах.

10. Предложены лаконичные схемы круговорота азота - глобального и в морском биотопе. Дано математическое описание и выделены основные типы круговорота азота в морских биотопах. Предложен принципиально новый подход к оценке роли азотфиксации.

СПИСОК РАБОТ, НАПИСАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Мельникова И.В., Мельников В.В., Чувилько Д.Н. Гидробиологический пробоотборник-инкубатор // Открытия. Изобретения.- 1985.- № 17.- А.с. 1154579 ОI N 1/10.- № 3663319/23-26.- 6 с.

2. Мельникова И.В. Влияние освещённости на интенсивность азотфиксации в пробах морской воды // Достижения микробиологии - практике: Тез. докл. VII съезда Всесоюз. микробиол. общества.- Алма-Ата, 1985.- Т. 6.- С. 116.

3. Мельникова И.В. Основные черты гетеротрофной азотфиксации в приповерхностной воде прибрежных районов Чёрного моря // Проблемы современной биологии: Тр. 17 науч. конф. мол. учёных биол. фак. МГУ, Москва, 1986.- Ч. III.- С. 166-167. - Деп. в ВИНТИ 15.09.86, № 6662-В.

4. Мельникова И.В. Сезонная динамика гетеротрофных азотфиксирующих микроорганизмов в приповерхностных прибрежных

водах Чёрного моря // Биология моря (в печати).

5. Мельникова И.В. Гетеротрофная N_2 -фиксация в приповерхностных прибрежных водах Чёрного моря // Биология моря (в печати).

6. Мельникова И.В. Суточная динамика различных форм азота, фосфатов и основных параметров гетеротрофной азот-фиксации в приповерхностной воде Севастопольской бухты // Биология моря (в печати).

7. Мельникова И.В. Круговорот азота и роль азотфиксации в приповерхностных прибрежных водах Чёрного моря // Тез. докл. III Всесоюз. конф. по морской биологии, сент. 1988, Севастополь (в печати).

Умму —

Зак. №376 БЯ 08197 т.100 СИМ КМУ 16.5.88г